

**В.Н. Ярыгин, В.В. Глинкина, И.Н. Волков,  
В.В. Синельщикова, Г.В. Черных**

# **Биология**

<http://www.studentlibrary.ru/book/ISBN9785970435656.html>

ISBN 978-5-9704-3565-6.

**Год издания 2015**

## Оглавление

ГЛАВА 10. ПОПУЛЯЦИЯ .....	8
10.1. ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИИ .....	11
10.1.1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ .....	12
10.1.3 ЧАСТОТЫ АЛЛЕЛЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ. ЗАКОН ХАРДИ-ВАЙНБЕРГА.....	14
10.1.4 МЕСТО ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ В ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ .....	16
Глава 11. ВИДООБРАЗОВАНИЕ В ПРИРОДЕ. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ .....	17
11.1. МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС.....	17
11.2. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ .....	18
11.3. ИЗОЛЯЦИЯ.....	20
11.4. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР.....	23
11.5. ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ (ДРЕЙФ ГЕНОВ).....	28
11.6. ВИДООБРАЗОВАНИЕ .....	28
11.7. НАСЛЕДСТВЕННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ГРУЗ .....	29
11.8. АДАПТАЦИИ ОРГАНИЗМОВ К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ .....	33
11.9. ПРОИСХОЖДЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТИ .....	35
Глава 12. ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЮДЕЙ.....	37
12.1. ПОПУЛЯЦИЯ ЛЮДЕЙ. ДЕМ, ИЗОЛЯТ .....	37
12.2. ВЛИЯНИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ НА ГЕНОФОНДЫ ЧЕЛОВЕЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ .....	38
12.2.1. МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС .....	39
12.2.2. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ .....	40
12.2.3. ИЗОЛЯЦИЯ .....	40
12.2.4. ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ.....	43
12.2.5. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР.....	46
12.3. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЮДЕЙ .....	52
12.4. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ГРУЗ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЮДЕЙ .....	59
Глава 13. ЗАКОНОМЕРНОСТИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ .....	60
13.1 ЭВОЛЮЦИЯ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ.....	60
13.1.1. ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ .....	61
13.1.2. МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ .....	64
13.1.3. ПРИНЦИПЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ.....	73
13.1.4. УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ .....	76
13.1.5. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП .....	77

13.1.6. ФОРМЫ ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП .....	80
13.1.7. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС И БИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕГРЕСС .....	84
13.1.8. ЭМПИРИЧЕСКИЕ ПРАВИЛА ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП .....	86
13.2. СООТНОШЕНИЕ ОНТО- И ФИЛОГЕНЕЗА.....	88
13.2.1. ЗАКОН ЗАРОДЫШЕВОГО СХОДСТВА .....	88
13.2.2. ОНТОГЕНЕЗ - ПОВТОРЕНИЕ ФИЛОГЕНЕЗА.....	90
13.2.3. ВИДОИЗМЕНЕНИЯ ПЕРИОДОВ ОНТОГЕНЕЗА, ИМЕЮЩИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ .....	90
13.2.4. ОНТОГЕНЕЗ - ОСНОВА ФИЛОГЕНЕЗА .....	92
13.3. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР .....	98
13.3.1. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ИНТЕГРАЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР .....	99
13.3.2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ОРГАНОВ .....	100
13.3.3. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ИСЧЕЗНОВЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР В ФИЛОГЕНЕЗЕ .....	102
13.3.4. АТАВИСТИЧЕСКИЕ ПОРОКИ РАЗВИТИЯ.....	105
13.3.5. АЛЛОГЕННЫЕ АНОМАЛИИ И ПОРОКИ РАЗВИТИЯ .....	107
13.4. ОРГАНИЗМ КАК ЦЕЛОЕ В ИСТОРИЧЕСКОМ И ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ. СООТНОСИТЕЛЬНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ .....	110
13.5. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ.....	117
13.5.1 ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА ХОРДОВЫЕ.....	118
13.5.2. СИСТЕМАТИКА ТИПА ХОРДОВЫЕ .....	120
13.5.3. ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ <i>ASCANIA</i> .....	120
13.5.4. ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ <i>VERTEBRATA</i> .....	122
Глава 14. ФИЛОГЕНЕЗ СИСТЕМ ОРГАНОВ ХОРДОВЫХ .....	126
14.1. НАРУЖНЫЕ ПОКРОВЫ.....	126
14.2. ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ .....	130
14.2.1. СКЕЛЕТ .....	130
14.2.2. МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА.....	147
14.3. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ И ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМЫ .....	150
14.3.1. РОТОВАЯ ПОЛОСТЬ .....	151
14.3.2. ГЛОТКА.....	154
14.3.3. СРЕДНЯЯ И ЗАДНЯЯ КИШКА .....	156
14.3.4. ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ.....	158
14.4. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА.....	160
14.4.1. ЭВОЛЮЦИЯ ОБЩЕГО ПЛАНА СТРОЕНИЯ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ ХОРДОВЫХ.....	160

14.4.2. ФИЛОГЕНЕЗ АРТЕРИАЛЬНЫХ ЖАБЕРНЫХ ДУГ .....	166
14.5. МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА .....	169
14.5.1. ЭВОЛЮЦИЯ ПОЧКИ .....	169
14.5.2. ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ.....	173
14.5.3. ЭВОЛЮЦИЯ МОЧЕПОЛОВЫХ ПРОТОКОВ.....	173
14.6. ИНТЕГРИРУЮЩИЕ СИСТЕМЫ .....	176
14.6.1. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА.....	176
14.6.2. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА .....	180
14.7. ЗАЩИТА И ПОДДЕРЖАНИЕ ЦЕЛОСТНОСТИ ОРГАНИЗМА, ПОСТОЯНСТВА ЕГО ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ, ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ ДЛЯ ПРОЦЕССОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ. ЭВОЛЮЦИЯ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ .....	185
Глава 15. АНТРОПОГЕНЕЗ И ДАЛЬНЕЙШАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА .....	190
15.1. МЕСТО ЧЕЛОВЕКА В СИСТЕМЕ ЖИВОТНОГО МИРА .....	190
15.2. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА .....	191
15.3. ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДА ПРИМАТЫ.....	197
15.4. АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ПРИМАТОВ И ОСВОЕНИЕ ИМИ ОТКРЫТЫХ ПРОСТРАНСТВ.....	200
15.5. ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКООБРАЗНЫХ ПРИМАТОВ КАК ПРЕДПОСЫЛКА К АНТРОПОГЕНЕЗУ .....	201
15.6. ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЕМЕЙСТВА ГОМИНИД .....	202
15.7. ЗНАЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ГЕНОМА В ПРОИСХОЖДЕНИИ И ДАЛЬНЕЙШЕЙ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА .....	204
15.8. ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГОМИНИД И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА.....	206
15.9. ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА.....	217
15.9.1. РАСЫ И РАСОГЕНЕЗ.....	219
15.9.2. АДАПТИВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЧЕЛОВЕКА .....	224
15.9.3. ПРОИСХОЖДЕНИЕ АДАПТИВНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ .....	227
Раздел VI. БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ. ....	229
Глава 16. ВОПРОСЫ ОБЩЕЙ ЭКОЛОГИИ.....	229
16.1. БИОГЕОЦЕНОЗ - ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ .....	231
16.2. ЭВОЛЮЦИЯ БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	237
Глава 17. ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ ЧЕЛОВЕКА .....	238
17.1. СРЕДА ОБИТАНИЯ ЧЕЛОВЕКА .....	240
17.2. ЧЕЛОВЕК КАК ОБЪЕКТ ДЕЙСТВИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ. АДАПТАЦИЯ ЧЕЛОВЕКА К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ.....	242
17.3. АНТРОПОГЕННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ .....	244
17.3.1. ГОРОД .....	244
17.3.2. ГОРОД КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ ЛЮДЕЙ .....	246

17.3.3. АГРОЦЕНОЗЫ .....	246
17.4. РОЛЬ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ В ЭВОЛЮЦИИ ВИДОВ И БИОГЕОЦЕНОЗОВ .....	248
Глава 18. МЕДИЦИНСКАЯ ПАРАЗИТОЛОГИЯ. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ.....	249
18.1. ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ МЕДИЦИНСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ.....	249
18.2. ФОРМЫ МЕЖВИДОВЫХ БИОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В БИОЦЕНОЗАХ.....	251
18.3. РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ПАРАЗИТИЗМА В ПРИРОДЕ .....	253
18.4. КЛАССИФИКАЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА И ПАРАЗИТОВ .....	254
18.5. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА.....	256
18.6. АДАПТАЦИИ К ПАРАЗИТИЧЕСКОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ: ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ .....	257
18.7. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА .....	266
18.8. ЦИКЛ РАЗВИТИЯ ПАРАЗИТОВ И ОРГАНИЗМ ХОЗЯИНА .....	267
18.9. ФАКТОРЫ ВОСПРИИМЧИВОСТИ ХОЗЯИНА К ПАРАЗИТУ .....	269
18.10. ВЛИЯНИЕ ПАРАЗИТОВ НА ОРГАНИЗМ ХОЗЯИНА .....	270
18.11. ДЕЙСТВИЕ ХОЗЯИНА НА ПАРАЗИТА.....	272
18.12. СОПРОТИВЛЕНИЕ ПАРАЗИТОВ РЕАКЦИЯМ ИММУНИТЕТА ХОЗЯИНА .....	273
18.13. МЕЖВИДОВЫЕ И ВНУТРИВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПАРАЗИТОВ В ОРГАНИЗМЕ ХОЗЯИНА .....	274
18.14. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМЕ «ПАРАЗИТ - ХОЗЯИН» НА УРОВНЕ ПОПУЛЯЦИЙ.....	275
18.15. СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПАРАЗИТОВ ПО ОТНОШЕНИЮ К ХОЗЯИНУ .....	276
18.16. ПРИРОДНО-ОЧАГОВЫЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ.....	277
Глава 19. МЕДИЦИНСКАЯ ПРОТОЗООЛОГИЯ .....	282
19.1. ТИП ПРОСТЕЙШИЕ <i>PROTOZOA</i> .....	282
19.1.1. КЛАСС САРКОДОВЫЕ <i>SARCODINA</i> .....	283
19.1.2. КЛАСС ЖГУТИКОВЫЕ <i>FLAGELLATA</i> .....	284
19.1.3. КЛАСС ИНФУЗОРИИ <i>INFUSORIA</i> .....	284
19.1.4. КЛАСС СПОРОВИКИ <i>SPOROZOA</i> .....	284
19.2. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ПОЛЫХ ОРГАНАХ, СООБЩАЮЩИХСЯ С ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ.....	285
19.2.1. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ПОЛОСТИ РТА.....	286
19.2.2. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТОНКОЙ КИШКЕ .....	287
19.2.3. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТОЛСТОЙ КИШКЕ .....	288
19.2.4. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ПОЛОВЫХ ОРГАНАХ.....	290
19.2.5. ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ПАРАЗИТЫ, ОБИТАЮЩИЕ В ЛЕГКИХ.....	291
19.3. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТКАНЯХ .....	291

19.3.1. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТКАНЯХ И ПЕРЕДАЮЩИЕСЯ НЕТРАНСМИССИВНО .....	293
19.3.2. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТКАНЯХ И ПЕРЕДАЮЩИЕСЯ ТРАНСМИССИВНО .....	297
19.4. ПРОСТЕЙШИЕ - ФАКУЛЬТАТИВНЫЕ ПАРАЗИТЫ ЧЕЛОВЕКА .....	309
Глава 20. МЕДИЦИНСКАЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЯ .....	310
20.1. ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ <i>PLA THELMINTHES</i> .....	310
20.1.1. КЛАСС СОСАЛЬЩИКИ <i>TREMATODA</i> .....	311
20.1.2. КЛАСС ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ <i>CESTOIDEA</i> .....	324
20.2. ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ <i>NEMA THELMINTHES</i> .....	336
20.2.1. КЛАСС СОБСТВЕННО КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ <i>NEMATODA</i> .....	337
Глава 21. МЕДИЦИНСКАЯ АРАХНОЭНТОМОЛОГИЯ .....	352
21.1. КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ <i>ARACHNOIDEA</i> .....	352
21.1.1. ОТРЯД КЛЕЩИ <i>ACARI</i> .....	352
21.2. КЛАСС НАСЕКОМЫЕ <i>INSECTA</i> .....	363
21.2.1. СИНАНТРОПНЫЕ НАСЕКОМЫЕ, НЕ ЯВЛЯЮЩИЕСЯ ПАРАЗИТАМИ .....	363
21.2.2. НАСЕКОМЫЕ - ВРЕМЕННЫЕ КРОВОСОСУЩИЕ ПАРАЗИТЫ .....	367
21.2.3. НАСЕКОМЫЕ - ПОСТОЯННЫЕ КРОВОСОСУЩИЕ ПАРАЗИТЫ .....	375
21.2.4. НАСЕКОМЫЕ - ТКАНЕВЫЕ И ПОЛОСТНЫЕ ЭНДОПАРАЗИТЫ .....	377
Глава 22. ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТОВ И ПАРАЗИТИЗМА ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ .....	379
Глава 23. ЯДОВИТОСТЬ ЖИВОТНЫХ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФЕНОМЕН .....	386
23.1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЯДОВИТОСТИ В ЖИВОТНОМ МИРЕ .....	390
23.2. ЧЕЛОВЕК И ЯДОВИТЫЕ ЖИВОТНЫЕ .....	391
Раздел VII. ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА. ....	393
Глава 24. ВВЕДЕНИЕ В УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ .....	393
24.1. СОВРЕМЕННЫЕ КОНЦЕПЦИИ БИОСФЕРЫ .....	393
24.2. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ БИОСФЕРЫ .....	393
24.3. ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ .....	399
Глава 25. УЧЕНИЕ О НООСФЕРЕ .....	401
25.1. БИОГЕНЕЗ И НООГЕНЕЗ .....	401
25.2. ПУТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА НА ПРИРОДУ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КРИЗИС .....	401
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА .....	411

## **Аннотация**

В учебнике изложен курс биологии для студентов медицинских вузов. Охарактеризованы сверхновые биологические (биомедицинские) дисциплины - геномика, протеомика, метаболомика, биология живых систем, освещены основные свойства жизни, приведены основные гипотезы происхождения жизни. Биологические основы жизнедеятельности и развития живых форм, включая человека, рассмотрены в соответствии со всеобщими уровнями организации жизни. Определены принципиальные события, обуславливающие эволюционный процесс на молекулярно-генетическом, клеточном, онтогенетическом (1-й том), популяционно-видовом и биогеоценотическом (2-й том) уровнях организации жизни. Изложены особенности проявления общебиологических закономерностей в индивидуальном развитии и популяциях людей, их значимость для медицинской практики. Особое внимание уделено биосоциальной сущности человека и его роли во взаимоотношениях с природой, а также вопросам общей экологии и экологии человека. В области частной экологии детально рассмотрены вопросы медицинской паразитологии. Рассмотрены современные представления об антропогенезе, человеческих расах и расогенезе, об адаптивных (экологических) типах людей. Учебник предназначен студентам медицинских вузов.

Гриф Министерства образования и науки РФ Рекомендовано ГОУ ВПО "Первый Московский государственный медицинский университет имени И.М. Сеченова" в качестве учебника для студентов учреждений высшего профессионального образования, обучающихся по специальностям 31.05.01 "Лечебное дело" и 31.05.02 "Педиатрия" по дисциплине "Биология" Регистрационный номер рецензии 261 от 01 июля 2011 года ФГУ "Федеральный институт развития образования"

## ГЛАВА 10. ПОПУЛЯЦИЯ

Видом называют совокупность особей, сходных по основным морфологическим и функциональным признакам, кариотипу, поведенческим реакциям, имеющих общее происхождение, заселяющих определенную территорию (ареал), в природных условиях скрещивающихся исключительно между собой и при этом производящих плодовитое потомство.

Видовая принадлежность особи определяется по соответствию ее перечисленным критериям: морфологическому, физиолого-биохимическому, кариотипическому, этологическому, экологическому и др. Наиболее важные признаки вида - его генетическая (репродуктивная) изоляция, заключающаяся в нескрещиваемости особей данного вида с представителями других видов, а также генетическая устойчивость в природных условиях, приводящая к независимости эволюционной судьбы.

Ни один из перечисленных критериев не является абсолютным. Наиболее размыт географический (экологический, территориальный) критерий. Действительно, существует огромное количество видов, обитающих почти повсеместно. К ним относятся, например, птицы открытых водных пространств - морей и океанов - альбатросы, чайки. Всесветное расселение человечества и преобразование им природы привело к широчайшему распространению видов домашних животных и культурных растений, а также сорняков сельскохозяйственных культур и их вредителей. Благодаря человеку расширились ареалы ряда его паразитов, а также животных, обитающих в очеловеченной среде (синантропные виды), таких как воробьи, вороны, мыши и крысы.

Морфологический критерий вида более четок, однако строение тела самок и самцов у раздельнополых животных отличается всегда. У полигамных видов, живущих обычно группами, состоящими из многих самок и одного самца, эти отличия наиболее выражены. Иногда они столь значительны, что особи разных полов кардинально отличаются друг от друга как по строению и физиологии, так и по поведению (рис. 10.1, а, б). Известны исторические факты ошибочного описания самцов и самок одного вида как представителей разных. Неспециалист едва ли отнесет к одному виду самцов и самок таких видов, как глухарь, тетерев, фазаны и павиан-гамадрил. У общественных насекомых - термитов, муравьев - наблюдается формирование различных морфологических типов особей в зависимости от их функциональных обязанностей: самок, производящих потомство, разведчиков, строителей, солдат, особей, ухаживающих за потомством, самцов, оплодотворяющих самку, особей, добывающих корм и использующихся для его хранения (рис. 10.1, в). В то же время моногамные виды, живущие парами на протяжении всей жизни, характеризуются слабовыраженным половым диморфизмом. Действительно, самцы и самки ворон, лебедей и голубей отличаются друг от друга в основном по поведению только во время брачного периода. Крайние формы моногамии, наоборот, часто характеризуются наиболее ярко выраженным половым диморфизмом. Так, у некоторых глубоководных рыб в связи со сложностью поиска половых партнеров самцы и самки, найдя друг друга на ранних стадиях развития, соединяются попарно и срастаются. У самцов при этом развивается практически только половая система, и они ведут паразитический образ жизни на собственных самках, их размеры по сравнению с самками необычайно малы (рис. 10.1, г).

Физиологический и биохимический критерии вида более четкие, но и они неоднозначны. Так, особенности физиологических процессов и обмена веществ у разных неродственных видов иногда могут разительно совпадать. Известно, что конечным продуктом распада азотсодержащих веществ у рыб является аммиак, у земноводных и большинства млекопитающих - легко растворимая мочевины, а у птиц и пресмыкающихся - мочевины кислота. Человекообразные обезьяны и человек наряду с мочевиной,



возникающей при распаде аминокислот, в качестве конечного продукта диссимиляции пуриновых оснований образуют мочевую кислоту, которая в виде солей - уратов выделяется с мочой. Эта особенность метаболизма характерна также для собак породы далматин. В связи с тем, что мочевая кислота слабо растворима, ее избыток может накапливаться в разных структурах, в частности, в суставах, вызывая как у человека, так и у собак этой породы болезненное состояние, называемое подагрой. У остальных млекопитающих подагра, естественно, не встречается.

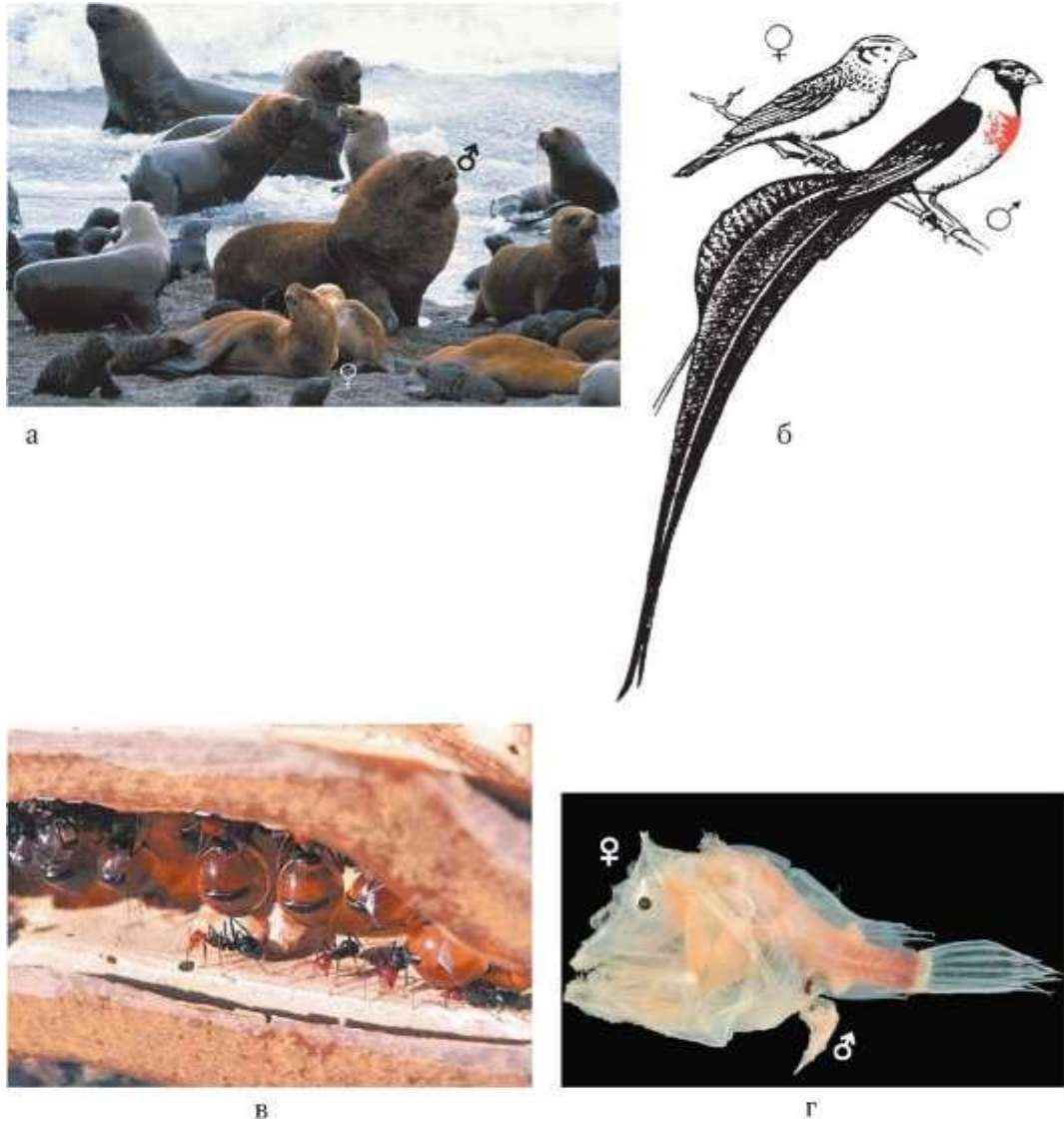


Рис. 10.1. Разнообразие фенотипов организмов в пределах вида: половой диморфизм: а - у морских котиков; б - у райских вдовушек; в - морфофизиологический диморфизм у медовых муравьев; г - у глубоководных удильщиков

Видовые особенности поведения представляют собой важный это-логический критерий. По нему, в частности, легко отличаются близкие виды, родственные по происхождению: своеобразное пение разных видов птиц, специфические способы постройки гнезд, особенности ухаживания самцов за самками позволяют особям одного вида находить себе подобных. Однако известно, что сходные поведенческие реакции организмов могут в процессе эволюции многократно возникать у неродственных форм, относящихся к разным систематическим группам - классам (рис. 10.2) и даже типам. Так, ритуальное кормление самок самцами широко известно не только в типе Хордовых, но и среди беспозвоночных, например у насекомых и паукообразных. Даже такой важный критерий вида, как цитогенетический, не всегда однозначно характеризует видовую принадлежность организмов. В ряде случаев набор хромосом и их строение оказываются

сильно отличающимися у организмов, сходных морфологически, физиологически и даже способных скрещиваться друг с другом, давая плодовитое потомство. Об этом свидетельствуют данные цитогенетического анализа вида грызунов *Ellobius talpinus*, число хромосом в диплоидном наборе которого может варьировать в очень широких пределах (подробнее см. гл. 13, рис. 13.4.). С другой стороны, среди малярийных комаров рода *Anopheles* с одинаковым хромосомным набором обнаруживается много видов, отличающихся друг от друга только локализацией хромосом в ядрах интерфазных клеток и особенностями их фиксации к внутренней поверхности ядерной оболочки в ядрах интерфазных клеток. Этих отличий, кажущихся незначительными, оказывается достаточно для обеспечения репродуктивной изоляции видов.

Со времен К. Линнея вид является основной единицей систематики. Особое положение вида среди других систематических единиц (таксонов) обусловлено тем, что это та группировка, в которой 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.

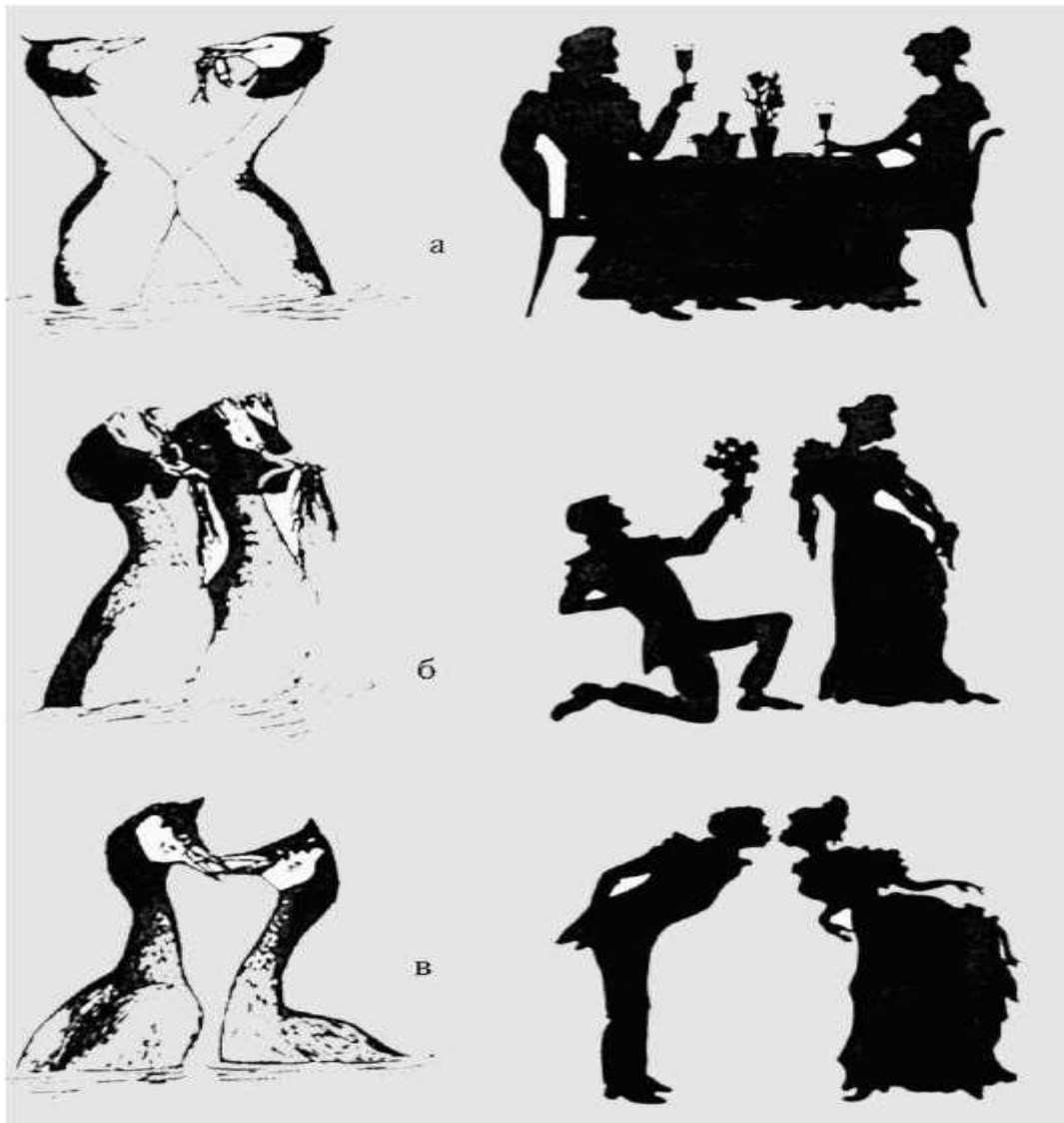


Рис. 10.2. Примеры конвергенции в поведенческих реакциях неродственных видов: а - ритуальное кормление; б - дарение цветов; в - поцелуй у птиц рода *Podiceps* и человека (по В.Р. Дольнику. - М., 2004)

Важнейшим фактором объединения организмов в виды служит половой процесс. Представители одного вида, скрещиваясь друг с другом, обмениваются наследственным материалом. Это 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)<sup>1</sup> вида. Этот генофонд включает в себе весь объем наследственной информации, которым располагает вид на определенном этапе его существования.

<sup>1</sup> Объем генетической информации, которой располагает вид или популяция, обусловлен совокупностью наследственных задатков во всех аллельных формах. Таким образом, более полно объем наследственной информации отражает термин «аллелофонд», но более употребим - «генофонд».

Со времен К. Линнея вид является основной единицей систематики. Особое положение вида среди других систематических единиц (таксонов) обусловлено тем, что это та группировка, в которой 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.

Определение вида, приведенное выше, не может быть применено к агамным (размножающимся бесполом путем) видам (некоторые микроорганизмы, сине-зеленые водоросли), самооплодотворяющимся и строго партеногетическим 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 - следствие действия элементарных эволюционных факторов (см. гл. 11).

### 10.1. ПОНЯТИЕ О ПОПУЛЯЦИИ

В природных условиях организмы одного вида расселены неравномерно. Имеет место чередование участков повышенной и пониженной концентрации особей (рис. 10.3). В результате вид распадается на группировки или популяции, соответствующие зонам более плотного заселения. «Радиусы индивидуальной активности» отдельных особей ограничены. Так, виноградная улитка способна преодолеть расстояние в несколько десятков метров, ондатра - в несколько сотен метров, песец - в несколько сотен километров. Благодаря этому размножение (репродуктивные ареалы) в основном приурочено к территориям с повышенной плотностью организмов.

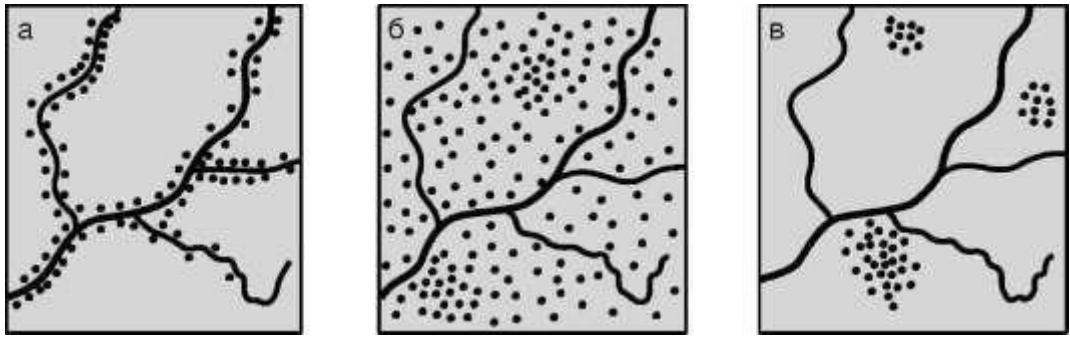


Рис. 10.3. Неравномерное расселение особей по ареалу вида: а - ленточный ареал; б - пятнистый ареал; в - островной ареал

Вероятность случайных скрещиваний (панмиксии), обеспечивающих из поколения в поколение эффективную рекомбинацию генов, внутри «сгущений» оказывается выше, чем в зонах между ними и для вида в целом. Таким образом, в репродуктивном процессе генофонд вида представлен генофондами популяций.

Популяцией называют минимальную самовоспроизводящуюся группу особей одного вида, населяющих определенную территорию (ареал) достаточно долго (в течение многих поколений). В популяции фактически осуществляется сравнительно высокий уровень панмиксии, и она в определенной степени отделена от других популяций той или иной формой изоляции<sup>1</sup>.

#### 10.1.1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ

Экологически популяция характеризуется величиной, оцениваемой по занимаемой территории (ареалу), численности особей, возрастному и половому составу. Размеры ареала зависят от радиусов индивидуальной активности организмов данного вида и особенностей природных условий на соответствующей территории. Численность особей в популяциях организмов разных видов различается. Так, число стрекоз *Leucorrhinia albifrons* в популяции на одном из подмосковных озер достигало 30 тыс., тогда как численность земляной улитки *Cepaea nemoralis* оценивалась в 1000 экземпляров. Существуют минимальные значения численности, при которых популяция способна поддерживать себя во времени. Сокращение численности ниже этого минимума приводит к вымиранию популяции. Примером могут быть популяции морских птиц, образующих так называемые птичьи базары на скалистых островах в морях и океанах. Для успешного воспроизводства во время размножения они должны постоянно наблюдать вокруг себя множество спаривающихся особей. При отсутствии этого условия у них подавляются рефлексы взаимного ухаживания и гнездостроения. Вероятно, исчезновение с лица Земли американского странствующего голубя - самого многочисленного известного вида птиц, насчитывавшего многие сотни миллионов особей еще в середине XIX века, было результатом охоты на него европейских переселенцев с помощью огнестрельного оружия. Отстрелять всех птиц данного вида, разумеется, было невозможно, однако, уменьшение числа особей ниже критической массы привело к остановке их дальнейшего размножения. Величина большинства популяций постоянно колеблется, что зависит от изменений экологической ситуации. Так, осенью благоприятного по кормовым условиям года популяция диких кроликов на одном из островов у юго-западного побережья Англии состояла из 10 тыс. особей. После холодной малокормной зимы число особей снизилось до 100.

<sup>1</sup>Определение справедливо для видов с половым размножением.

Возрастная структура популяций организмов разных видов варьирует в зависимости от продолжительности жизни, интенсивности размножения, возраста

достижения половой зрелости. В зависимости от вида организмов она может быть то более, то менее сложной. Так, у стадных млекопитающих, например дельфинов белух *Delphinapterus leucas*, в популяции одновременно представлены детеныши текущего года рождения, подростки молодняк прошлого года рождения, половозрелые, но, как правило, не размножающиеся животные в возрасте 2-3 лет, взрослые размножающиеся особи в возрасте 4-20 лет. С другой стороны, у землероек *Sorex* весной рождаются 1-2 приплода, после чего взрослые особи вымирают, так что осенью вся популяция состоит из молодых неполовозрелых животных. Оба типа популяций с точки зрения эволюционных перспектив имеют свои преимущества и недостатки. Популяции первого типа, или асинхронные, более устойчивы во времени, менее зависимы от действия случайных факторов, в них возможна передача жизненного опыта из поколения в поколение. Второй, или синхронный тип популяций, постоянно подвержен риску исчезновения под действием неожиданных изменений условий. Преимущество таких популяций - наиболее широкие возможности комбинативной изменчивости в связи с одновременным достижением половой зрелости практически всеми членами популяции.

Половой состав популяций обусловлен эволюционно закрепленными механизмами формирования первичного (на момент зачатия), вторичного (на момент рождения) и третичного (во взрослом состоянии) соотношения полов. В качестве примера рассмотрим изменение полового состава популяции людей. На момент рождения оно составляет 106 мальчиков на 100 девочек, в возрасте 16-18 лет выравнивается, в возрасте 50 лет насчитывает 85 мужчин на 100 женщин, а в возрасте 80 лет - 50 мужчин на 100 женщин.

У абсолютного большинства видов животных генетический механизм определения пола сходен с таковым у человека. Однако у полигамных видов, таких, как морские коты, птицы семейства куриных, а также гориллы и некоторые другие высшие обезьяны, несмотря на первичное соотношение полов 1/1, к оплодотворению самок допускаются только наиболее сильные и успешные самцы. Преимущества популяций с равным количеством самцов и самок заключаются в свободе выбора партнера при размножении и возможностях проявления комбинативной изменчивости в максимальной степени. Преимущества же популяций полигамных видов заключаются в быстром распространении и закреплении в следующих поколениях генов и признаков наиболее успешных самцов, обеспечивших им победу в борьбе за самок. Человечество на протяжении длительной эволюции постепенно и асинхронно осуществляет переход от полигамии к моногамии. В ряде восточных культур полигамия остается нормой и в настоящее время. Следствие этого - относительно малое разнообразие мужчин по хромосоме Y на территории Средней Азии и прилегающих районов. Существует предположение о том, что наиболее частый вариант азиатской хромосомы Y ведет свое происхождение от потомков Чингис-хана.

#### 10.1.2. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОПУЛЯЦИИ

Генетически популяция характеризуется своим генофондом (аллело-фондом). Он представлен совокупностью аллелей, образующих генотипы организмов данной популяции. Генофонды природных популяций отличаются наследственное разнообразие (генетическая гетерогенность, или полиморфизм), генетическое единство, динамическое равновесие доли особей с разными генотипами.

Наследственное разнообразие заключается в присутствии в генофонде одновременно различных аллелей отдельных генов. Первично оно создается мутационным процессом. Рецессивные мутации, 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 ло-кусам<sup>1</sup>, каждый из которых представлен десятью аллелями, число вариантов генотипов достигает  $10^{1000}$ , что превосходит число электронов во Вселенной.

Генетическое единство популяции обусловлено достаточным уровнем панмиксии. В условиях случайного подбора скрещивающихся особей источником аллелей для генотипов организмов последовательных поколений является весь генофонд популяции. Генетическое единство проявляется также в общей генотипической изменчивости популяции при изменении условий существования, что обеспечивает как выживание вида, так и образование новых видов.

### 10.1.3 ЧАСТОТЫ АЛЛЕЛЕЙ В ПОПУЛЯЦИЯХ. ЗАКОН ХАРДИ-ВАЙНБЕРГА

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. Вайн-бергом. «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  $q$ . Так как других аллелей в данном генофонде не встречается, то  $p + q = 1$ . При этом  $q = 1 - p$ .

Число локусов (генов) у человека превышает эту цифру в 30-50 раз.

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 гаметой  $A_1$ , равна  $p$ , а доля половых клеток, соединяющихся с гаметой  $A_2$ , -  $q$ . Возникающее в результате описанного цикла размножения поколение  $F_1$  образовано генотипами  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$ ,  $A_2A_2$ , число которых соотносится как  $(P + q) \cdot (P + q) = P^2 + 2Pq + q^2 = 1$  (рис. 10-4). По достижении половой 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  $2pq/2$ .

Таким образом, доля гамет  $A_1$  в поколении  $F_1$  составит  $p^2 + 2pq/2 = p^2 + p(1-p) = p$ , а доля гамет  $A_2$  будет равна  $q^2 + 2pq/2 = q^2 + q(1-q) = q$ .

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.

Уравнение Харди-Вайнберга в том виде, в котором оно рассмотрено выше, справедливо для аутосомных генов. Для генов, сцепленных с полом, равновесные частоты генотипов  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  и  $A_2A_2$  совпадают с таковыми для аутосомных генов:  $p^2 + 2pq + q^2 = 1$ . Для самцов (в случае гетерогаметного пола) в силу их гемизиготности возможны лишь два генотипа  $A_1$ - или  $A_2$ -, которые воспроизводятся с частотой, равной частоте соответствующих аллелей у самок в предшествующем поколении:  $p$  и  $q$ .

		<b>Яйцеклетки</b>	
		$A_1$ частота $p$	$A_2$ частота $q$
<b>Сперматозоиды</b>	$A_1$ частота $p$	$A_1A_2$  $p^2$	$A_1A_2$  $pq$
	$A_2$ частота $q$	$A_2A_1$  $pq$	$A_2A_2$  $q^2$

Рис. 10.4. Закономерное распределение генотипов в ряду поколений в зависимости от частоты образования гамет разных типов (закон Харди-Вайнберга)

Из этого следует, что фенотипы, определяемые рецессивными аллелями сцепленных с хромосомой X генов, у самцов встречаются чаще, чем у самок.

Так, при частоте аллеля гемофилии, равной 0,0001, это заболевание у мужчин данной популяции наблюдается в 10 тыс. раз чаще, чем у женщин (1 на 10 тыс. у первых и 1 на 100 млн у вторых).

Еще одно следствие общего порядка заключается в том, что в случае неравенства частоты аллеля у самцов и самок разность между частотами в следующем поколении уменьшается вдвое, причем меняется знак этой разницы. Обычно требуется несколько поколений для того, чтобы возникло равновесное состояние частот у обоих полов. Указанное состояние для аутосомных генов достигается за одно поколение.

Закон Харди-Вайнберга описывает условия генетической стабильности популяции. Популяцию, генофонд которой не изменяется в ряду поколений; называют 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 такие 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.

#### 10.1.4 МЕСТО ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ В ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ

Вследствие общей адаптивной (приспособительной) направленности эволюции виды, возникающие в результате этого процесса, являются совокупностями 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 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 ни были, препятствуют углублению различий и объединяют популяции в единую систему вида. Однако в случае длительной изоляции некоторых популяций от остальной части вида первоначально минимальные различия нарастают. В конечном итоге это приводит к генетической (репродуктивной) изоляции, что и означает появление нового вида. В эволюционный процесс непосредственно включены отдельные популяции, а завершается он образованием вида.

Таким образом, популяция является элементарной эволюционной единицей, тогда как вид - качественным этапом эволюции, закрепляющим ее существенный результат.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите основные признаки биологического вида.
2. Объясните, в чем заключается реальность вида.
3. Дайте определение популяции. Каковы экологические и генетические характеристики популяции?
4. Сформулируйте закон Харди-Вайнберга.
5. Каково значение популяций в эволюционном процессе?



## Глава 11. ВИДООБРАЗОВАНИЕ В ПРИРОДЕ. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ

Согласно синтетической теории эволюции (неодарвинизм), 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 и приводящие к изменению их генофондов, называются элементарными эволюционными факторами. Важнейшие из них: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция, естественный отбор.

### 11.1. МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

Изменения наследственного материала половых клеток в виде генных, хромосомных и геномных мутаций происходят постоянно. Особое место принадлежит генным мутациям. Они приводят к возникновению серий аллелей и, таким образом, к разнообразию содержания биологической информации.

Вклад мутационного процесса в 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. В процессе видообразования он используется 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 тыс., численность особей в одном поколении равна 10 тыс., а каждая особь производит 1000 гамет. При таких условиях по всем локусам за поколение в генофонде вида произойдет  $10^6$  мутаций. За среднее время существования вида, равное нескольким десяткам тысяч поколений, количество мутаций составит  $10^{10}$ . Большинство мутаций первоначально оказывает на фенотип особей неблагоприятное действие. В силу рецессивности мутантных аллели обычно присутствуют в генофондах популяций в гетерозиготных по соответствующему локусу генотипах.

Благодаря этому достигается тройственный положительный результат:

- исключается непосредственное отрицательное влияние мутантного аллеля на фенотипическое выражение признака, контролируемого данным геном;
- сохраняются нейтральные мутации, не имеющие приспособительной ценности в настоящих условиях существования, но которые смогут приобрести такую ценность в будущем;
- накапливаются некоторые неблагоприятные мутации, которые в гетерозиготном состоянии нередко повышают относительную жизнеспособность организмов (эффект гетерозиса).

Таким образом создается резерв наследственной изменчивости популяции.

Доля полезных мутаций мала, однако их абсолютное количество в пересчете на поколение или период существования вида может быть большим. Допустим, что одна полезная мутация приходится на 1 млн вредных. Тогда в рассматриваемом выше примере

среди  $10^6$  мутаций за одно поколение одна будет полезной. За время существования вида его генофонд обогатится  $10^4$  полезными мутациями.

Мутационный процесс, играя 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 обеспечивает накопление мутаций, несмотря на высокую вероятность потери в ряду поколений единичной мутации.

Вклад хромосомных, геномных мутаций, а также межвидовой горизонтальный перенос генетического материала в процесс видообразования также имеет большое значение.

## 11.2. 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 популяций «жертвы» (зайца) растут при снижении давления на них со стороны популяций «хищника» (рыси, лисицы, волка). Отмечаемое в этом случае увеличение кормовых ресурсов способствует росту численности хищников, что, в свою очередь, интенсифицирует истребление жертвы (рис. 11.1).

Вспышки численности некоторых видов, наблюдавшиеся в ряде регионов мира, были обусловлены деятельностью человека. В XIX-XX вв. это относится к популяциям кроликов в Австралии, домовых воробьев в Северной Америке, канадской элодеи в Евразии. В настоящее время существенно возросли размеры популяций домовой мухи, находящей прекрасную кормовую базу в виде разлагающихся пищевых отходов вблизи поселений человека. Напротив, численность популяций домовых воробьев в городах упала вследствие прекращения широкого использования лошадей. Масштабы колебаний численности организмов разных видов варьируют. 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 численности обычно сопровождается расширением занимаемой территории.

На гребне популяционной волны некоторые группы особей выселяются за пределы ареала вида и оказываются в необычных условиях существования. В таком случае они испытывают действие новых факторов естественного отбора. Повышение концентрации особей в связи с ростом их численности усиливает внутривидовую борьбу за существование.

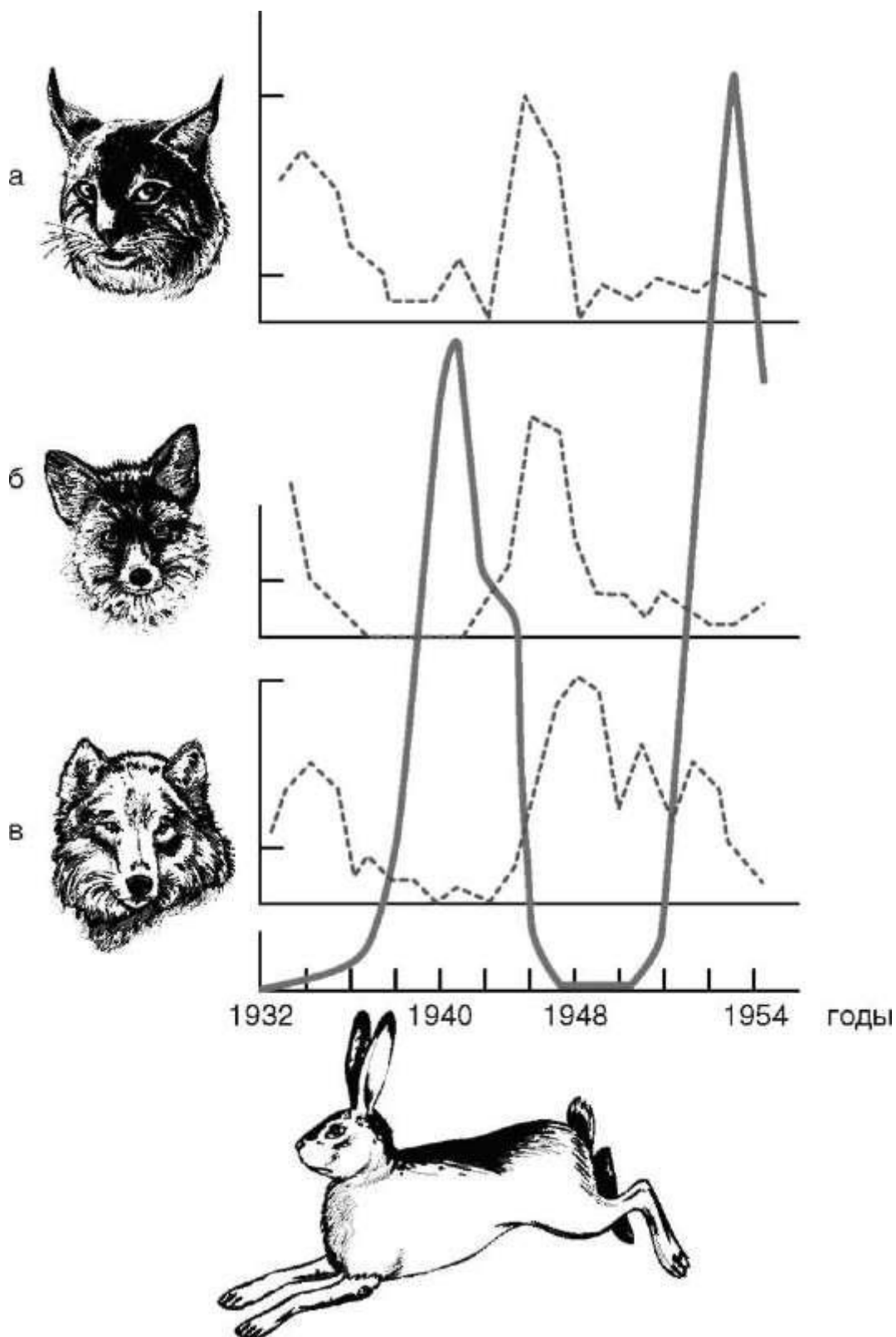


Рис. 11.1. Колебания численности особей в популяциях жертвы (заяц-беляк, сплошная линия) и хищников (а - рыси; б - лисицы; в - волка). Численность особей выражена в процентах к минимальному из зарегистрированных значений, принятому за 100%)

При спаде численности наблюдается распад крупных популяций.

Возникающие малочисленные популяции характеризуются измененными генофондами. В условиях массовой гибели организмов редкие мутантные аллели могут

быть генофондом 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. Чаще они, испытывая действие необычных условий жизни, вымирают. Реже, при благоприятном генетическом составе, такие популяции переживают период спада численности. Будучи изолированными от основной массы вида, существуя в необычной среде, они нередко становятся родоначальниками новых видов.

Популяционные волны - эффективный фактор преодоления генетической инертности природных популяций. Вместе с тем их действие на генофонды не направленно. В силу этого они, так же как и мутационный процесс, подготавливают эволюционный материал к действию других элементарных эволюционных факторов.

### 11.3. 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 снижению межпопуляционных генотипических различий, изоляция является необходимым условием сохранения, закрепления и распространения в популяциях генотипов повышенной жизнеспособности.

В зависимости от природы факторов ограничения панмиксии различают географическую, биологическую и генетическую 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. Сухость почвы и редколесье затрудняют преодоление этих гребней моллюсками. Выраженная, хотя и неполная, 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 происходить и в отсутствие видимых географических барьеров. Причины ее в таком случае кроются в ограниченных «радиусах индивидуальной активности». Так, у прибрежной рыбы бельдюги *Zoarces viviparus* от устья к концу фьорда 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. Молодь ласточек, например, возвращается с зимовки на место своего рождения и гнездится в радиусе до 2 км от материнского гнезда. Скрещивания у ласточек ограничиваются группой близко селящихся особей. В отличие от разделенных барьерами эту разновидность географической 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 Молдове есть две несмешивающиеся популяции мышей - желтогорлая лесная мышь и степная. Фактор их

разделения - состав пищи: лесная мышь питается преимущественно семенами деревьев, а степная - трав. Разобщение 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 очень близкие, 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.

Небольшие изолированные географически и экологически популяции крупных и средних по размеру млекопитающих в связи с ограниченностью в первую очередь пищевых ресурсов обычно состоят из более мелких особей по сравнению с организмами тех же видов, но занимающих обширные ареалы на материках. Примерами могут быть популяции ряда домашних животных - коров, коз и овец, оставленных европейцами на малых необитаемых островах Индийского и Тихого океанов в период Великих географических открытий, одичавших там и сильно измельчавших. Известные карликовые лошади-пони также имеют островное происхождение. Популяция мамонтов острова Врангеля, вымершая около 2000 лет назад, состояла из карликовых особей, рост которых составлял 2-2,5 м. Самый необычный пример, иллюстрирующий результат островной изоляции, - обнаруженные на малом острове Флорес ископаемые останки карликового вида человека *Homo floresiensis*, вымершего около 25 тыс. лет назад (подробнее см. гл. 15). Интересно, что описанное измельчание островных животных обычно не затрагивает пресмыкающихся и мелких млекопитающих, для которых характерно противоположное явление - островной гигантизм. Популяции крыс и других грызунов на островах обычно состоят из очень крупных особей, а самые крупные черепахи обитают на Земле на малых тихоокеанских островах Галапагосского архипелага и на Сейшельских островах в Индийском океане. Это явление обычно связывают с отсутствием хищников на малых островах.

Этологическая (поведенческая) изоляция существует благодаря особенностям ритуала ухаживания, окраски, запахов, «пения» самок и самцов из разных популяций. Так, подвиды щеглов - седоголовый *Carduelis carduelis carduelis* и черноголовый *C. c. brevirostris* - имеют выраженные отметины на голове. Серые вороны *Corvus corone comix* из крымской и североукраинской популяций, внешне неразличимые, отличаются карканьем.

При физической (механической) изоляции препятствием к скрещиванию являются различия в структуре органов размножения или просто разница в размерах тела. У растений такая форма изоляции возникает при приспособлении цветка к определенному виду опылителей.

Описанные формы изоляции, особенно в начальный период их действия, снижают, но не исключают полностью межпопуляционные скрещивания.

Генетическая (репродуктивная) изоляция создает более жесткие, иногда непреодолимые барьеры скрещиваниям. Она заключается в несовместимости гамет, гибели зигот непосредственно после оплодотворения, стерильности или малой жизнеспособности гибридов.

Иногда разделение популяции сразу начинается с генетической изоляции. К этому приводят полиплоидия или массивные хромосомные перестройки, резко изменяющие хромосомные наборы гамет мутантов по сравнению с исходными формами. Полиплоидия

распространена среди растений (рис. 11.2). Разные виды плодовой мухи 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 Евразии (рис. 11.3). Чаще генетическая изоляция развивается вторично вследствие углубления морфологических различий организмов из популяций, длительно разобщенных другими формами изоляции - географической, биологической. 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.

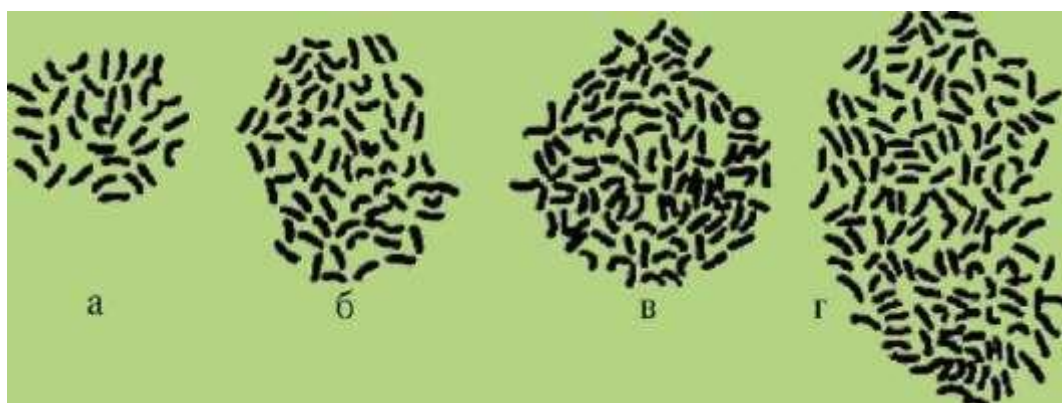


Рис. 11.2. Растения и наборы хромосом в соматических клетках черного паслена *Solarium nigrum*: а - г - 36, 72, 108 и 144 хромосомы

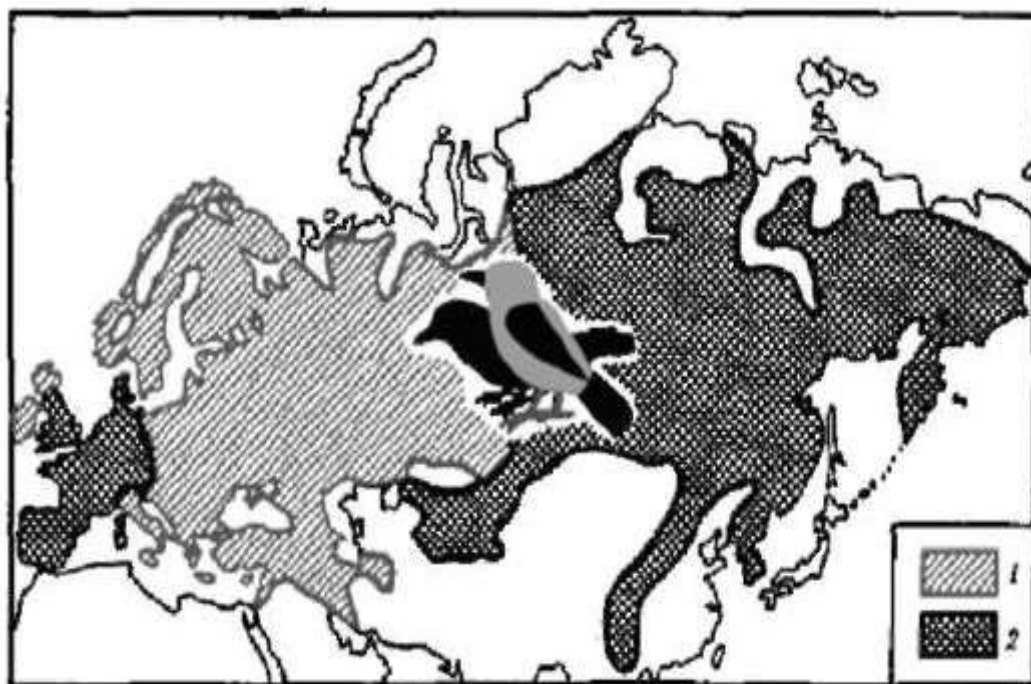


Рис. 11.3. Сниженная жизнеспособность гибридов как фактор разделения популяций серой и черной ворон: 1 - ареал серой вороны; 2 - ареал черной вороны

## 11.4. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

В природных популяциях 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 передачей аллелей следующему поколению, выявляются в природе с помощью естественного отбора. Главный результат отбора заключается не просто в выживании более жизнеспособных, а в относительном вкладе таких особей в генофонд дочерней популяции.

Необходимая предпосылка отбора - борьба за существование: конкуренция за пищу, жизненное пространство, партнера для спаривания. Естественный отбор происходит на всех стадиях онтогенеза организмов. На дорепродуктивных стадиях индивидуального развития, например в эмбриогенезе, преобладающим механизмом отбора служит дифференциальная (избирательная) смертность. В конечном итоге отбор обеспечивает 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. Величину давления отбора выражают коэффициентом отбора  $S$ , который характеризует интенсивность устранения из репродуктивного процесса или сохранения в нем 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 генотипам делится на три группы:  $A_1A_1$ ;  $A_1A_2$ ;  $A_2A_2$ . Обозначим приспособленность этих генотипов  $W_0$ ,  $W_1$   $W_2$ . Выберем в качестве стандарта первый генотип, относительная приспособленность которого максимальна и равна 1. Тогда приспособленности других генотипов составят доли этого стандарта:

$$\begin{array}{ccc} \begin{array}{c} A_1A_1 \\ W_0 \end{array} & \begin{array}{c} A_1A_2 \\ W_1 \end{array} & \begin{array}{c} A_2A_2 \\ W_2 \end{array} \\ \text{или } W_0 / W_0 = 1, & W_1 / W_0 = 1 - S_1, & W_2 / W_0 = 1 - S_2. \end{array}$$

Величины  $S_1$  и  $S_2$  означают пропорциональное снижение в очередном поколении воспроизводства генотипов  $A_1A_2$  и  $A_2A_2$  сравнительно с генотипом  $A_1A_1$ .

Отбор особенно эффективен в отношении доминантных аллелей при условии их полного фенотипического проявления и менее эффективен в отношении рецессивных аллелей, а также в условиях неполной пене-трантности. На результат отбора влияет исходная концентрация аллеля в генофонде. При низких и высоких концентрациях отбор происходит медленно. Изменение доли доминантного аллеля в сравнении с рецессивным приведено в табл. 11.1.

Таблица 11.1. Изменение доли доминантного аллеля в популяции при коэффициенте отбора 0,01

Возрастание, %	Число поколений
0.1 - 1	250
1 - 50	500
50 - 98	5000
98 - 99.9	90 000

В теории, упрощая ситуацию, допускают, что отбор через фенотипы действует на генотипы благодаря различиям в приспособительной ценности отдельных аллелей. В реальной жизни приспособительная ценность генотипов зависит от влияния на фенотип и взаимодействия всей совокупности генов. Оценка величины давления отбора по изменению концентрации отдельных 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  $C_A/C_B = U_1$ . Вследствие различий по приспособленности происходит естественный отбор (селекция), который изменяет соотношение особей с фенотипами  $A$  и  $B$ . В следующем поколении оно станет  $C_A/C_B = U_2 = U_1(1 + S)$ , где  $S$  - коэффициент отбора. Отсюда  $S = U_2/U_1 - 1$ . При селективном преимуществе фенотипа  $A$   $U_2 > U_1$ , а  $S > 0$ . При селективном преимуществе фенотипа  $B$   $U_2 < U_1$  и  $S < 0$ . Если приспособленность фенотипов  $A$  и  $B$  сопоставима,  $U_2 = U_1$ , а  $S = 0$ . В рассмотренном примере при  $S > 0$  отбор сохраняет в популяции в ряду поколений фенотипы  $A$  и устраняет фенотипы  $B$ , при  $S < 0$  имеет место обратная тенденция. Отбор, сохраняющий определенные фенотипы, по своему направлению является положительным, тогда как отбор, устраняющий фенотипы из популяции, - отрицательным.

В зависимости от результата различают стабилизирующую, движущую и дизруптивную формы естественного отбора (рис. 11.4). 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*. Из них 72 выживших воробья имели крылья средней длины, тогда как 64 погибшие 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 (направленный) отбор приводит к последовательному изменению фенотипа в определенном направлении, что проявляется в сдвиге средних значений отбираемых признаков в сторону их усиления или ослабления. При смене условий обитания благодаря этой форме отбора в популяции закрепляется фенотип, более соответствующий среде.



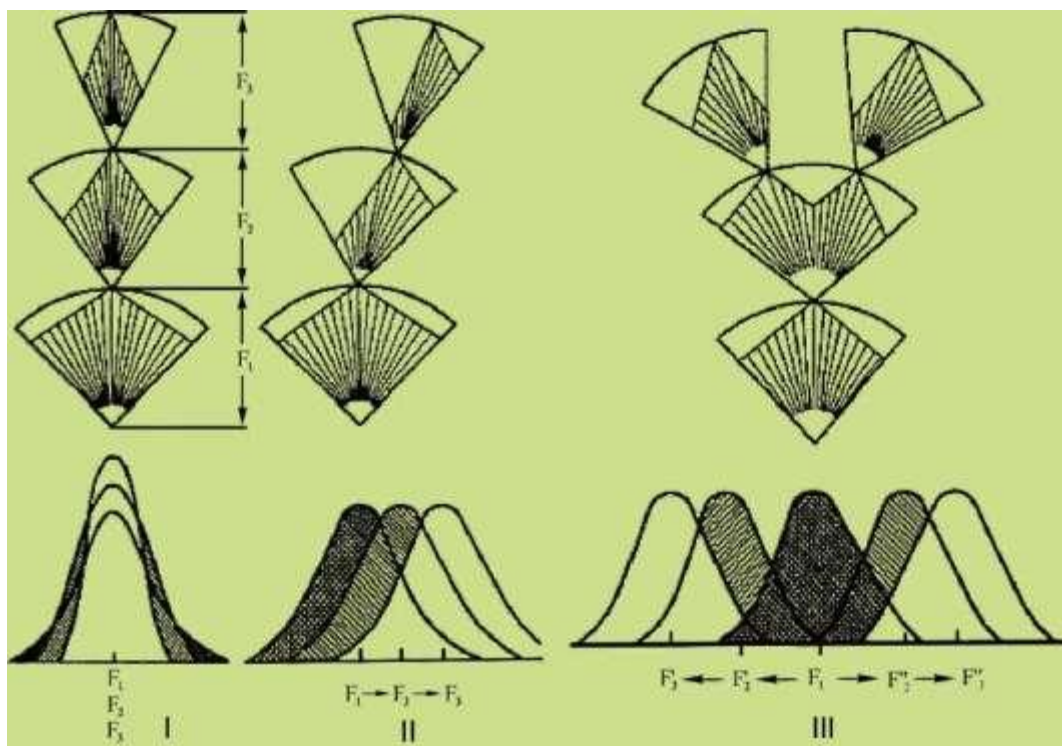


Рис. 11.4. Формы естественного отбора: I - стабилизирующая; II - движущая; III - дизруптивная; F<sub>1</sub> - F<sub>3</sub> - последовательные поколения особей

После того как новое значение признака придет в оптимальное соответствие условиям среды, движущая форма отбора сменяется стабилизирующей. Пример такого отбора - замещение в популяции гавани Плимут (Англия) крабов *Carcinus maenas* с широким головогрудным щитком животными с узким щитком в связи с увеличением количества ила.

Направленный отбор составляет основу искусственного отбора. Так, в одном эксперименте на протяжении ряда поколений из популяции шестинедельных мышей отбирали для скрещивания наиболее тяжелых и наиболее легких животных. Избирательное воспроизведение по признаку массы тела привело к образованию двух самостоятельных популяций, соответственно с возрастающей и убывающей массой тела (рис. 11-5). По окончании опыта, занявшего 11 поколений, ни одна из этих популяций не вернулась к первоначальной массе.

Дизруптивный (разрывающий) отбор сохраняет несколько разных фенотипов с равной приспособленностью. Он действует против особей со средним или промежуточным значением признаков. Так, в зависимости от преобладающего цвета грунта улитки одного и того же вида могут приобретать разный цвет раковин (коричневой, желтой, розовой окраски), а в случае обитания на пестром грунте раковины их оказываются пестрыми. Дизруптивная форма отбора «разрывает» популяцию по определенному признаку на несколько групп. Она поддерживает в популяции состояние генетического полиморфизма (см. п. 11.7). В связи с этим отбор такого рода может быть назван диверсифицирующим, то есть создающим морфологическое и физиологическое многообразие.

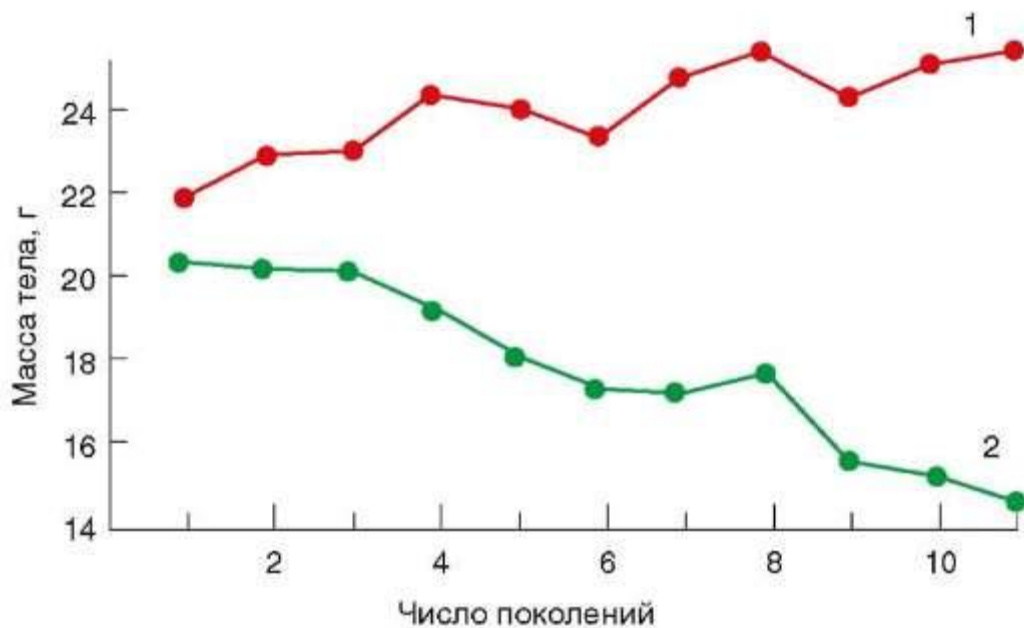


Рис. 11.5. Изменение массы тела мышей из двух популяций в последовательных поколениях вследствие отбора по этому признаку: 1 - тяжелые животные; 2 - легкие животные

Нередко разные мутации на фоне естественного отбора у одних и тех же видов организмов могут разными путями приводить к возникновению одинаковых адаптаций. Известно, что у насекомых - вредителей сельского хозяйства и переносчиков возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний резистентность к пестицидам может быть обусловлена как мутациями, приводящими к нарушению их проникновения через клеточные мембраны с использованием специфических мембранных рецепторов, так и мутациями, снижающими число мембранных рецепторов (рис. 11.6).

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. Он 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, а также популяционные волны, комбинативная изменчивость создают для него необходимый материал.

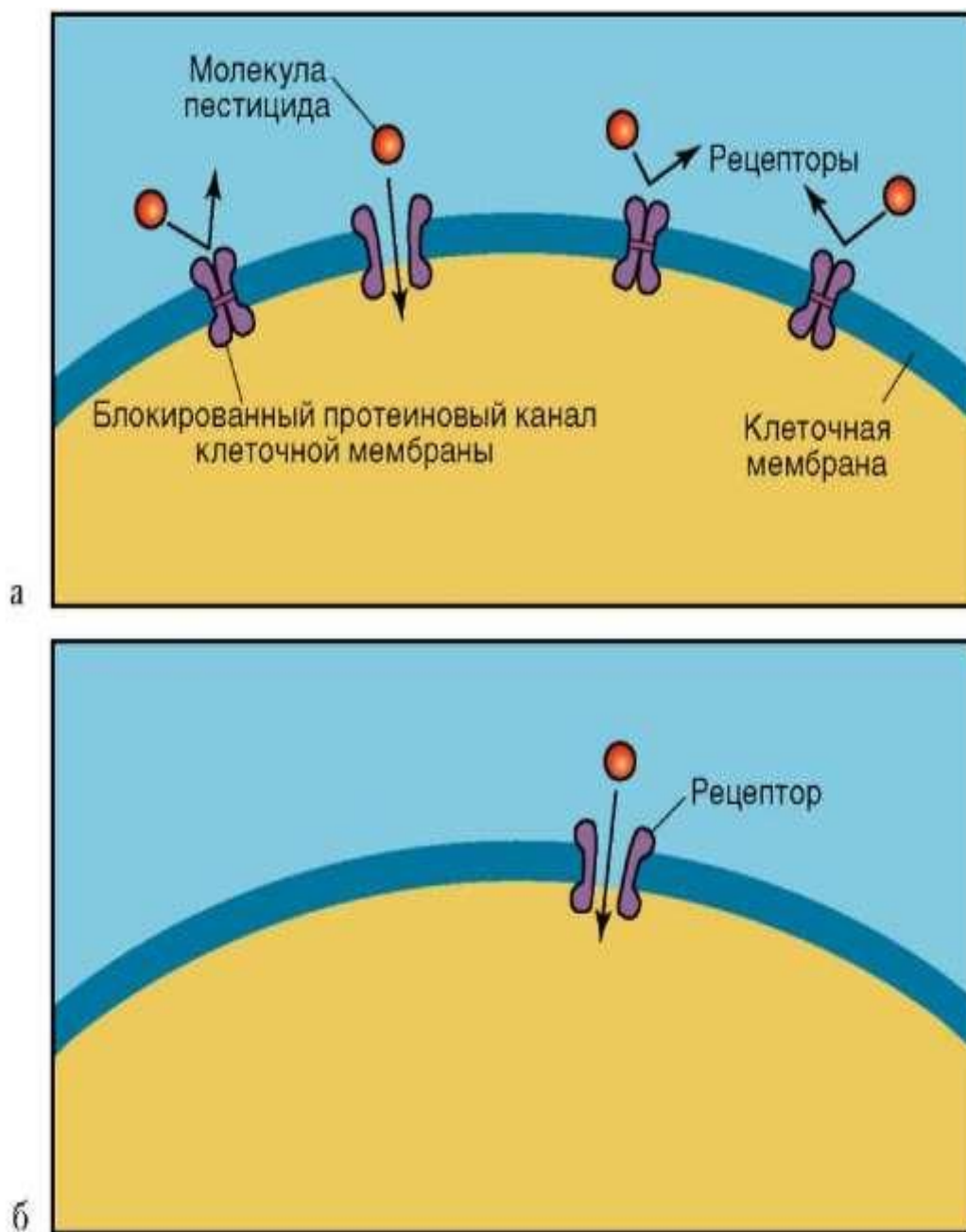


Рис. 11-6. Возникновение резистентности к пестицидам у насекомых за счет разных генетических механизмов: а - мутация гена *pen* снижает проникновение пестицида через протеиновые каналы клеточной мембраны; б - мутация гена *Kdr* уменьшает количество протеиновых рецепторов клеточной мембраны

Естественный отбор нельзя рассматривать как «сито», сортирующее генотипы по приспособленности. В эволюции ему принадлежит творческая роль. Исключая из размножения генотипы с малой приспособительной ценностью, сохраняя благоприятные генные комбинации разного масштаба, он преобразует картину генотипической изменчивости, складывающуюся первоначально под действием случайных факторов, в биологически целесообразном направлении. Результатом творческой роли отбора является процесс органической эволюции, идущей в целом по линии прогрессивного усложнения морфофизиологической организации (арогенез), а в отдельных ветвях - по пути специализации (аллогенез).

## 11.5. ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ (ДРЕЙФ ГЕНОВ)

Мутации и комбинативная изменчивость, периодические колебания численности организмов, изоляция изменяют генофонды популяций случайным образом. Их совместное действие с естественным отбором в процессе видообразования придает биологической изменчивости в целом приспособительный характер. Выполнению отбором упорядочивающей роли препятствуют изменения частот аллелей, зависящие от случайных причин. Таковыми в данном случае являются причины, обуславливающие преимущественное размножение генотипов вне связи с их приспособительной ценностью. Так как динамика частот аллелей в генофондах последовательных поколений носит статистический характер (см. закон Харди-Вайнберга), размах случайных колебаний этого показателя возрастает по мере снижения численности особей в популяции.

Расчеты показывают, что при воспроизведении 5000 потомков родительской популяции с частотой некоего аллеля  $p = 0,50$  колебания концентрации этого аллеля в 99,994% вариантов дочерних популяций в силу случайных причин (в отсутствие отбора по этому аллелю) не выйдут за пределы 0,48-0,52. Если же родительская популяция мала и воспроизводит 50 потомков, то размах случайных колебаний концентрации наблюдаемого аллеля в том же проценте вариантов дочерних популяций составит 0,30-0,70. Случайные, но 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 происходят 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 данной популяции в единственном экземпляре у одной из особей, гетерозиготной по соответствующему локусу. Любое случайное стечение обстоятельств, исключая такую особь из размножения (лесной пожар, выстрел охотника и т.п.), приведет к утрате аллеля. 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. Это гарантирует переход аллеля в генофонд следующего поколения и его сохранение.

Дрейф генов обуславливает утрату ( $p = 0$ ) или закрепление аллелей в гомозиготном состоянии у всех членов популяции ( $p = 1$ ) вне связи с их приспособительной ценностью. Он играет важную роль в формировании генофондов малочисленных групп организмов, изолированных от остальной части вида.

## 11.6. ВИДООБРАЗОВАНИЕ

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. Это связано с возникновением межпопуляционных изоляционных барьеров и углублением различий между генофондами популяций под действием естественного отбора вплоть до генетической изоляции. Такой процесс, ведущий к увеличению числа видов, называют дивергентным или истинным видообразованием. Выделяют также филетическое видообразование. Оно заключается в постепенном превращении во времени одного вида в другой. Этот способ наблюдается, если изменения условий захватывают весь ареал.

Известны примеры видообразования путемгибридизации. Перечисленные способы видообразования схематически изображены на рис. 11.7.

Существуют аллопатрический и симпатрический пути образования видов. Приаллопатрическом видообразовании, называемом также географическим, препятствия к скрещиванию первично обусловлены пространственным разобщением популяций. Генетическая изоляция развивается вторично. Так, некогда в Австралии существовал один вид попугайчиков рода *Pachycephalia*. В условиях засушливого периода единый ареал разделился на западную и восточную зоны. Со временем особи двух популяций приобрели морфофизиологические и генетические различия, которые сделали невозможным скрещивание, когда ареал вновь стал общим. Произошло образование из одного предкового вида двух новых.

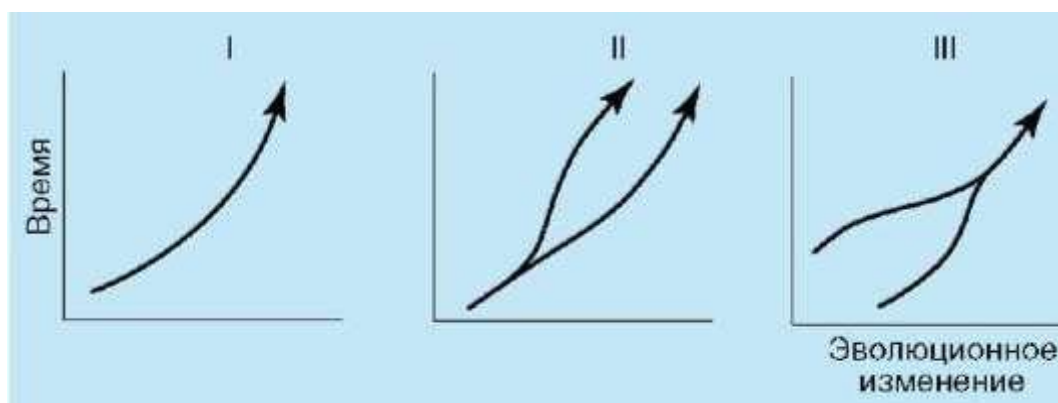


Рис. 11.7. Основные способы видообразования: I - филетическое; II - дивергентное (истинное); III - путем гибридации

При симпатрическом видообразовании новый вид образуется внутри ареала исходного вида. С самого начала изоляция является генетической. Такое положение создается в результате полиплоидии вследствие нарушений нормального хода мейоза, при крупных хромосомных перестройках или межвидовой гибридации. Аллопатрическое видообразование происходит медленно и дает виды, как правило, отличающиеся по морфофизиологическому критерию от вида-родоначальника. Симпатрический путь относительно быстрый и дает виды, близкие к исходному по морфофизиологическим показателям.

Большинство видов, особенно животных, возникают 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, культурного - 52. Культурная слива возникла путем гибридации терна с алычой. Пример гибридогенного вида - рябинокизильник, распространенный в лесах центральной Сибири. Симпатрический путь видообразования у паразитов часто связан с освоением популяцией новых хозяев. Анализ генного состава и межхромосомных различий между человеком и человекообразными обезьянами дает повод предположить, что разделение этих двух ветвей могло идти симпатрическим путем.

## 11.7. НАСЛЕДСТВЕННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ГРУЗ

Процесс видообразования с участием такого фактора, как естественный отбор, создает разнообразие живых форм, приспособленных к условиям обитания. Среди разных генотипов, возникающих в каждом поколении благодаря резерву наследственной изменчивости и рекомбинации аллелей, лишь ограниченное число обуславливает максимальную приспособленность к конкретной среде. Можно предположить, что

дифференциальное воспроизведение этих генотипов в конце приведет к тому, что генофонды популяций будут представлены лишь «удачными» аллелями и их комбинациями. В итоге произойдет затухание наследственной изменчивости и повышение уровня гомозиготности генотипов.

В природных популяциях, однако, наблюдается противоположное состояние. Большинство организмов являются высокогетерозиготными. Отдельные особи гетерозиготны частично 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. По 21 локусу имелось по 3-4 аллеля. В целом в этой популяции рачков 58% локусов были гетерозиготными и имели по 2 аллеля и более. В среднем у каждой особи было по 5,8% гетерозиготных локусов. Средний уровень гетерозиготности у растений составляет 17%, у беспозвоночных - 13,4%, у позвоночных - 6,6%. У человека этот показатель равен 6,7%. Столь высокий уровень гетерозиготности нельзя объяснить только мутациями в силу относительной их редкости.

Наличие в популяции нескольких равновесно сосуществующих генотипов в концентрации, превышающей по наиболее редкой форме называют полиморфизмом. Наследственный полиморфизм создается мутациями и комбинативной изменчивостью. Он поддерживается естественным отбором и бывает адаптационным (переходным) 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. 11.8). Это происходит потому, что красные формы лучше переносят холод, а черные интенсивнее размножаются в летний период.

<sup>1</sup> Наличие в популяции аллеля с частотой менее 1% может быть объяснено только мутациями и комбинативной изменчивостью, без влияния естественного отбора.

Адаптационный полиморфизм по аллелям гена, отвечающего за синтез фермента лактатдегидрогеназы, позволяет североамериканским рыбкам *Fundulus heteroclitus* выживать в широких диапазонах температур и заселять обширный ареал. При низких температурах один из аллелей отвечает за вариант фермента, осуществляющего свою функцию эффективнее другого. Кроме того, рыбы, обладающие этим вариантом фермента, способны перемещаться быстрее других и активнее избегать поедания хищниками (рис. 11.9).

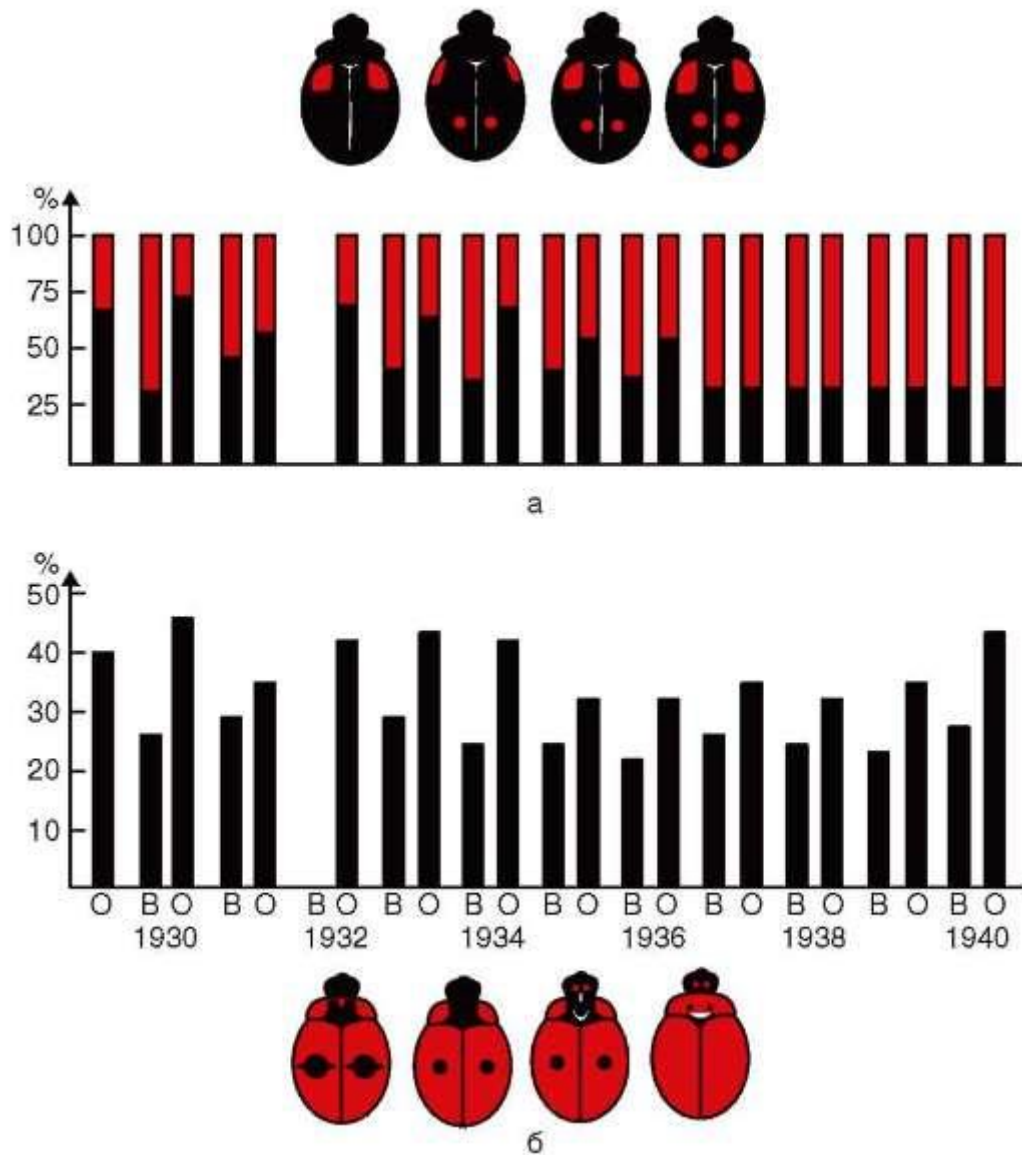


Рис. 11.8. Адаптационный полиморфизм у двухточечных божьих коровок: а - соотношение черной (зачернено) и красной форм при весеннем (В) и осеннем (О) сборе; б - частота доминантного аллеля черной окраски в весенней и осенней популяциях

Балансированный полиморфизм возникает, если отбор благоприятствует гетерозиготам в сравнении с рецессивными и доминантными гомозиготами. Так, в опытной численно равновесной популяции плодовых мух *Drosophila melanogaster*, содержащей поначалу много мутантов с более темными телами (рецессивная мутация *ebony*), концентрация последних быстро падала, пока не стабилизировалась на уровне 10% (рис. 11.10). 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 называютсверхдоминантностью. Механизм положительного отбора гетерозигот различен. Правилom является зависимость интенсивности отбора от частоты, с которой встречается соответствующий фенотип (генотип). Так, рыбы, птицы, млекопитающие предпочитают обычные фенотипические формы добычи, «не замечая» редких.

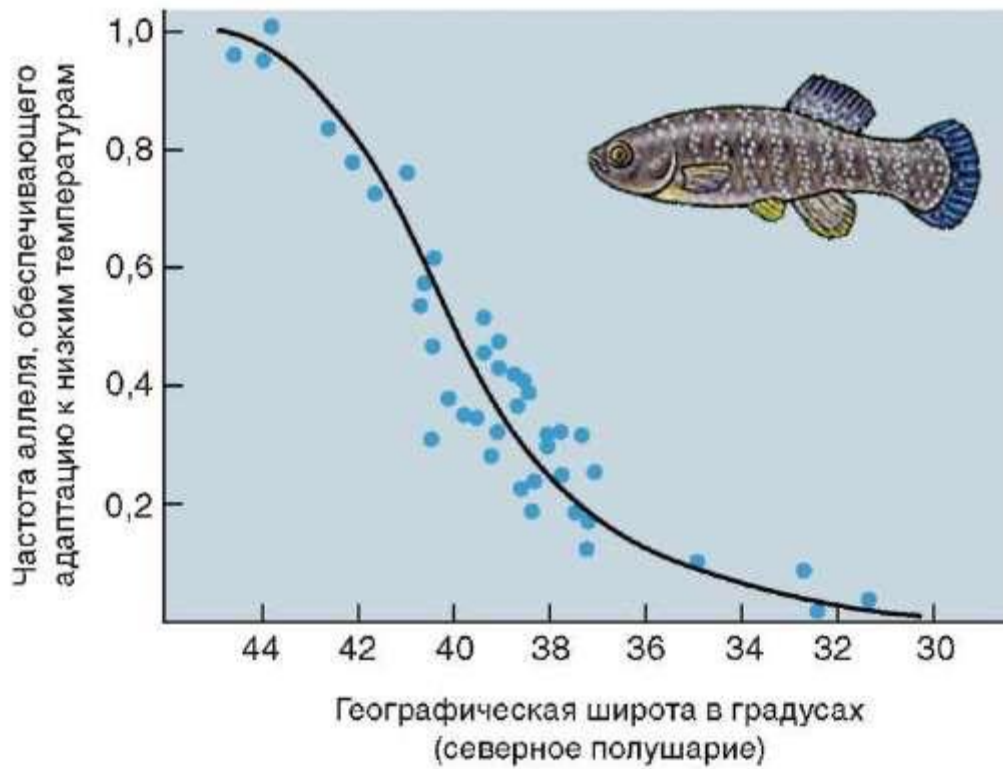


Рис. 11.9. График частоты встречаемости аллеля холодостойкости в зависимости от географической широты местообитания популяций рыбки *Fundulus heteroclitus*

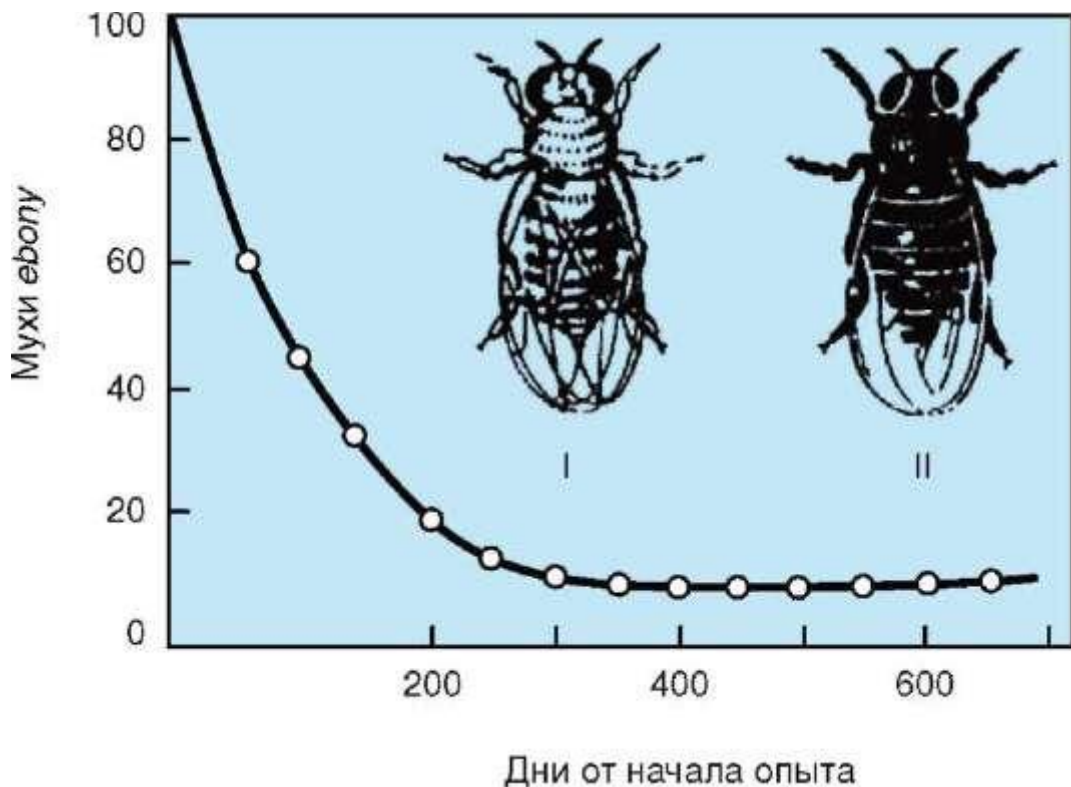


Рис. 11.10. Балансированный полиморфизм по локусу окраски тела в опытной популяции плодовых мух: I - серая муха (дикий тип); II - мутантная муха с черной окраской тела

В качестве примера рассмотрим результаты наблюдений, выполненных на обыкновенной наземной улитке *Cerpea nemoralis*, раковина у которой бывает желтая,



различных оттенков коричневого цвета, розовая, оранжевая или красная. На раковине может быть до пяти темных полос. При этом коричневая окраска доминирует над розовой, а они обе - над желтой. Полосатость - рецессивный признак. Улитки поедаются дроздами, использующими камень как наковальню, чтобы разбить раковину и добраться до тела моллюска. Подсчет числа раковин разной окраски вокруг таких «наковален» показал, что на траве или лесной подстилке, фон которых достаточно однороден, добычей птиц чаще оказывались улитки с розовой и полосатой раковиной. На пастбищах с грубыми травами или в живых изгородях с более пестрым фоном чаще поедались улитки, раковины которых были окрашены в светлые тона и не имели полос.

Самцы относительно редких генотипов могут иметь повышенную конкурентоспособность в борьбе за самок. Селективное преимущество гетерозигот обусловлено также явлением гетерозиса. Повышенная жизнеспособность межлинейных гибридов отражает, по-видимому, результат взаимодействия аллельных и неаллельных генов в системе генотипов 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. При этом конечный результат зависит от соотношения интенсивности разных векторов отбора. Конечный результат естественного отбора в популяции зависит от наложения многих векторов отборов и контротборов. Благодаря этому достигается одновременно и стабилизация генофонда, и поддержание наследственного разнообразия.

Балансированный полиморфизм придает популяции ряд ценных свойств, что определяет его биологическое значение. Генетически разнородная популяция осваивает более широкий спектр условий жизни, используя среду обитания более полно. 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 генотипов, приспособленность которых неодинакова. В каждый момент времени жизнеспособность такой популяции ниже уровня, который был бы достигнут при наличии в ней лишь наиболее «удачных» генотипов. Величину, на которую приспособленность реальной популяции отличается от приспособленности идеальной популяции из «лучших» генотипов, возможных при данном генофонде, называют генетическим грузом. Генетический груз - неизбежное следствие генетического полиморфизма, своеобразная плата за экологическую и эволюционную гибкость.

## **11.8. АДАПТАЦИИ ОРГАНИЗМОВ К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ**

Наряду с общей приспособленностью, зависящей от генотипа в целом и измеряемой выживаемостью и 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, самосовершенствующиеся, иногда исчезающие, эволюционно обусловленные приспособления к конкретным факторам среды. В результате выработки адаптации достигается состояние адаптированности, или соответствия морфологии, физиологии, поведения организмов занимаемым ими экологическим нишам.

Под экологической нишей понимают всю совокупность условий среды и образа жизни данного организма.

Процесс выработки адаптации происходит постоянно. В него вовлечены многие признаки организма. Эволюция птиц от рептилий включала, например, последовательные изменения костей, мышц, покровов, конечностей. Увеличение грудины, перестройка гистологической структуры костей, придавшей 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). Вторичные адаптации захватили также ряд признаков: крылья пингвинов, например, больше похожи на плавники, а их покровы стали водонепроницаемы.

Одна экологическая задача может решаться путем выработки разных адаптаций. Так, средством термоизоляции у медведей, песцов является густой мех, а у китообразных - жировой подкожный слой.

Адаптации возникают в ответ на конкретную экологическую задачу. В силу этого они всегда относительны. Относительность адаптации 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, позволяющей изменить структуру и функции в требуемом направлении. Так, млекопитающие и насекомые используют для дыхания соответственно легкие и трахею, которые развиваются из разных зачатков под контролем разных генов. Нередко основу нового приспособления составляет предсуществующая структура. Последняя 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, называют преадаптацией. Например, когда-то 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. Они позволили некоторым рыбам покидать на время водоемы. Первоначально такие выходы совершались, видимо, в дождливые дни или влажные ночи. Именно так делает в настоящее время американский сомика-кошка *Ictalurus nebulosus*. Впоследствии эти структуры развились в легкие и конечности наземных животных. К адаптации иногда приводит новая мутация. Включившись в систему генотипа, она изменяет фенотип в направлении более эффективного решения экологических задач. Этот путь возникновения адаптации называют комбинативным.

Есть несколько классификаций адаптации. 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 хищников), к общественному образу жизни (см. разделение «труда» у пчел), к сожительству с другими организмами (симбиоз, паразитизм).

В зависимости от характера изменения различают адаптации с усложнением или упрощением морфофизиологической организации. Последнее типично для паразитов. По масштабу приспособления делят на специализированные и общие. С помощью

специализированных адаптаций организм решает конкретные задачи в узкоограниченных условиях жизни вида. К примеру, особенности строения языка муравьеда таковы, что обеспечивают питание муравьями. Общие адаптации позволяют решать многие задачи в широком спектре условий среды. К ним относят внутренний скелет позвоночных и наружный членистоногих, гемоглобин как переносчик кислорода и др.

При наличии таких адаптаций осваиваются разнообразные экологические ниши. Они 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.

## 11.9. 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, будь то Бог или абстрактный разум.

Теологическое 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 целесообразность в мире жизни с принципом биологического соответствия ответа организмов на изменения во внешних условиях и наследованием таких благоприятных признаков. Убедительным доказательством в пользу целесообразности изменений под влиянием среды долго признавался факт «привыкания» микроорганизмов к лекарственным препаратам - сульфаниламидам, антибиотикам. Опыт В. и Э. Ледерберг-гов показал, что это не так. Схема опыта приведена на рис. 11.11.

В чашке Петри на поверхности твердой питательной среды (1) микроорганизм образует колонии. Специальным штампом отпечаток всех колоний переносили на среду (2) со смертельной дозой антибиотика (3). Если в таких условиях вырастала хотя бы одна колония, то она происходила от 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 микроорганизма, а о состоянии преадаптации. Оно обусловлено наличием в геноме микроорганизма аллеля, блокирующего действие антибиотика. В одних случаях «устойчивые» бактерии образуют фермент, разрушающий лекарственное вещество, в других - стенка клетки непроницаема для препарата. Появлению штаммов микроорганизмов, устойчивых к лекарственным препаратам, способствует неправильная тактика врачей, которые, желая избежать побочных эффектов, назначают низкие, для бактерий сублетальные, дозы препаратов.

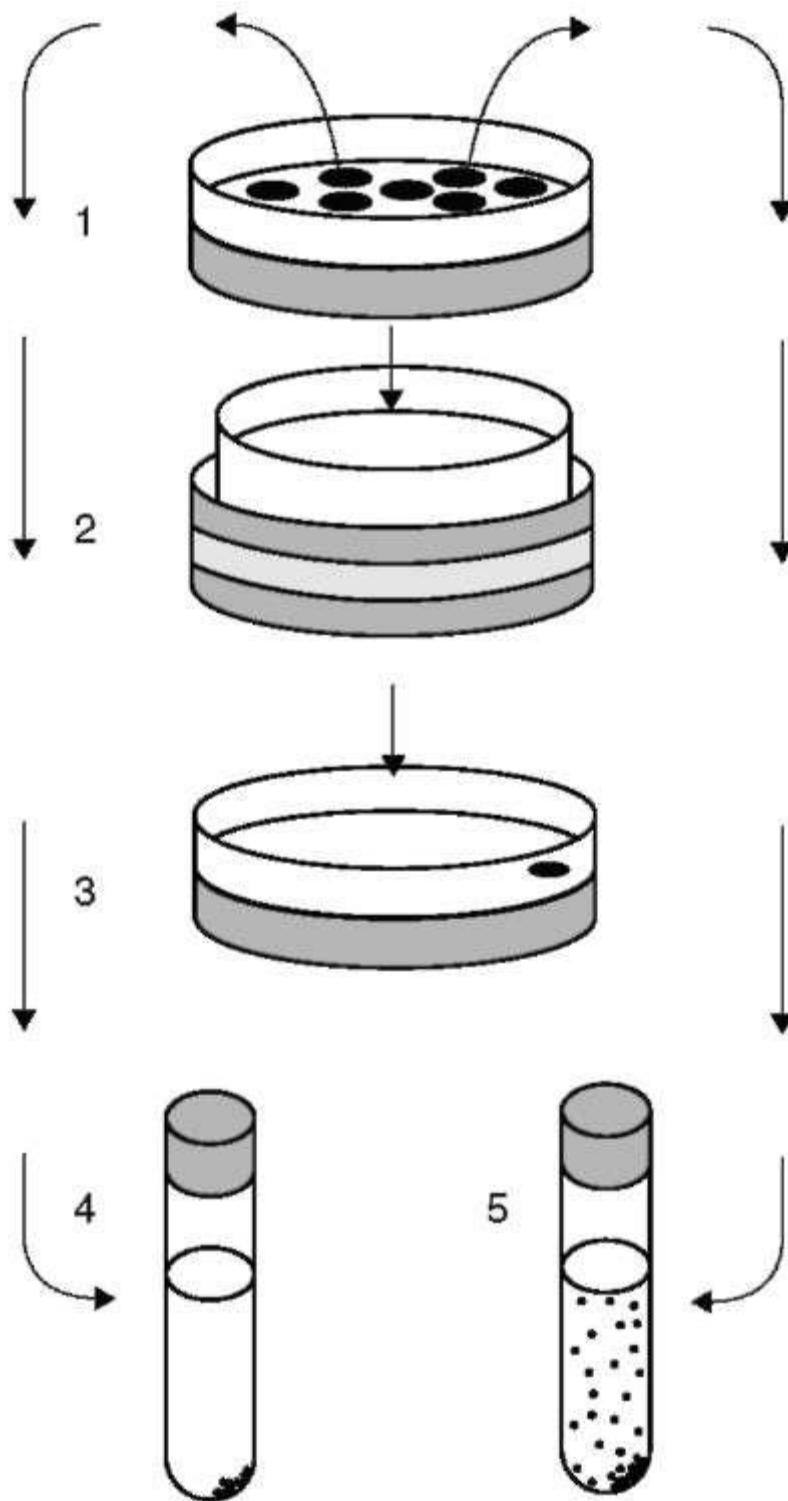


Рис. 11.11. Схема опыта, опровергающего гипотезу непосредственного приспособления микроорганизмов к среде с антибиотиком (пояснение в тексте)

Появление форм, резистентных к ядам, наблюдается также у насекомых и млекопитающих. Это явление имеет сходную основу: среди мутантных организмов находится 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, непосредственного приспособления организмов к среде обитания допускалась некоторыми биологами еще в 40-50-х гг. прошлого столетия.

Биологическая целесообразность строения и функций организмов складывается в процессе развития жизни. Она представляет собой историческую категорию. Об этом свидетельствует смена типов организмов, 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 обычно случается несколько волн вымирания. Они изменяют относительный видовой состав соответствующего крупного таксона, например класса.

Проявление адаптации и биологической целесообразности в целом объясняется действием в природе естественного отбора. Из множества случайных мутаций 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. Становится также ясным, почему в конкретных условиях обитания отдельные приспособления достигают лишь той степени развития, которая достаточна для выживания в сравнении с приспособлениями конкурентов.

Вопросы для самоконтроля

1. Охарактеризуйте роль мутаций и популяционных волн в эволюции.
2. Какова роль изоляции в эволюции?
3. Какие формы естественного отбора известны и как они влияют на аллелофонды популяций?
4. В популяциях каких размеров отчетливо проявляется дрейф генов?
5. Что называется генетическим полиморфизмом и каково его значение в эволюции?

## **Глава 12. ДЕЙСТВИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЮДЕЙ**

### **12.1. ПОПУЛЯЦИЯ ЛЮДЕЙ. ДЕМ, ИЗОЛЯТ**

Размножение человека осуществляется половым путем, а репродуктивные ареалы в той или иной степени ограничены определенной группой населения. Это позволяет выделить в человечестве сообщества, 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 (например, различия в вероисповедании). Благодаря этому в формировании популяций людей главную роль играет не общность территории, а социальные факторы.

Демографические показатели популяций людей - размер, уровень рождаемости и смертности, возрастной состав, экономическое состояние, уклад жизни. Генетически популяции характеризуются генофондами (аллелофондами). 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 из 1500-4000 человек называют демами, популяции численностью до 1500 человек - изолятами. Для демов и изолятов типичен относительно низкий естественный прирост населения - соответственно порядка 25% и не более 20% за поколение. Частота внутри-групповых браков в них составляет 80-90% и выше 90%, а приток лиц из других групп сохраняется на уровне 1-2% и менее 1%. В силу высокой

частоты внутригрупповых браков члены изолятов, просуществовавших четыре поколения (примерно 100 лет) и более, являются не менее чем троюродными братьями и сестрами (сибсами).

В больших по размерам популяциях распределение аллелей отдельных генов в генотипах индивидуумов последовательных поколений подчиняется закону Харди-Вайнберга. Это используют в медико-генетической практике для расчета доли гетерозигот - носителей определенного рецессивного аллеля. Так, в Швеции в 1965-1974 гг. страдающие фенилкетонурией встречались с частотой примерно 1 : 40 000. Исходя из закона 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,  $q^2 = 1/40$  тыс., а  $q = 1/200$ . Частота доминантного аллеля нормального обмена фенилаланина  $p = 1 - q = 1 - 1/200 = 199/200$ . Тогда частота гетерозигот составляет  $2pq = 2 \times (1/200) \times (199/200) = 2 \times (199/40\ 000)$ . При найденных частотах доминантного и рецессивного аллелей популяция численностью 40 000 человек содержит одного больного фенилкетонурией ( $A_2A_2$ ) и 400 носителей неблагоприятного аллеля в гетерозиготном состоянии ( $A_1A_2$ ). Остальные члены популяции гомозиготны по благоприятному доминантному аллелю ( $A_1A_1$ ). Ниже приведены данные о частоте гетерозиготного носительства и соответствующей ей частоте рецессивных гомозигот с фенотипическим проявлением определенного аллеля.

Даже по редким рецессивным аллелям число гетерозигот оказывается достаточно высоким, чтобы это учитывалось при МГК вступающих в брак.

Таблица 12.1. Частота встречаемости гетерозигот в популяции в зависимости от частот встречаемости гомозигот

<b>Встречаемость гомозигот (в пересчете на число членов популяции)</b>	<b>Встречаемость гетерозигот (в пересчете на число членов популяции)</b>
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

## 12.2. ВЛИЯНИЕ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ФАКТОРОВ НА ГЕНОФОНДЫ ЧЕЛОВЕЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ

Клеточные и физико-химические механизмы наследственности и изменчивости универсальны для всех живых существ, включая человека. Установлена определенная зависимость жизнеспособности индивидуума от особенностей его генотипа. Большую часть своей истории человечество было совокупностью более или менее изолированных в репродуктивном отношении относительно малочисленных групп. Вплоть до настоящего времени сохраняются изоляты. В отдельные исторические периоды происходили миграции значительных масс людей. Они сопровождалась объединением ранее разобщенных групп, освоением новых территорий со своими климато-географическими условиями. В настоящее время миграции населения усилились в связи с ростом численности людей, совершенствованием средств транспорта, неравномерным развитием экономики. Благодаря отмеченному генофонды популяций людей испытывали ранее и продолжают испытывать действие элементарных эволюционных факторов. Социальность человека вносит в это действие определенную специфику.

### 12.2.1. МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

Мутационный процесс у человека сходен с таковым у других организмов по всем основным показателям - средней частоте мутирования на локус или геном за поколение, генетико-физиологическим характеристикам мутаций, наличию антимутационных барьеров. Это совпадение неслучайно. Основные характеристики спонтанного мутагенеза формировались на начальных этапах эволюции жизни под действием таких постоянных факторов, как ультрафиолетовое и иные виды излучения, температура, определенная химическая среда.

Хотя оценка частоты возникновения мутаций у людей встречает серьезные трудности, некоторые подходы к получению таких данных имеются. Согласно одному из них, максимальная определяемая вероятность новой мутации составляла  $2,24 \times 10^{-5}$  на один локус в поколении.

В настоящее время давление мутационного процесса на генофонд человечества, по-видимому, усиливается благодаря росту индуцированных мутаций. Их причиной нередко служат факторы, возникающие в связи с производственной деятельностью человека в условиях научно-технической революции, например ионизирующее излучение. Подсчет прироста количества мутаций сверх фоновых значений встречается с теми же трудностями, о которых шла речь выше. Согласно ориентировочным данным, доза в 1 Гр (грей), получаемая при низком уровне радиации мужчинами, индуцирует от 1000 до 2000 мутаций с серьезными фенотипическими последствиями на каждый миллион живых новорожденных. У женщин эта цифра ниже - 900.

Мутагенные факторы индуцируют мутации как в половых, так и в соматических клетках. В последнем случае результат может состоять в повышении частоты определенных заболеваний, прежде всего злокачественных опухолей. В отношении ионизирующих излучений, в частности, это лейкозы. Далее идут рак молочной железы и щитовидной железы (рис. 12.1).

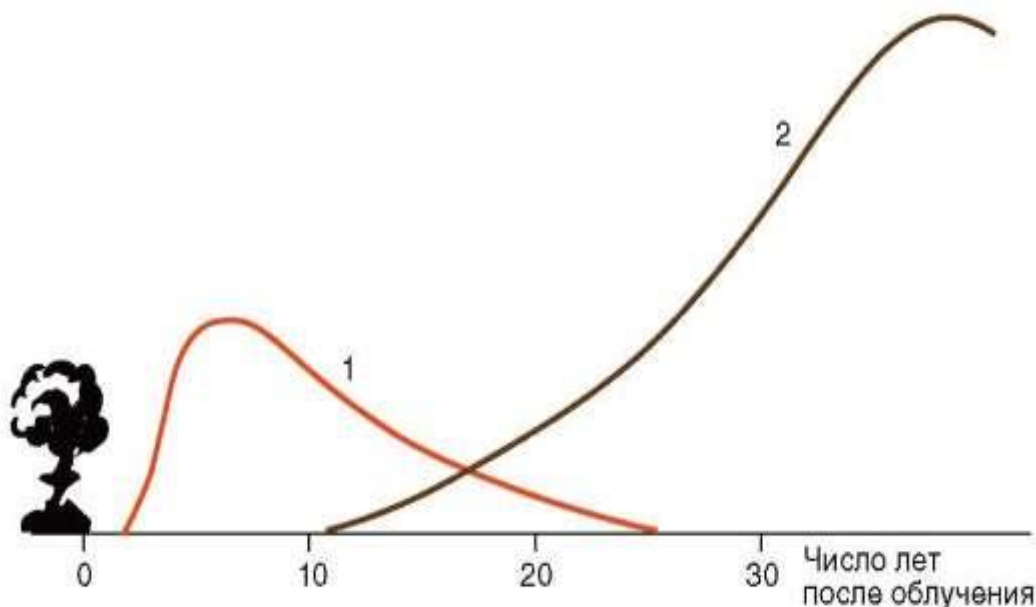


Рис. 12.1. Относительная среднестатистическая вероятность заболевания раком после однократного равномерного облучения тела дозой в 0,01 Гр в популяции людей, переживших атомную бомбардировку: 1 - лейкозы; 2 - все другие виды раковых заболеваний

### 12.2.2. ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ

Численность населения планеты за обозримый исторический период в целом значительно возросла. В эпоху неолита (10-6 тыс. лет назад) число людей было равно примерно 5 млн, в период появления городов (4,5-3,5 тыс. лет назад) - 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 6 млрд. Представляя общую тенденцию в истории человечества, эти данные указывают также на изменение во времени темпов прироста народонаселения. Этот показатель, однако, изменялся в историческом развитии неравномерно.

Моменты ускорения прироста численности людей совпадают с важнейшими достижениями человечества - развитием земледелия примерно 8000 лет назад, началом индустриализации, эрой научно-технической революции. Важное следствие увеличения темпа прироста - изменение плотности населения. Так, в эпоху охотников и собирателей (3020 тыс. лет назад) она составляла менее 1 человека на 3 км<sup>2</sup>, в век бронзы и железа (4-3 тыс. лет назад) - 10 человек, в настоящее время - от 4 до 900-1200 человек на 3 км<sup>2</sup>. Даже сейчас 50% населения размещаются всего на 5% площади обитаемой суши. Крайне неравномерное распределение людей на Земном шаре имело место на любом этапе развития человечества. Ускорение роста численности при ограниченности заселяемой территории способствует усилению миграций.

На фоне общей тенденции к повышению численности людей имели место отдельные снижения этого показателя (рис. 12-2). Причиной снижения, отраженного на диаграмме динамики населения планеты, была эпидемия чумы с большой смертностью, которая в средние века распространилась на значительные территории. Предполагают, что сокращение численности людей на территории Европы происходило также в начале каменного века. Причина состояла в уничтожении племенами, освоившими технику коллективной охоты, основного источника пищи - крупных травоядных животных. Заметные колебания численности на ограниченных территориях происходили вследствие, например, особо опасных инфекций. Они были закономерными явлениями в жизни целых народов еще в начале прошлого столетия (рис. 12.3). Периодические колебания численности людей на обширных или ограниченных территориях, изменяя плотность населения и вызывая миграции, влияли на состояние генофондов человеческих популяций.

### 12.2.3. 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.



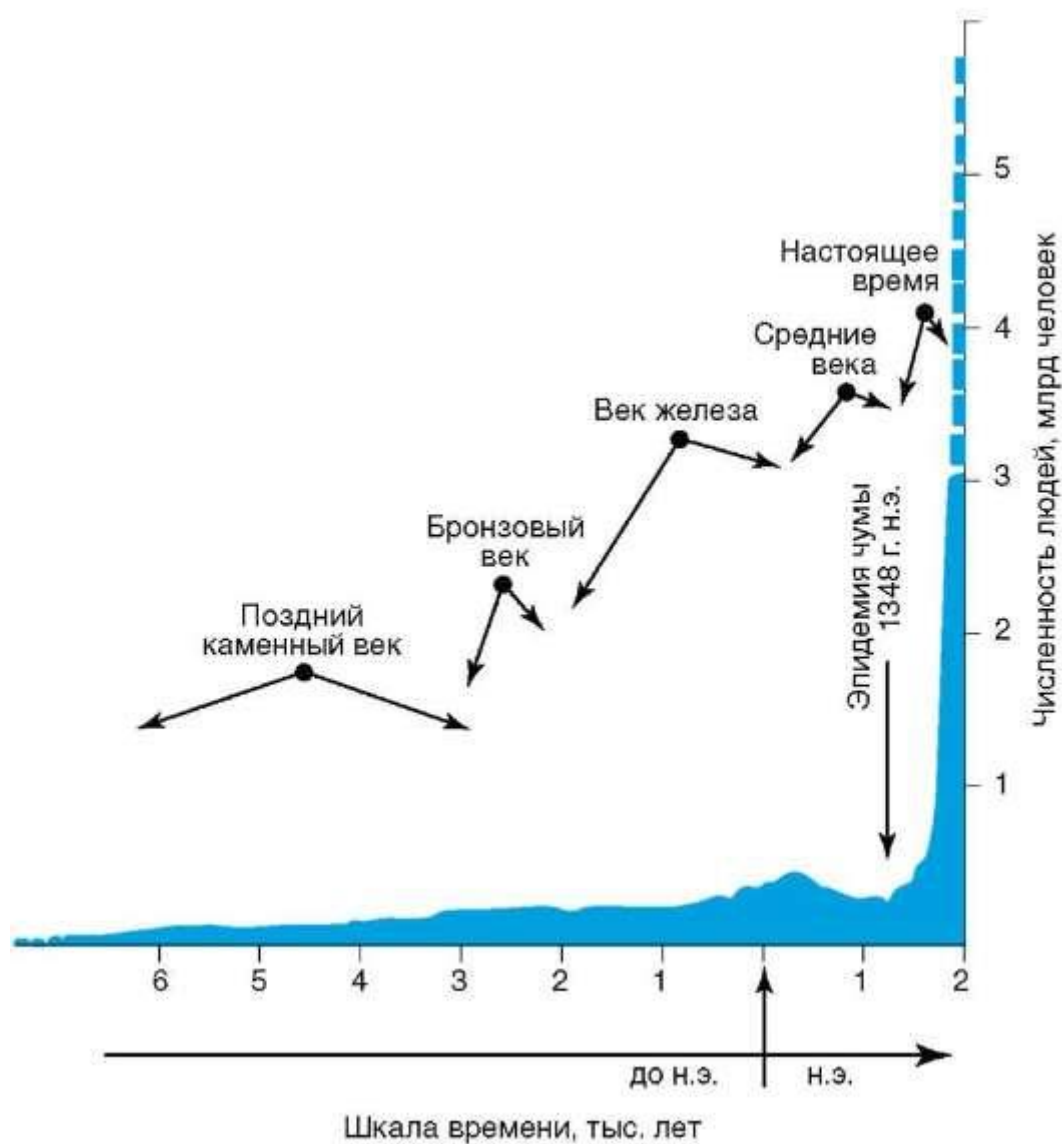


Рис. 12.2. Сокращение численности людей в Средние века в связи с эпидемией чумы

В человеческом обществе встречаются специфические 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, большая ширина 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. Причина различий - изолированность от главных перевальных путей сообщения.

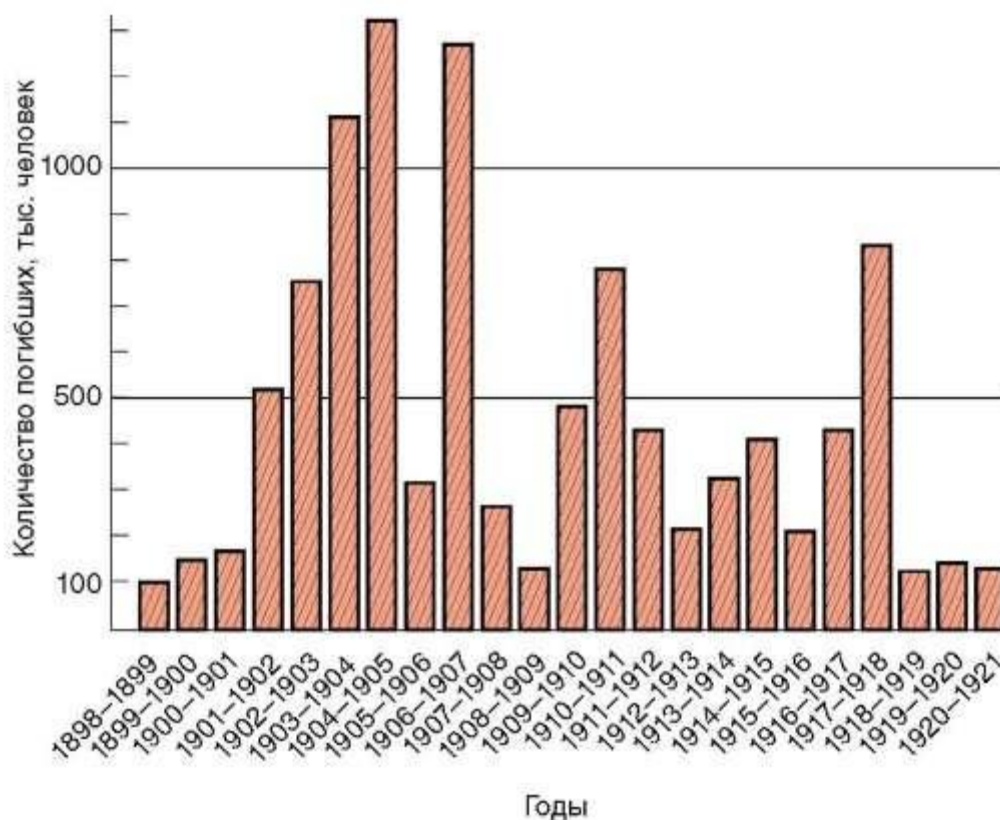


Рис. 12.3. Смертность от чумы в Индии по годам (1898-1922)

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. Об этом свидетельствует судьба популяций белых и негров в США и Бразилии. К настоящему времени доля генов от белых составляет у американских негров 25%, а 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. 12.4). У коренного населения Пиренейского полуострова этот ген практически отсутствует, тогда как в районе Астрахани его частота достигает 30%. Это может объясняться массовой миграцией кочевого населения центрально-азиатского происхождения, в популяциях которого антиген В встречается с высокой частотой, на территорию Восточной и Центральной Европы в XII-XIII вв. н.э. Большая часть населения Западной Европы не имела тесных контактов с мигрантами из Азии и поэтому частота аллеля В их популяциях остается крайне низкой.

В настоящее время круг возможных браков неуклонно расширяется. Разрушение многовековых изоляционных барьеров - процесс, по-видимому, необратимый.

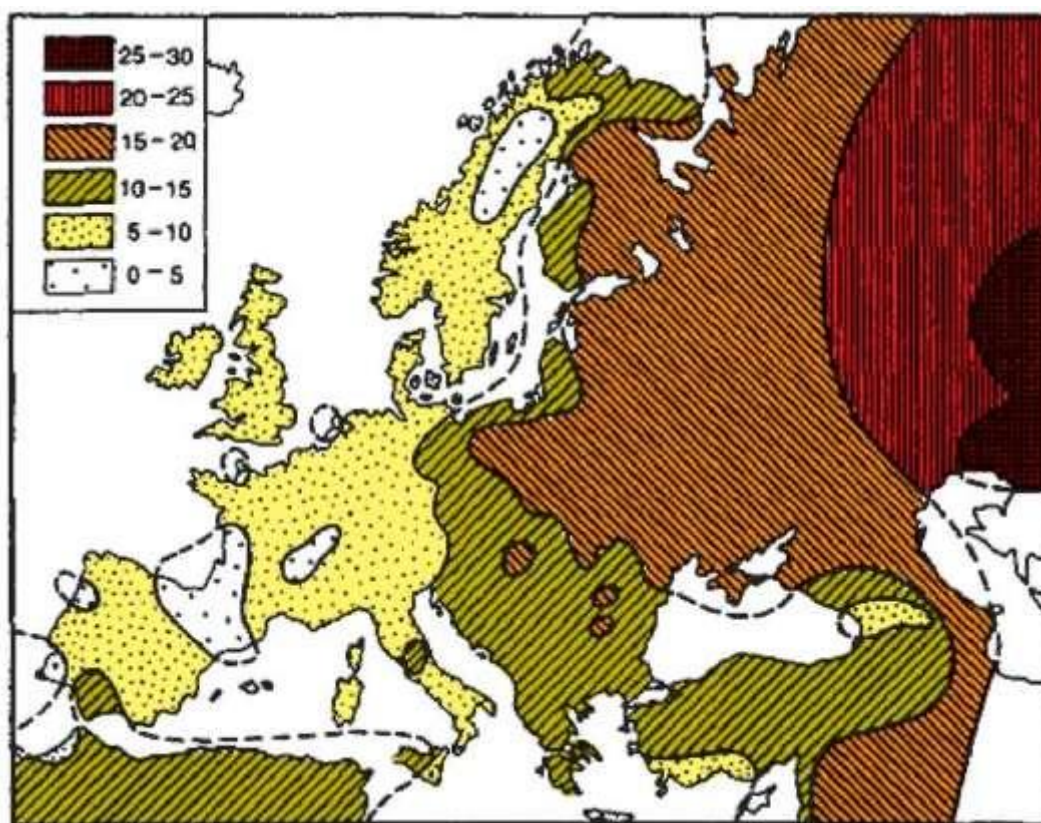


Рис. 12.4. Градиент распределения аллеля В системы группы АВ0 в Европе

#### 12.2.4. ГЕНЕТИКО-АВТОМАТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ

Предположительно, в палеолите человеческие популяции состояли из нескольких сотен индивидуумов. Всего одно-два столетия тому назад люди жили преимущественно поселениями в 25-35 домов. Вплоть до самого последнего времени число 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, или дрейф генов, приводят к сглаживанию изменчивости внутри группы и появлению случайных, не связанных с отбором различий между изолятами. Именно это выявили наблюдения за особенностями фенотипов малочисленных групп населения в условиях, например, географической изоляции. Так, среди жителей Памира рецессивно-отрицательные индивидуумы встречаются в 2-3 раза реже, чем в Европе. В большинстве кишлаков такие люди составляют 3-5% популяции. В некоторых изолированных селениях, однако, их насчитывается до 15%, т.е. примерно как в европейской популяции.

В крови человека имеются гаптоглобины, которые связывают свободный гемоглобин после разрушения эритроцитов, чем предотвращают его выведение из организма. Синтез гаптоглобина Hp1-1 контролируется геном Hp<sup>1</sup>. Частота этого гена 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 эффект родоначальника. Он возникает, когда несколько семей порывают с родительской

популяцией и создают новую на другой территории. Такая популяция обычно поддерживает высокий уровень брачной изоляции. Это способствует случайному закреплению в ее генофонде одних аллелей и утрате других. В результате частота очень редкого аллеля может стать значительной.

Хорошо известна ситуация в изолированной популяции пенсильванских амишей - религиозной общине немцев, переселившихся в США из Эльзаса и северной Швейцарии в середине XVIII в. В настоящее время община насчитывает более чем 30 000 человек и постепенно расселяется за пределы Пенсильвании, однако строго сохраняет генетическую изоляцию. Так, члены религиозной секты амишей в округе Ланкастер, насчитывавшей к середине XIX века примерно 8000 человек, являются потомками только двенадцати семей, и поэтому за время их существования в Америке все они уже давно стали близкими родственниками. В быту они используют диалект немецкого языка, на котором общались их предки. Религиозные запреты не позволяют им предохраняться от беременности, и поэтому большинство их семей многодетны. Очевидно, среди членов первых семей, основавших популяцию, находились носители рецессивных мутантных аллелей - «родоначальники» соответствующих фенотипов.

За счет генетико-автоматических процессов в популяции амишей накопилось большое количество редких рецессивных аллелей, которые в гомозиготном состоянии постоянно проявляются с большой частотой практически во всех семьях в виде разнообразных наследственных заболеваний. Всего известно 16 таких заболеваний, но 2 из них - особая форма карликовости, сопровождающаяся полидактилией и тяжелой умственной отсталостью, а также «болезнь кленового сиропа» описаны только в популяции амишей и больше нигде не встречаются. Оба заболевания наследуются аутосомно-рецессивно. Последнее заболевание представляет собой серьезное нарушение функции почек и углеводного обмена, при котором часть продуктов аномального метаболизма углеводов выделяется с мочой, приобретающей в результате специфический запах. Интересно, что в дочерних популяциях амишей, расселившихся в штатах Огайо и Индиана, карликовость, сопровождающаяся полидактилией, не встречается. Таким образом, в малых изолированных популяциях редкие рецессивные аллели, резко снижающие жизнеспособность, имеют тенденции не только к накоплению, но и к исчезновению. Это объясняется тем, что генотипы всех членов вновь возникшего изолята малых размеров случайно могут оказаться лишенными соответствующих редких рецессивных аллелей. Вероятно, крайне низкая частота встречаемости фенилкетонурии, одного из самых известных наследственных заболеваний аутосомно-рецессивной природы, у евреев-ашкенази и финнов обусловлена именно этой причиной.

В XVIII в. из Германии в США иммигрировало 27 семей, основавших в штате Пенсильвания секту дункеров. За 200-летний период существования в условиях жесткой брачной изоляции генофонд популяции дункеров изменился в сравнении с генофондом населения Рейнской области Германии, из которой они произошли. При этом 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. В возрастной группе 3-27 лет сдвиг достигает еще больших значений (табл. 12.2).

Таблица 12.2. Прогрессивное изменение концентрации аллелей системы групп крови MN в популяции дункеров

Возраст членов изолята, лет	Концентрация аллеля L <sup>m</sup>	Концентрация аллеля L <sup>n</sup>
Более 55	0,55	0,45
От 28 до 55	0,66	0,34
От 3 до 27	0,735	0,265

Рост среди дункеров числа лиц с группой крови М и снижение - с группой крови N нельзя объяснить действием отбора, так как направление изменений не совпадает с таковым в целом для населения штата Пенсильвания. В пользу дрейфа генов говорит также то, что в генофонде американских дункеров увеличилась концентрация аллелей, контролирующих развитие заведомо биологически нейтральных признаков, например оволосения средней фаланги пальцев, способности отставлять большой палец кисти (рис. 12.5).

На территории нашей страны малые изолированные популяции имеются в областях традиционного расселения малочисленных народностей Севера, Приамурья и в высокогорных районах Северного Кавказа. Так, на территории Дагестана, в малых популяциях, населенных людьми разной этнической и конфессиональной принадлежности, встречаются с разной частотой многочисленные формы гемоглинопатий: серповид-ноклеточная анемия, различные формы талассемий, гемоглинопатии С, D, E, наследственное персистирование фетального гемоглибина и т.д.

На протяжении большей части истории человечества дрейф генов оказывал влияние на генофонды популяций людей. Так, многие особенности узкоместных типов в пределах арктической, байкальской, центрально-азиатской, уральской групп населения Сибири, айнов Курильских островов, индейцев Огненной Земли являются, по-видимому, результатом генетико-автоматических процессов в условиях изоляции малочисленных коллективов. Эти процессы, однако, не имели решающего значения в эволюции человека.

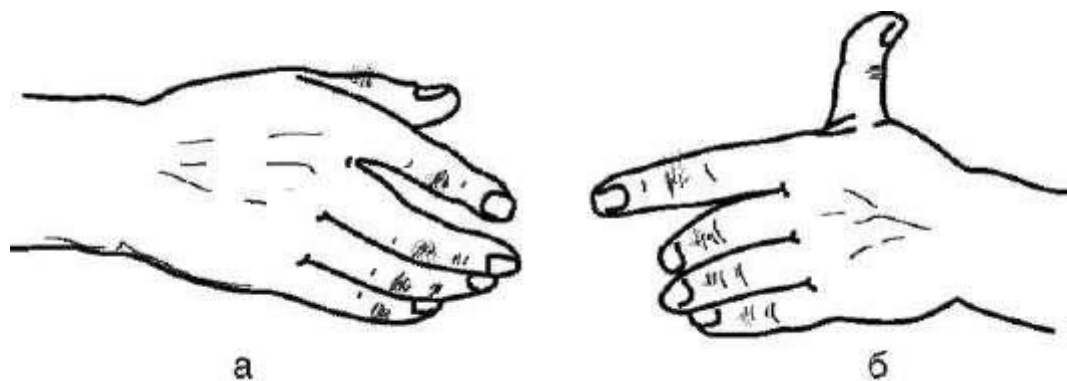


Рис. 12-5. Распространение нейтральных признаков в изоляте дункеров штата Пенсильвания: а - рост волос на средней фаланге пальцев кисти; б - способность отставлять большой палец кисти

Последствия дрейфа генов, представляющие интерес для медицины, заключаются в неравномерном распределении по группам населения Земного шара некоторых наследственных заболеваний. Так, изоляцией и дрейфом генов объясняется, по-видимому, относительно высокая частота церебромакулярной дегенерации в Квебеке и Ньюфаундленде, детского цистиноза во Франции, алкаптонурии в Чехии, одного из типов порфирии среди европеоидного населения в Южной Америке, адреноге-нитального синдрома у эскимосов. Эти же факторы могли быть причиной низкой частоты фенилкетонурии у финнов и евреев-ашкенази.

Изменение генетического состава популяции вследствие генетико-автоматических процессов приводит к гомозиготизации индивидуумов. При этом чаще фенотипические последствия оказываются неблагоприятными. Вместе с тем следует помнить, что возможно образование и благоприятных комбинаций аллелей. В качестве примера рассмотрим родословные Тутанхамона (рис. 12.6) и Клеопатры VII (рис. 12.7), в которых близкородственные браки были правилом на протяжении многих поколений.

Тутанхамон умер в возрасте 18 лет. Анализ его изображения в детском возрасте и подписи к этому изображению позволяют предположить, что он страдал генетическим заболеванием - целиакией, которая проявляется в изменении слизистой оболочки кишечника, исключающем всасывание продуктов переваривания клейковины. Тутанхамон родился от брака Аменофиса III и Синтамоне, которая была дочерью Аменофиса III. Таким образом, мать фараона была его сводной сестрой. В могильном склепе Тутанхамона обнаружены мумии двух, по всей видимости, мертворожденных, детей от брака с Анкесенамон, его племянницей. Первая жена фараона была или его сестрой, или дочерью. Брат Тутан-хамона Аменофис IV предположительно страдал болезнью Фрелиха и умер в 25-26 лет. Его дети от браков с Нефертити и Анкесенамон (его дочерью) были бесплодны. С другой стороны, известная своим умом и красотой Клеопатра VII была рождена в браке сына Птолемея X и его родной сестры, которому предшествовали кровнородственные браки на протяжении по крайней мере шести поколений. Это можно объяснить тем, что при постоянных кровнородственных браках на протяжении многих поколений несостоятельные в генетическом отношении эмбрионы и плоды гибнут задолго до завершения развития, а часто - уже на стадии зиготы. Поэтому эмбрионы с нормальным сочетанием генов в генотипе имеют высокие шансы выжить и благополучно завершить внутриутробное развитие.

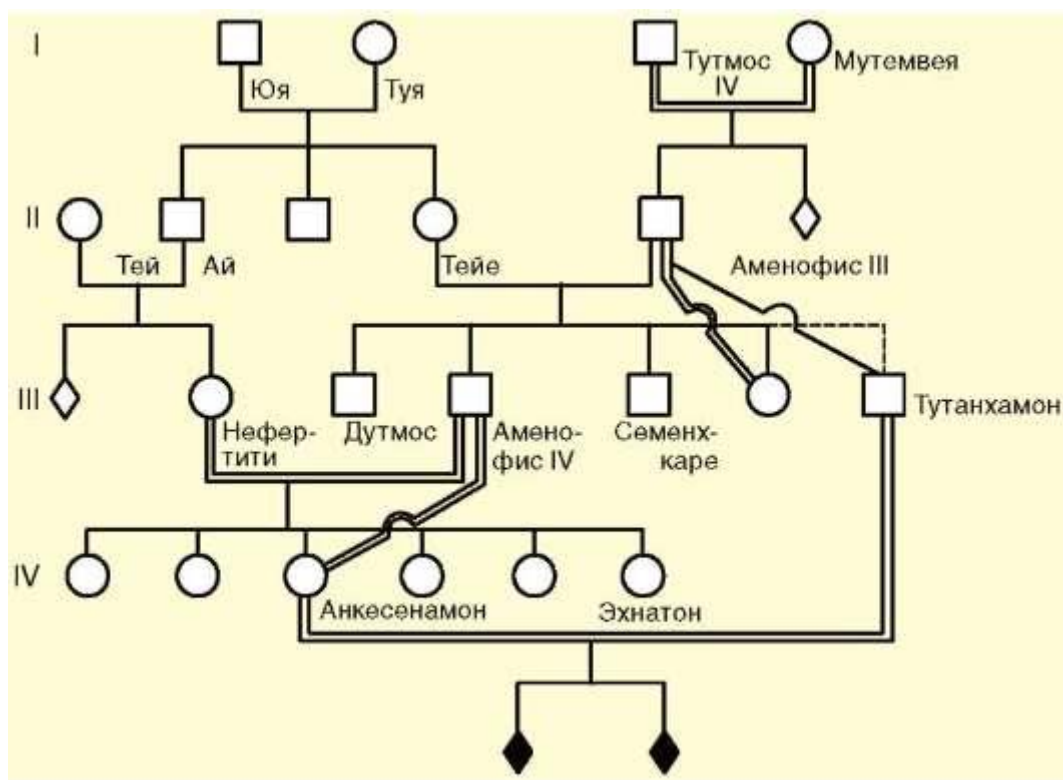


Рис. 12.6. Родословная фараона XVIII династии Тутанхамона

### 12.2.5. 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 отбор утратил функцию видообразования. За ним сохранились функции стабилизации генофонда и поддержания наследственного разнообразия.

В пользу действия стабилизирующей формы естественного отбора говорит, например, большая смертность среди недоношенных и переносенных новорожденных по сравнению с доношенными. Направление отбора среди таких детей зависит, по-видимому, от снижения общей жизнеспособности. Отрицательный отбор по одному локусу можно проиллюстрировать на примере системы групп крови «резус» (*Rh*).

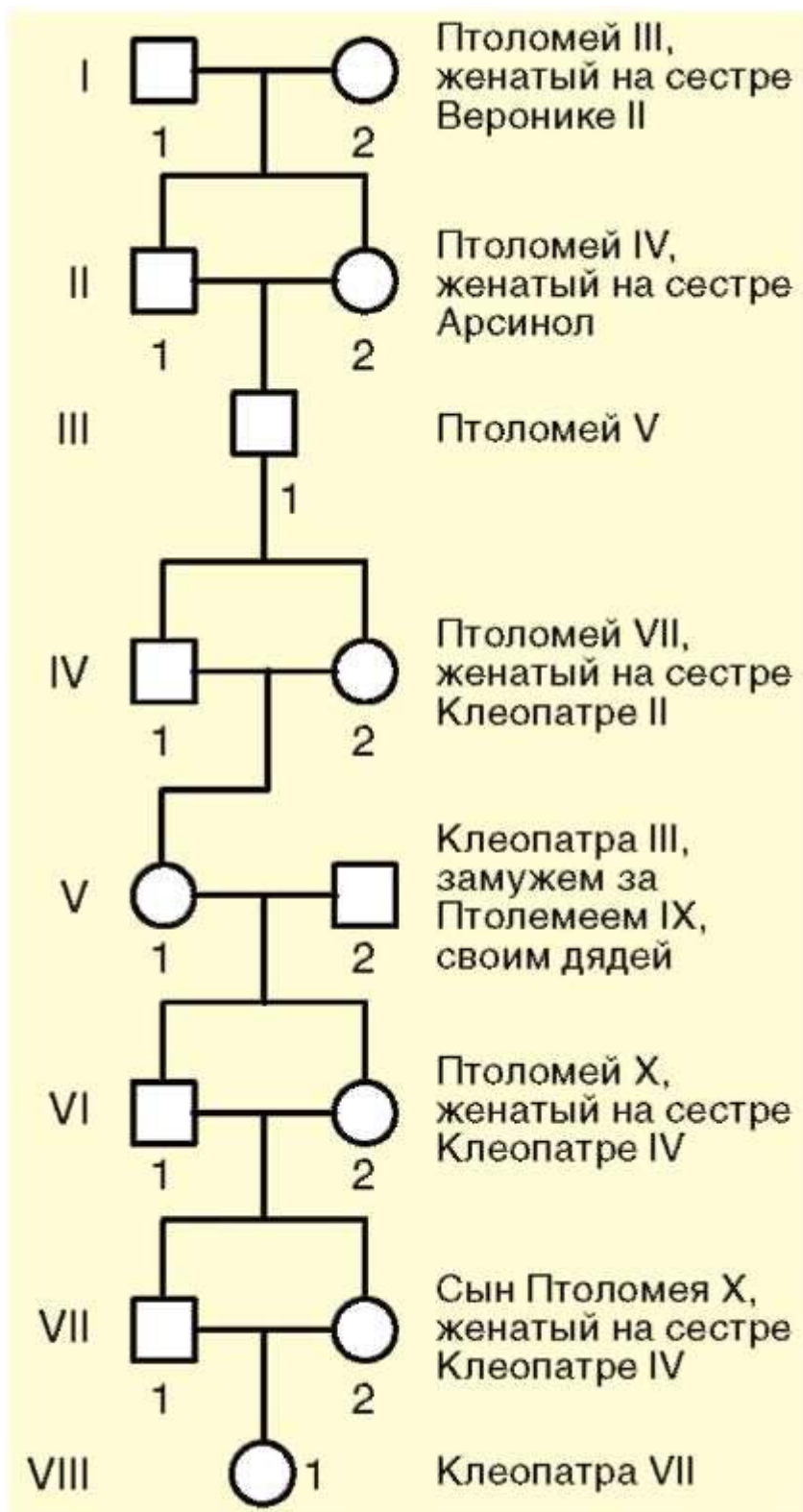


Рис. 12.7. Родословная Клеопатры VII

Около 85% населения Европы имеет в эритроцитах антиген Rh и образует группу Rh-положительных индивидуумов. Остальные люди из европейской популяции лишены

этого антигена и являются Rh-отрицательными. Синтез антигена *Rh* контролируется доминантным аллелем *D* и происходит у лиц с генотипами *DD* и *Dd*. Резус-отрицательные люди - рецессивные гомозиготы (*dd*). При беременности Rh-отрицательной женщины (*dd*) Rh-положительным плодом (мужчина *DD* или *Dd*, плод *Dd*) при нарушении целостности плаценты в родах Rh-положительные эритроциты плода проникают в организм матери и иммунизируют его (рис. 12-8).

При последующей беременности Rh-положительным плодом (*Dd*) анти-Rh-антитела проникают через плаценту в организм плода и разрушают его эритроциты. Развивается гемолитическая болезнь новорожденного, ведущий симптом которой - тяжелая анемия.

В настоящее время медицина располагает способами борьбы с этой формой патологии в виде быстрого переливания младенцу Rh-отрицательной крови или введения анти-Rh-антител для предотвращения иммунизации матери. В отсутствие медицинской помощи новорожденный с гемолитической болезнью нередко погибал. При Rh-отрицательном фенотипе матери Rh-положительный плод всегда гетерозиготен (*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, удаляемых из генофонда аллелей, такой отбор приводит к постепенному снижению доли более редкого из них. В европейской популяции это рецессивный аллель *d*. Подсчитано, что снижение его доли с 15 до 1% путем отбора против гетерозигот потребует 600 поколений, или около 15 000 лет.



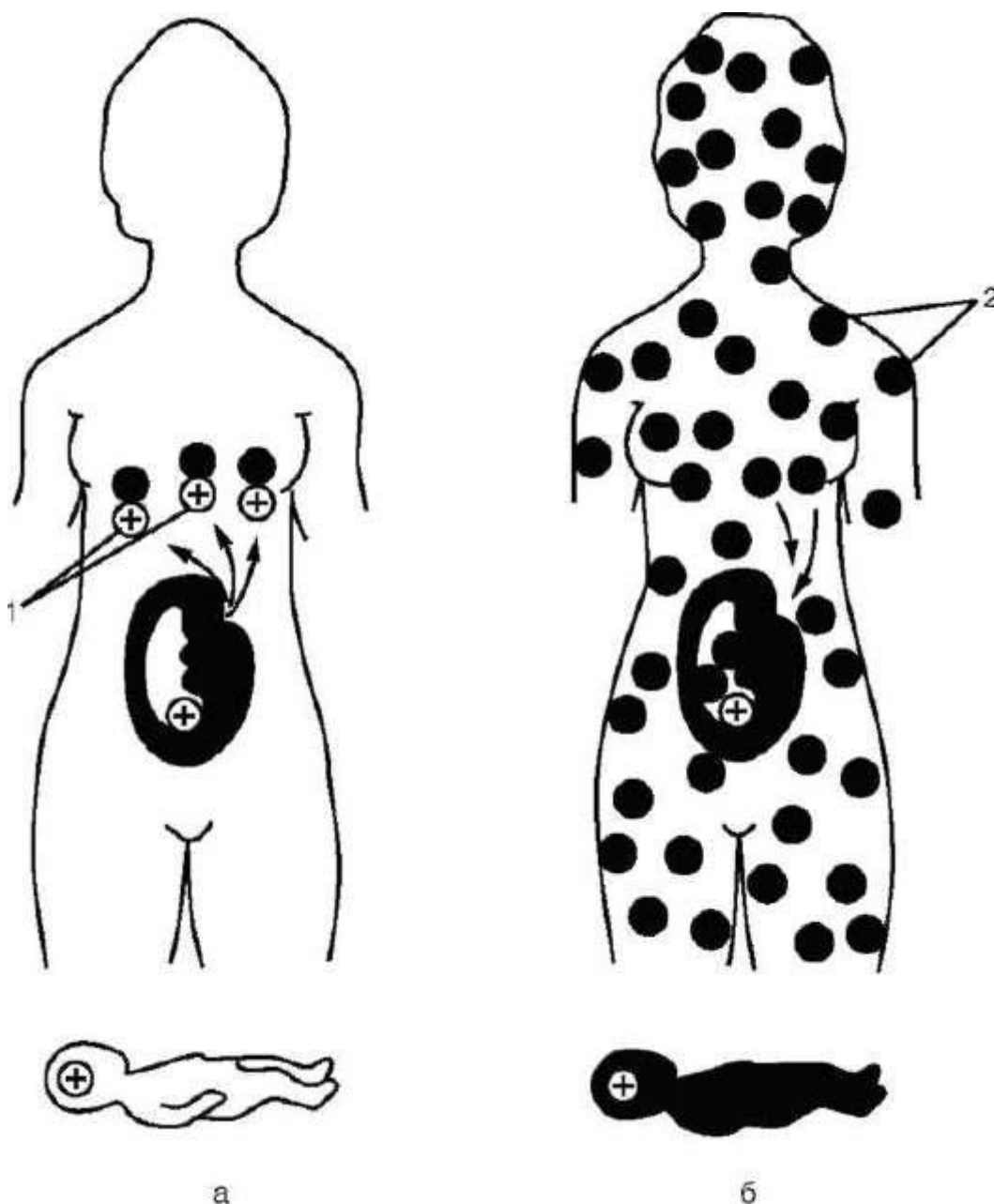


Рис. 12.8. Генетическая основа резус-конфликта: а - первая беременность; б - вторая беременность; 1 - резус-антигены; 2 - антитела к резус-антигену

Под действием отбора находятся аллели, контролирующие синтез антигенов системы групп крови *ABO*. Об этом свидетельствует снижение против ожидаемого числа детей в *ABO*-несовместимых браках женщин 0-группы с мужчинами *A*, *B* или *AB*-групп (табл. 12.3).

Таблица 12.3. Влияние *ABO*-несовместимости на плодовитость и эмбриогенез

Показатель	<i>ABO</i> -совместимые	<i>ABO</i> -несовместимые
Число обследованных семей	812	617
Выкидыши, %	10,3	15,3
Бездетные браки, %	9,8	18,2
Среднее число детей на одну мать	2,6	2,2

Особенность отбора по локусам группоспецифичных антигенов эритроцитов, таких, как «резус» или *ABO*, заключается в том, что он действует на уровне зиготы или ранних стадий эмбриогенеза. Замечено, что в браках, где мать и отец несовместимы по

фактору «резус», число детей с гемолитической болезнью меньше ожидаемого. Так, среди белого населения США Rh-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. Один из факторов снижения - одновременная несовместимость родителей по локусу АВ0. В этом случае Rh-положительные эритроциты плода, попавшие в организм матери, разрушаются, и иммунизации не происходит.

Отрицательный отбор действует в большинстве популяций людей по аллелям аномальных гемоглобинов. Его особая жесткость обусловлена тем, что он направлен против гомозигот. Ребенок, умирающий, например, от серповидноклеточной анемии, гомозиготен по аллелю *S*. Каждая такая смерть устраняет из генофонда популяции аллели одного вида. Это 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. 12.9).

Исследования в Уганде показали, что количество возбудителей в 1 мл крови зависит от генотипа ребенка и составляет до 10 тыс. у *HbS/HbS*, до 160 тыс. у *HbA/HbS* и до 800 тыс. 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*. Это объясняется тем, что аномальные эритроциты как у гомо-, так и у гетерозигот (см. рис. 12.9) разрушаются быстрее, чем нормальные, и это стимулирует ускоренный гемопоэз, при котором возбудители малярии не успевают завершить свой цикл развития, так и тем, что S-гемоглобин неблагоприятен для паразита.

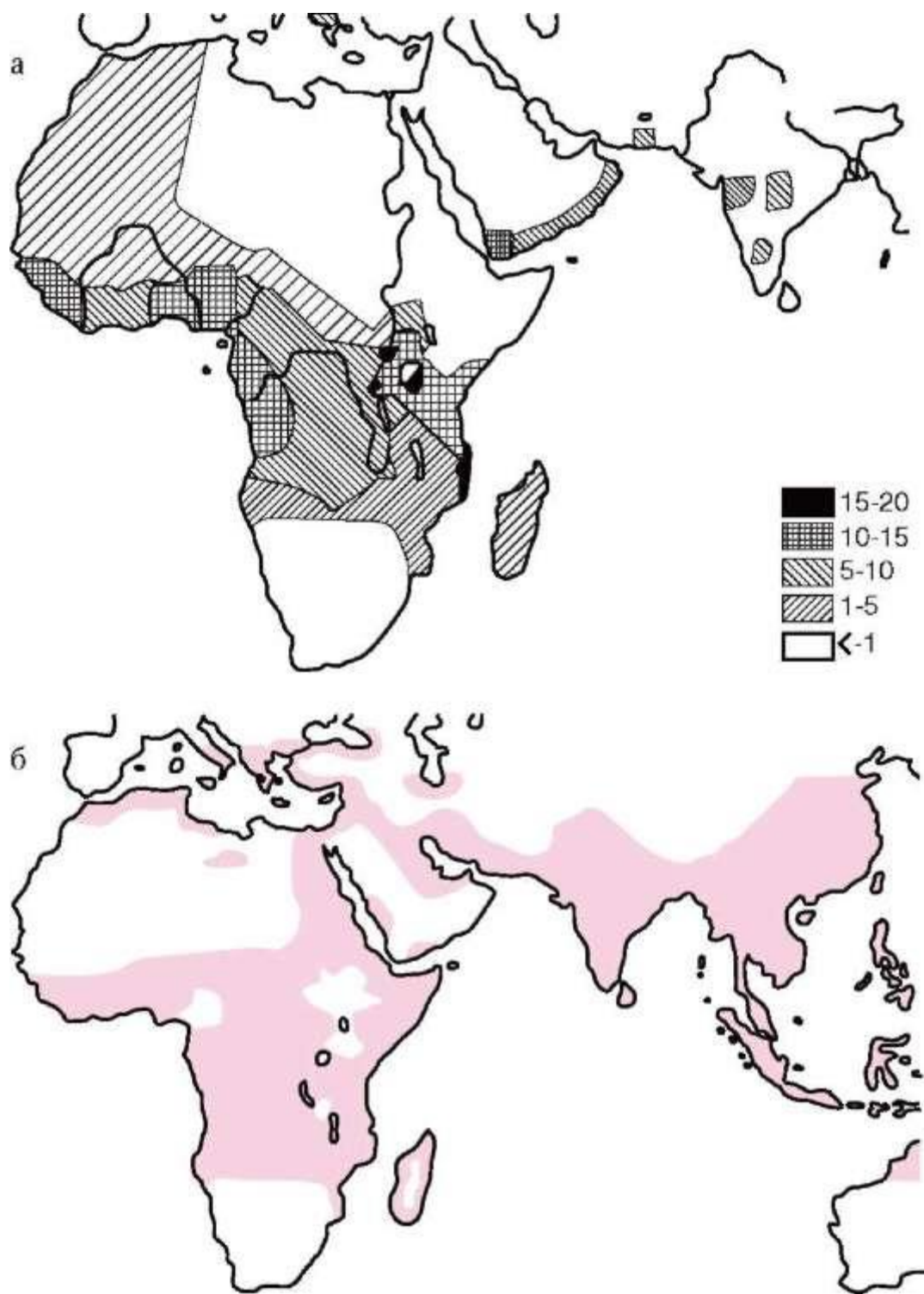


Рис. 12.9. Совпадение распространения в Старом Свете аллеля серповидноклеточности (а) и тропической малярии (б)

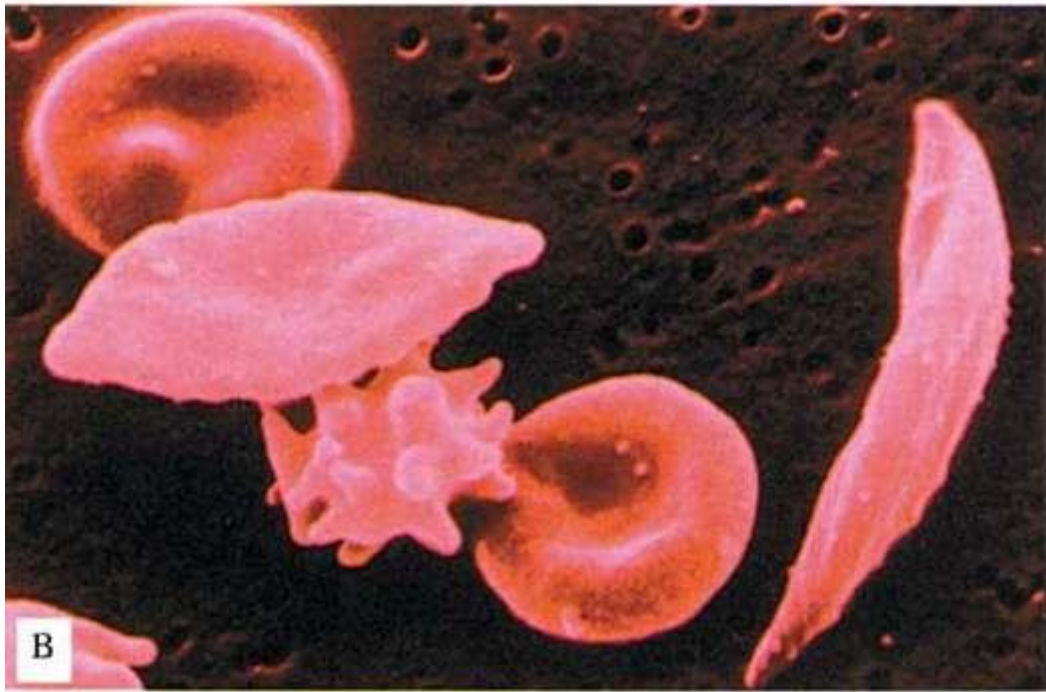


Рис. 12.9. Окончание: в - форма эритроцитов при сер-повидноклеточной анемии

Таким образом, нормальные люди болеют в 13 раз чаще, чем индивидуумы с аномальным генотипом. Устранение фактора контротбора приводит к снижению частоты аллеля серповидноклеточности. Этой причиной, действующей на протяжении уже нескольких столетий наряду с метизацией, объясняют относительно низкую частоту гетерозигот *HbA/HbS* среди афроамериканцев (8-9%) в сравнении с африканцами (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 становится 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 прогрессивно снижается.

### 12.3. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ 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, различающиеся по одному или нескольким аминокислотным остаткам и, следовательно, функционально. Белки являются простыми признаками и прямо отражают генетическую конституцию организма. У людей не совпадают группы крови по системам эритро-цитарных антигенов «резус», АВ0, MN. Известно более 130 вариантов гемоглобина и более 70 вариантов фермента Г6ФД, участвующего в бескислородном расщеплении глюкозы в эритроцитах. В целом не менее 30% генов, контролирующих у человека синтез ферментных и других белков, имеют несколько аллельных форм. Частота встречаемости разных аллелей одного гена варьирует.

Так, из многих вариантов гемоглобина лишь четыре 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 (см. п. 12.2.5).

Считают, что генетическое разнообразие по многим локусам могло быть унаследовано ныне живущими людьми от предковых групп. Варибельность по таким системам групп крови, как *ABO* и *Rh*, обнаружена у человекообразных обезьян. Наследственное разнообразие долго было препятствием успешному переливанию крови. В настоящее время оно же создает большие трудности в решении проблемы пересадок тканей и органов. Подбор пар донор-реципиент осуществляется при сравнении антигенов *HLA* классов I и II. Антигены *HLA* представляют собой глико-протеиды, находящиеся на поверхности клеток и кодируемые группой тесно сцепленных генов хромосомы 6 (рис. 12.10). Традиционно гены, кодирующие *HLA*, и их продукты подразделяются на 3 класса - I, II и III. Первоначально в классах I и II выделяли по 3 гена. Исследования последних лет не только значительно расширили протяженность самого локуса *HLA* (в 2 раза с 1987 по 2007 г.), но и привели к увеличению числа генов внутри каждого класса. По современным представлениям, система *HLA* обеспечивает регуляцию иммунного ответа и, в целом, выживание человека как вида в условиях экзогенной и эндогенной агрессии. Многообразие чуждых агентов порождает значительную варибельность генов МНС, и, следовательно, кодируемого ими спектра антигенов, при этом реализация антигенных свойств у гетерозигот осуществляется на основе кодоминирования. Очевидно, чем выше аллельное разнообразие, тем эффективнее защита. И, действительно, ни одна другая функциональная группа генов не имеет такого числа аллельных форм. Каждый из генов может иметь многие десятки вариантов (рис. 12.11). При этом установлены выраженные межрасовые и межэтнические различия встречаемости тех или иных антигенов *HLA* (рис. 12.12), что вероятнее всего является следствием выживания этих групп людей в условиях непрерывного воздействия факторов внешней среды и, прежде всего, инфекционного и паразитарного окружения.

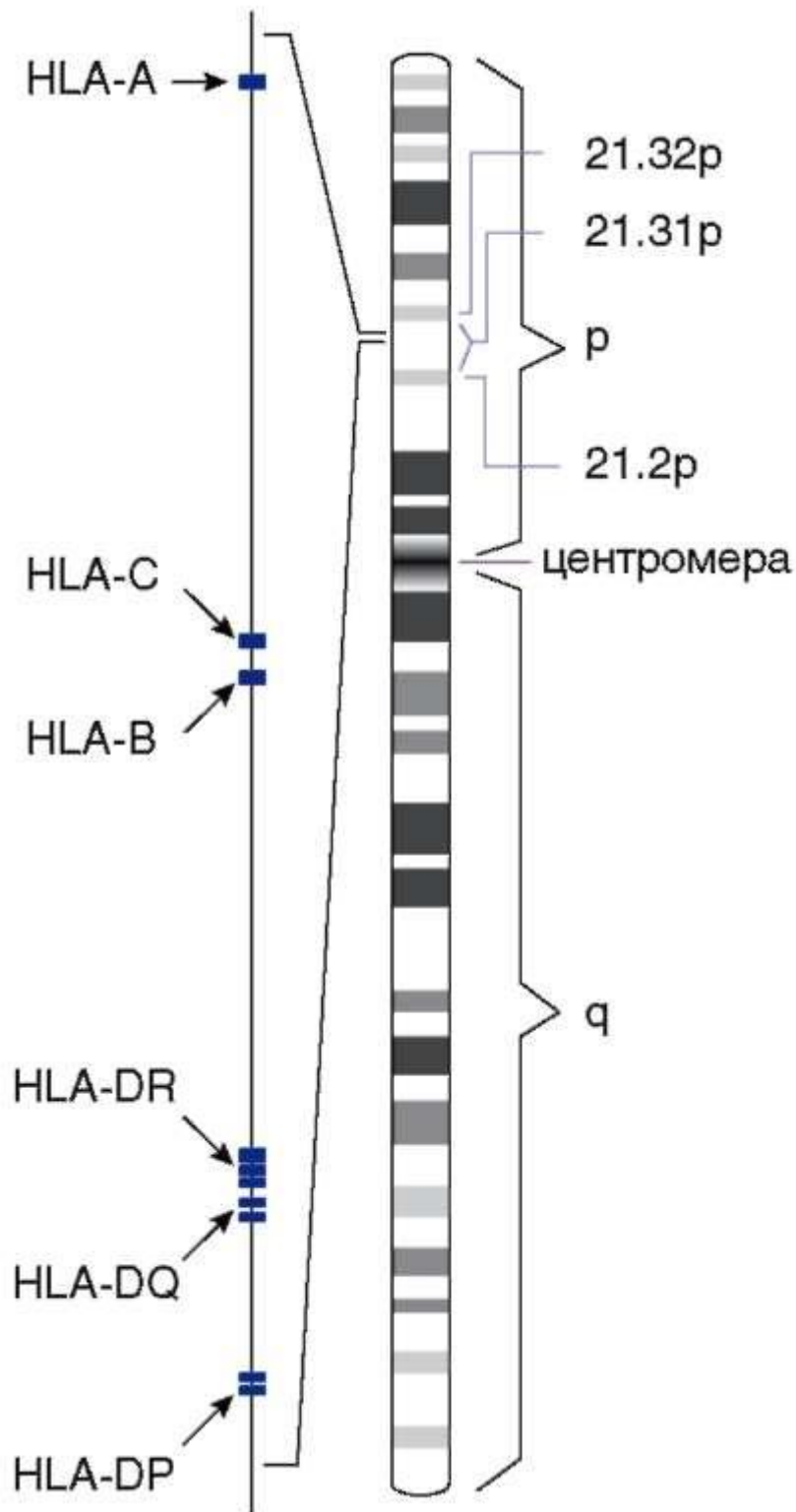


Рис. 12.10. Локализация генов HLA в хромосоме 6 человека

Различия распространенности аллелей в современных популяциях людей, безусловно, определялись действием элементарных эволюционных факторов в ходе эволюции человека. Важная роль принадлежит мутационному процессу, естественному отбору, генетико-автоматическим процессам, миграциям.

В зависимости от влияния перечисленных факторов эволюции на частоту встречаемости того или иного аллеля в разных популяциях 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, который создает новые аллели и действует ненаправленно, случайным образом, что и определяет столь невысокую частоту их встречаемости. В этом случае речь идет о генетической гетерогенности (см. п. 11.7). Так, в примере с гемоглобинами к первой группе относятся все варианты, кроме *HbS*, *HbC*, *HbD* и *HbE*.

Вторую группу белков составляют варианты, обнаруживаемые относительно часто в избранных популяциях. 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.

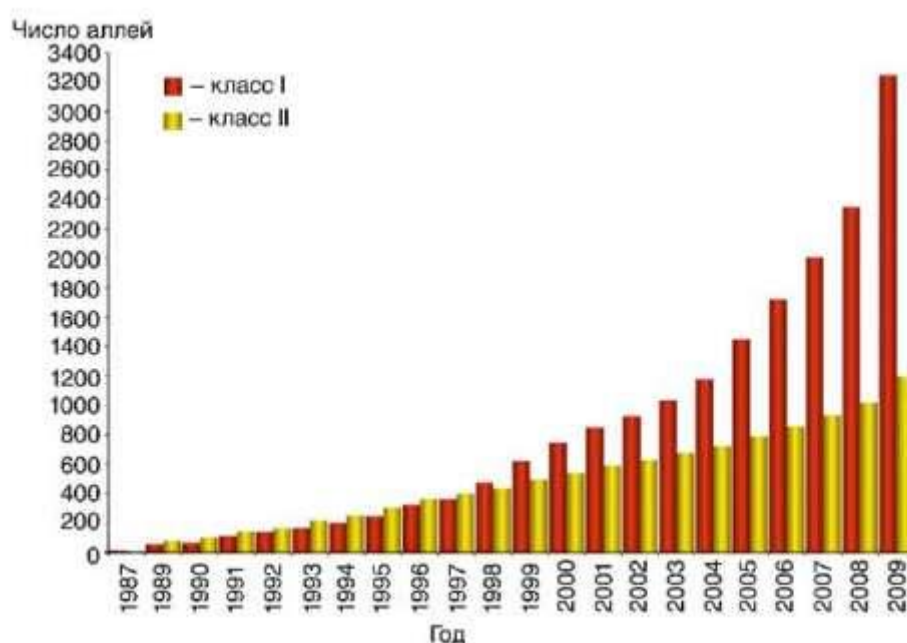


Рис. 12.11. Установленное разнообразие аллельных форм генов *HLA* классов I и II (данные с сайта [hla.allels.org](http://hla.allels.org))

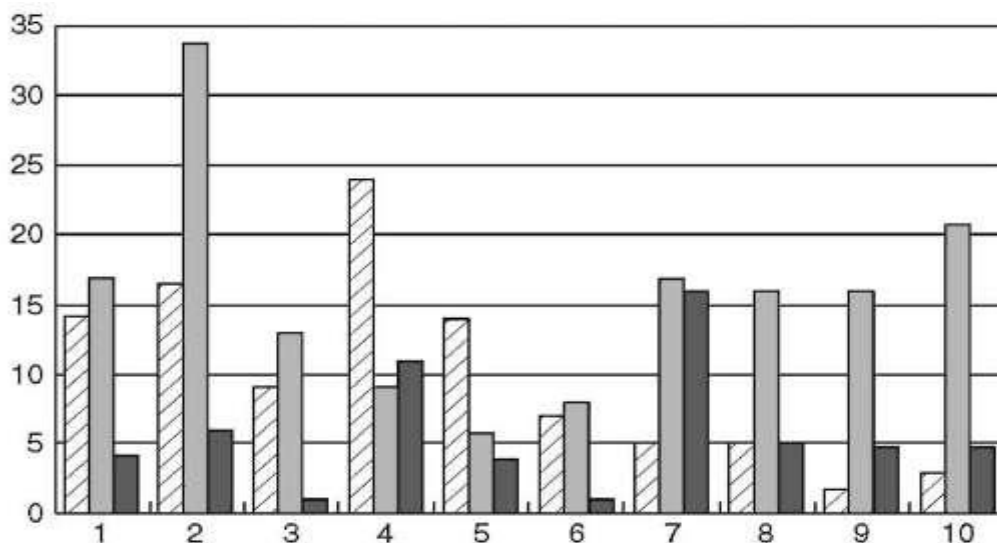


Рис. 12.12. Межэтнический полиморфизм в распределении трех антигенов *HLA-DR-B1* в 10 популяциях: светлый столбик - *DRB\*01*, серый - *DRB\*04*, темный - *DRB\*09*; 1 -

русские поморы; 2 - саамы; 3 - русские москвичи; 4 - мари; 5 - удмурты; 6 - татары; 7 - ненцы; 8 - калмыки; 9 - тувинцы; 10 - буряты (из: М.А. Пальцев, Р.М. Хаитов, Л.П. Алексеев. Иммуногенетика человека и биобезопасность. - М., 2007)

Действием последнего из названных факторов можно объяснить различия частоты группы крови *A* в популяциях индейцев из одного географического района, но изолированных в репродуктивном отношении: в племени черноногих этот показатель достигает 80%, а у индейцев из штата Юта - 2%. Другой пример влияния дрейфа генов - высокая частота редкого варианта мутации гена *BRCA2*, повышающего вероятность развития рака груди в популяции женщин Исландии. Известно, что все население этой страны произошло от небольшой группы норвежцев, высадившихся здесь в 900-х гг. н.э.

Естественный отбор, обеспечивая приспособленность групп людей к разнообразным условиям существования, также приводит к межпопуляционным различиям, повышая концентрации определенных аллелей, что определяет генетический полиморфизм популяций (см. п. 11.7). Ряд аллелей, имеющих приспособительное значение, представлен в табл. 12.4.

Учитывая слабую техническую оснащенность, плохие экономические и гигиенические условия жизни основной массы населения планеты на протяжении значительной части истории человечества, можно представить, какую большую роль играли возбудители особо опасных инфекций, паразитарных заболеваний, туберкулеза в изменении генофондов популяций. В этих условиях наследственный полиморфизм способствовал расселению людей, обеспечивая удовлетворительную жизнеспособность в разных экологических ситуациях. Именно различной выживаемостью лиц, отличающихся по группе крови, в условиях частых эпидемий особо опасных инфекций может быть, например, обусловлено неслучайное распределение по планете аллелей эритроцитарных антигенов *ABO*. Области сравнительно низких частот аллеля *I<sup>0</sup>* и относительно высоких частот аллеля *I<sup>B</sup>* в Азии примерно совпадают с очагами чумы. Возбудитель этой инфекции имеет *H*-подобный антиген. Люди с группой крови *O*, имея такой же антиген, не могут вырабатывать противочумные антитела в достаточном количестве, поэтому они особенно восприимчивы к чуме. Указанному объяснению соответствует факт, что относительно высокие концентрации аллеля *I<sup>0</sup>* обнаруживаются в популяциях аборигенов Австралии и Полинезии, индейцев Америки, которые практически не поражались чумой. Аналогично, частота заболеваемости оспой, тяжесть симптомов этого заболевания и смертность от него выше у лиц с группой крови *A* или *AB* в сравнении с лицами, имеющими группу крови *O* или *B* (рис. 12.13). Объяснение состоит в том, что у людей первых двух групп отсутствуют антитела, частично нейтрализующие оспенный антиген *A*. По образному выражению генетиков - в генофондах человеческих популяций отпечатались свирепствовавшие эпидемии.

Помимо возбудителей болезней на эволюцию человеческих популяций оказывали влияние и другие факторы, в частности, появление в рационе новых продуктов питания. Известно, что ген, кодирующий синтез фермента лактазы, расщепляющего молочный сахар, активен у всех людей в младенчестве в период вскармливания молоком. Однако в процессе взросления активность этого гена резко падает или выключается совсем. Несколько тысяч лет назад люди научились получать молоко от домашних животных и стали использовать его в пищу постоянно. Это стало тем фактором, который способствовал закреплению в генофонде популяций, разводивших животных и использовавших в пищу свежее молоко, мутации в одном из регуляторных генов. В результате влияния измененного продукта гена-регулятора ген лактазы стал сохранять свою активность на протяжении всей жизни человека. Сейчас примерно 70% европейцев легко усваивают молоко в зрелом возрасте, тогда как в отдельных районах Африки, Центральной и Восточной Азии только 30% взрослого населения имеют активный фермент.



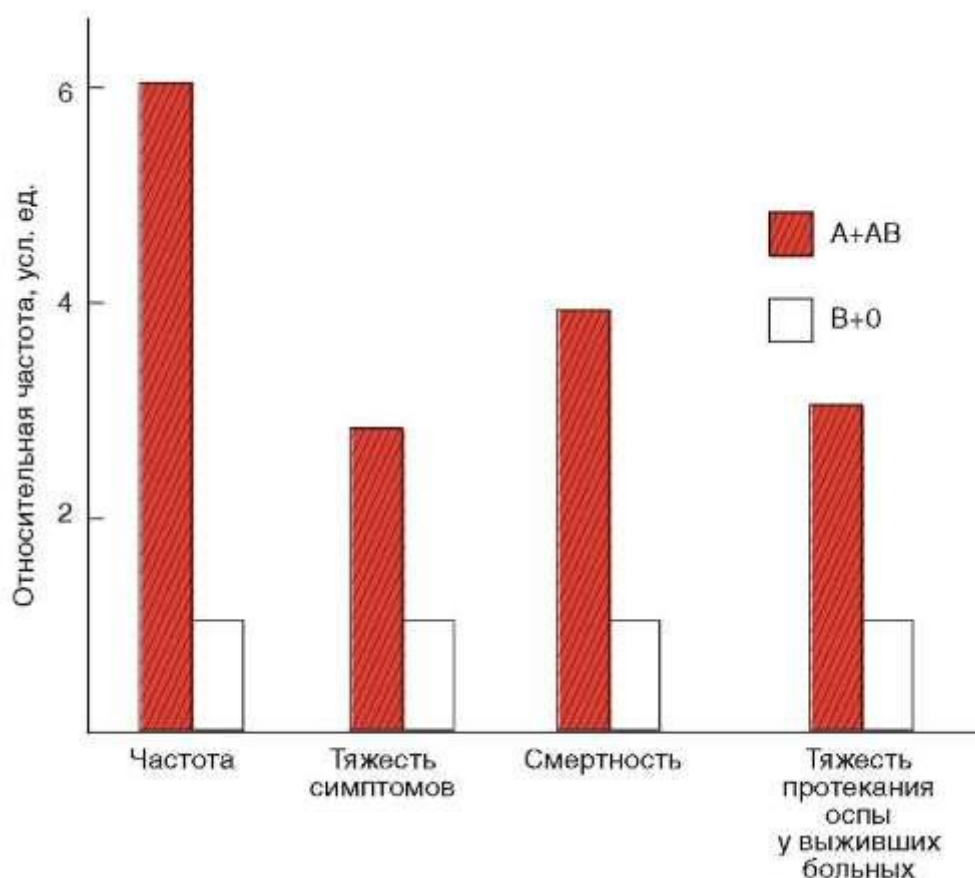


Рис. 12.13. Относительная частота и показатели тяжести заболеваний оспой у лиц с разными группами крови *ABO*

Приведенные выше примеры полиморфизма по конкретным локусам объясняются действием известных факторов отбора и указывают на их экологическую природу. Для подавляющего большинства локусов факторы отбора, действие которых создавало современную картину распределения аллелей в популяции людей, точно не установлены.

В естественных условиях в силу воздействия на фенотипы организмов комплекса факторов отбор осуществляется по многим направлениям. Конечный результат определялся соотношением интенсивности разных направлений отбора. В результате формировались генофонды, сбалансированные по набору и частотам аллелей, обеспечивающие в данных условиях достаточную выживаемость популяций. При этом зачастую действие отбора в направлении, повышающем устойчивость популяции в отношении одного фактора, приводило к закреплению в ее генофонде аллелей, снижающих жизнеспособность в отношении другого фактора. Так, например, мутация в гене рецептора витамина *D*, которую связывают с предрасположенностью к остеопорозу (заболевание, характеризующееся хрупкостью костей), повышает устойчивость ее носителя к туберкулезу. Другой пример - мутация гена *CFTR*, ведущая к муковисцидозу, но защищающая организм от сальмонеллезов, в частности, брюшного тифа. Данный ген кодирует белок на поверхности клеток, который бактерии рода *Salmonella* используют для проникновения в них. У гетерозигот по этой мутации муковисцидоз не проявляется, а мутантный аллель предохраняет их от кишечных инфекций, делая затруднительным проникновение бактерий в клетки. Таким образом, один и тот же аллель гена может оказаться как вредным, так и полезным, в зависимости от его дозы в генотипе, подверженности его носителя тому или иному влиянию среды и др.

Выявлены также и аллели, обеспечивающие приспособление популяции к определенному фактору в ходе предшествующей эволюции, но оказавшиеся полезными и в новых условиях существования. Так, делеция в гене, кодирующем

белок *CCR5*, увеличивающая сопротивляемость бубонной чуме, возникла примерно 2,5 тыс. лет назад. Мутация распространилась по Европе после эпидемий 1347 г., а в Скандинавии еще и в 1711 г. Наличие такой мутации в генотипе ныне живущего человека приводит к невосприимчивости ее носителя к ВИЧ. Частота этой делеции у финнов и русских - 16%, у скандинавов - 1415%, а в Сардинии - 4%. В среднем к ВИЧ сейчас устойчиво примерно 10% европейцев.

Определенный вклад в формирование генетического разнообразия в популяциях человека внесли помимо перечисленных факторов массовые миграции населения и сопутствующая им метизация. Так, выявлено пять центров, из которых осуществлялся поток различных аллелей генов в генофонды европейских популяций. Первый из них в Средней Азии, откуда происходила миграция земледельцев в Европу во времена неолита, что обусловило 28% генетического разнообразия у современных жителей этого континента. Влиянием расселения из второго региона народов уральской языковой группы объясняется 22% варьирования генов у европейцев. 11% гетерогенности аллелей - вклад из третьего центра - междуречья Волги и Дона, откуда кочевники пришли в Европу за 3000 лет до н.э. Следующий по величине вклад миграций, вероятно, отображает распространение античных греческих мегаполисов во II и I тысячелетиях до н.э. и особенно четко прослеживается в популяциях Греции, Южной Италии и Западной Турции. Пятый центр распространения необычных мутаций в районе древней страны басков в Северной Испании и в Южной Франции внес наименьший вклад в аллельное разнообразие современных европейцев.

Аналогичные процессы происходили и в других регионах мира. Известно, что в период до великих географических открытий и начала колониальной экспансии смешение больших групп людей разной расовой принадлежности имело место в Восточной Африке, Индии, Средней Азии, Западной Сибири, Алтае-Саянском нагорье, Индокитае. Впоследствии это наблюдалось в Южной и Центральной Америке.

Различия по разнообразию и частоте встречаемости аллелей генов в генофондах популяций человека - основа межпопуляционных и внутривидовых фенотипических различий людей - изменчивости. Изменчивость проявляется в неравномерном распределении по планете некоторых заболеваний, тяжести их протекания в разных человеческих популяциях, разной степени предрасположенности людей к определенным болезням, индивидуальных особенностях развития патологических процессов, различиях в реакции на лечебное воздействие. Знание перечисленных особенностей для человечества в целом и для оценки заболеваемости в конкретной популяции необходимо для современного профессионально подготовленного врача.

Так, люди с группой крови *O* более восприимчивы к чуме, чем индивидуумы с группой *B*. Туберкулез легких у них лечится с большим трудом, чем у лиц с группой крови *A*. Вместе с тем лечение больных сифилисом людей с группой крови *O* быстрее вызывает переход болезни в неактивную стадию. Для лиц с этой группой крови вероятность заболеть раком желудка, раком шейки матки, ревматизмом, ишемической болезнью сердца, холециститом, желчно-каменной болезнью примерно на 20% ниже, чем для людей, имеющих кровь группы *A*. Как указывалось выше, индивидуумы с группой крови *O* в среднем имеют возможность прожить дольше в условиях эпидемии оспы, однако для них выше вероятность заболеть язвенной болезнью. Люди с этой группой крови более чувствительны к возбудителю холеры, при этом они несколько устойчивее к возбудителю малярии.

Различия по аллелям гена *APOE*, локализованного у человека на хромосоме 19 и участвующего в обмене холестерина, значительно влияют на риск сердечно-сосудистых заболеваний, одной из основных причин смертности. Среди большого разнообразия аллелей этого гена наиболее часто встречаются три основных варианта:  $E_2$ ,  $E_3$ ,  $E_4$ .

Аллель  $E_3$  характеризуется наибольшей функциональной активностью. Он встречается у 80% европейцев, причем 39% из них - гомозиготы. При наличии в генотипах аллелей  $E_4$  и  $E_2$  наблюдаются нарушения липидного обмена. Для аллеля  $E_4$  показана ассоциация с увеличением уровня общего холестерина и липопротеидов низкой плотности, а для аллеля  $E_2$  - с увеличением уровня триглицеридов в сыворотке крови. Наличие в гомозиготном состоянии аллеля  $E_4$  у 7% жителей Европы и аллеля  $E_2$  у 4% значительно повышает для них риск развития сердечно-сосудистых заболеваний. При этом прослеживается четкая географическая закономерность в распределении трех указанных вариантов гена. Например, при продвижении на север Европы частота аллеля  $E_4$  возрастает,  $E_3$  падает, а  $E_2$  остается постоянной. В Швеции и Финляндии вариант  $E_4$  встречается в 3 раза чаще, чем в Италии. Примерно в такой же пропорции увеличивается частота обсуждаемых заболеваний. В целом частота встречаемости аллеля  $E_4$  значительно выше в тропических и субтропических регионах, чем в районах с холодным климатом. У африканцев и полинезийцев более 40% людей содержат хотя бы одну копию этого аллеля, а в Новой Гвинее - более 50%. Считают, что это распределение отражает долю жирной пищи в питании людей за несколько последних тысячелетий. Здоровье популяций, преимущественно использующих пищу растительного происхождения, не столь значительно зависело от работы этого гена, что и отразилось в сохранении в генофондах варианта  $E_4$ .

Этот же ген - *APOE* - причастен к развитию болезни Альцгеймера, которая проявляется прогрессирующей потерей памяти и деградацией личности. И в этом случае при наличии аллеля  $E_4$  вероятность развития болезни значительно возрастает. 7% гомозиготных по этому варианту гена европейцев с вероятностью 91% могут заболеть в возрасте 68 лет. В случае отсутствия этого аллеля в генотипе риск заболевания в возрасте 84 года не превышает 20%. Установлено, что одно из разрабатываемых в настоящее время лекарств от болезни Альцгеймера, которое уже готовится к выпуску, эффективно для больных с аллелями  $E_2$  или  $E_3$  и практически не действует при наличии  $E_4$ .

#### 12.4. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ГРУЗ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЛЮДЕЙ

Так же, как и в популяциях других организмов, наследственное разнообразие снижает реальную приспособленность популяций людей. Бремя генетического груза человечества можно оценить, введя понятие летальных эквивалентов. Считают, что число их в пересчете на гамету колеблется от 1,5 до 2,5 или от 3 до 5 на зиготу. Это означает, что то количество неблагоприятных аллелей, которое имеется в генотипе каждого человека, по своему суммарному вредному действию эквивалентно действию 3-5 рецессивных аллелей, приводящих в гомозиготном состоянии к смерти индивидуума до наступления репродуктивного возраста. К таким неблагоприятным рецессивным аллелям могут быть отнесены варианты генов, приводящие к развитию гемофилии, серпо-видноклеточной анемии, микрофтальмии и многих других наследственных болезней.

При наличии неблагоприятных аллелей и их сочетаний примерно половина зигот, образующихся в каждом поколении людей, в биологическом плане несостоятельна. Такие зиготы не участвуют в передаче генов следующему поколению. Около 15% зачатых организмов гибнет до рождения, 3 - при рождении, 2 - непосредственно после рождения, 3 - умирает, не достигнув половой зрелости, 20 - не вступают в брак, 10% браков бездетны.

Неблагоприятные последствия генетического груза в виде рецессивных аллелей, если они не приводят к гибели организма, проявляются в снижении ряда важных показателей состояния индивидуума, в частности его умственных способностей. Исследования, проведенные на популяции арабов в Израиле, для которой характерна высокая частота близкородственных браков (34% между двоюродными и 4% между

дважды двоюродными сибсами), показали снижение умственных способностей у детей от таких браков.

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 из-за их генетической несостоятельности. К факторам, приводящим к увеличению в генофондах популяций человека числа вредных рецессивных аллелей, в настоящее время относятся развитие медицины и научно-технический прогресс. Роль последнего обсуждалась в разделе 12.2.1. Парадокс в отношении медицины состоит в следующем. Усовершенствование существующих и появление новых методов диагностики и лечения наследственных заболеваний приводят к тому, что люди, имеющие в своем генотипе вредные рецессивные аллели, даже в гомозиготном состоянии имеют нормальную жизнеспособность и способность к репродукции. Указанные аллели воспроизводятся в генотипах их детей и сохраняются в генофондах популяций. Ярким примером может служить фенилкетонурия. Для выявления данного заболевания осуществляется биохимический скрининг новорожденных, выявляющий аномальные продукты белкового обмена в моче. Далее для обнаруженных случаев болезни проводится диетическая коррекция и лекарственная терапия заболевания, которая в большинстве случаев успешна.

Вопросы для самоконтроля

1. Приведите примеры действия мутаций, популяционных волн, изоляции, генетико-автоматических процессов и естественного отбора в человеческих популяциях.
2. Каков механизм формирования генетического полиморфизма в человеческих популяциях?
3. Что называется генетическим грузом и каково его медицинское и эволюционное значение?

## Глава 13. ЗАКОНОМЕРНОСТИ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

### 13.1 ЭВОЛЮЦИЯ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ

Благодаря тому, что процесс микроэволюции, завершающийся видообразованием, протекает на протяжении всего существования жизни на Земле, в живой природе образовались естественные группировки видов разного ранга родства, называемые таксонами. Близкородственные виды входят в состав одного рода, родственные роды объединяются в семейства, далее следуют отряды, классы и типы. Тип - наиболее крупный таксон, объединяющий виды, которые имеют сходный общий план строения благодаря отдаленному родству (т.е. происхождению от одного или немногих общих отдаленных предков).

Процесс формирования таксонов надвидового ранга называют макроэволюцией. Процесс макроэволюции изучают методами палеонтологии, сравнительной анатомии, сравнительной эмбриологии, а также многих других современных наук: генетики, биохимии, иммунологии, физиологии, биогеографии и др.

### 13.1.1. ТЕМПЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Синтетическая теория эволюции, основные положения которой подробно изложены в предыдущих главах, сложилась в 30-40-х гг. прошлого века в результате объединения теории Дарвина с классической генетикой (в первую очередь речь идет о популяционной генетике). За прошедшие с тех пор годы получены новые фактические материалы в области палеонтологии, сравнительной и экспериментальной биологии, значительные успехи достигнуты в молекулярной генетике, в частности, прочитаны геномные тексты различных про- и эукариотических организмов. Все эти данные значительно дополнили и обогатили представления об эволюционном процессе, его закономерностях и механизмах, позволили внести ясность в решение ряда вопросов, которые дискутировались учеными-эволюционистами на протяжении всего времени существования теории.

Один из таких вопросов - происходит ли эволюция плавно и постепенно - градуалистически - или неравномерно (скачками), как утверждали приверженцы сальтационизма (рис. 13.1)?

Замечено, что темпы эволюции, которые можно охарактеризовать появлением новых таксонов, колеблются в широких пределах. Известно, что все типы беспозвоночных появились в относительно короткий период на рубеже протерозойской и палеозойской эр, причем в кембрийском периоде типов было больше, чем сейчас, - некоторые тогда же и вымерли. Хордовые возникли несколько позднее, но тоже в течение кембрия. Столь же высокие темпы формирования крупных таксонов демонстрируют высшие растения в начале освоения суши - все отделы (соответствуют типам животных) споровых и голосеменные появились в девонском периоде. Так же быстро происходило формирование систематических групп млекопитающих и цветковых после мелового кризиса. На основании этих и аналогичных фактов многие палеонтологи независимо друг от друга пришли к мысли о неравномерности эволюционных преобразований. Применение методики количественной оценки темпов эволюции на основе сравнения нуклеотидных последовательностей ДНК различных групп организмов, позволило реконструировать их эволюционное развитие и разрешить давний спор между приверженцами градуализма и сторонниками скачкообразной эволюции. Проанализировав «эволюционные древа», построенные для 122 групп организмов, ученые пришли к выводу, что в среднем 22% различий в ДНК возникает во время кратких периодов интенсивного видообразования, а остальные 78% постепенно накапливаются во время долгих «градуалистических» периодов. Неравномерность эволюции в большей мере свойственна растениям и грибам и в меньшей - животным.

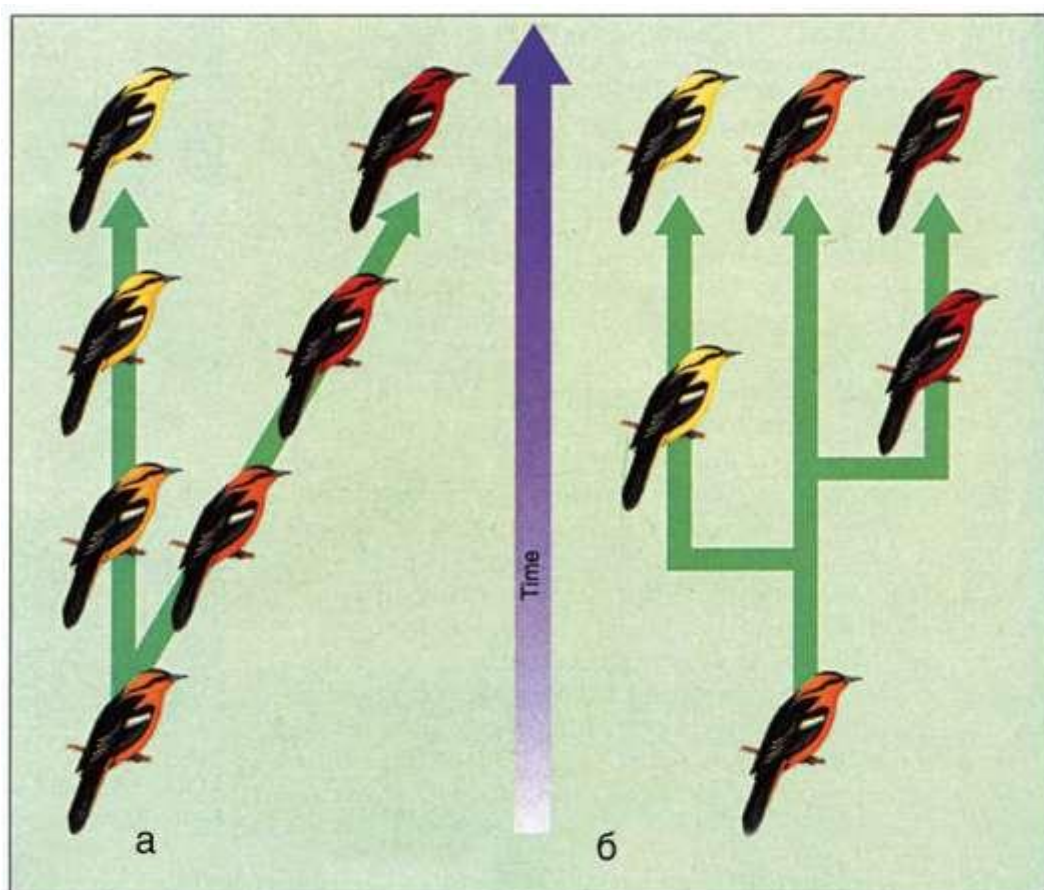


Рис. 13.1. Модели эволюции: а - градуализм; б - сальтационизм

Что же становится причиной всплеска эволюционных преобразований? Многие эволюционисты считают основной причиной изменения, происходящие в биоценозе (экосистеме), которые могут быть обусловлены, в том числе, биосферными кризисами.

Организмы существуют не сами по себе, а в составе сложных систем - сообществ, или биоценозов. В сложившемся сообществе виды тесно взаимно адаптированы. Все ниши заняты, свободных мест нет или мало. Виды, потенциально претендующие на одни и те же ниши (чаще всего это близкородственные виды, входящие в один старший таксон) стремятся разделить экологическое пространство, чтобы ослабить конкуренцию. Сужение ниши дает возможность лучше к ней приспособиться, повысить эффективность использования ресурсов. Таким образом, виды продолжают изменяться, и эти изменения направляются и регулируются сообществом. Важнейшие направления эволюции видов в устойчивом биоценозе - экологическая специализация и коадаптация (взаимная адаптация), т.е. происходит согласованная - когерентная - эволюция (коэволюция).

Устойчивое сообщество способствует экологической специализации еще и тем, что оно в значительной степени повышает стабильность условий существования для входящих в него видов. Так как соседи по биоценозу, составляющие важнейший элемент внешней среды для каждого вида, в основном одни и те же, к ним легко приспособиться, как к постоянным факторам среды. Кроме того, живые организмы стабилизируют и иные параметры среды, например, каждый устойчивый тип растительного сообщества создает и поддерживает определенный состав почвы, затененность, влажность, свой микроклимат.

Ситуация в корне меняется во время экологических кризисов, когда структура сообществ разрушается и экосистемная регуляция эволюции временно ослабевает. В эти кризисные периоды эволюция организмов становится более быстрой и несогласованной - некогерентной.

При разрушении биогеоценоза большая часть видов погибает вместе с ним, причем в первую очередь вымирают самые специализированные, т.е. самые приспособленные и конкурентоспособные в недавнем прошлом. При этом освобождается множество ниш. Стабилизирующий отбор, удерживавший каждый вид в строгих рамках, определявшихся структурой сообщества, резко ослабевает. Растет изменчивость и наблюдается взрыв формообразования - все освободившиеся ниши занимают иные виды. Это продолжается до тех пор, пока экологическое пространство снова не заполнится и не произойдет организации возросшего разнообразия видов в новые структурированные сообщества, которые будут уже другими, и направленность эволюционных процессов, задаваемая новой структурой биоценозов, сможет отличаться от прежней при сохранении основных тенденций - развития в направлении специализации и коадаптации.

Примеры подобных скачкообразных эволюционных преобразований при разрушении экосистемы наблюдались в течение последних десятков лет в Аральском море. В 60-е годы прошлого века воду из рек, наполняющих это море, стали забирать на орошение полей. В результате площадь моря начала резко уменьшаться и теперь Арала как единого водоема уже не существует: он разделился на два изолированных, быстро высыхающих озера - Большой и Малый Арал (рис. 13.2).

В обоих водоемах резко выросла соленость, что привело к вымиранию большей части видов животных и растений. Массовое вымирание освободило множество ниш. Например, вымерли все моллюски-фильтраторы, однако многие двустворчатые моллюски - зарывающиеся грунтоеды - уцелели. Резкая перемена условий привела к тому, что выжившие виды начали быстро эволюционировать. У них резко возросла изменчивость и появились целые «пучки» новых форм. Различия между этими новыми формами и исходными видами порой очень велики. Такая степень различий характерна для разных родов, а иногда и семейств двустворчатых моллюсков. Пустующие ниши стали заселяться выжившими моллюсками, которые ранее вели совсем другой образ жизни. В результате зарывающиеся грунтоеды из рода *Cerastoderma* стали перемещаться на поверхность грунта и превращаться в фильтраторов, при этом происходили соответствующие изменения в строении их раковины. Все эти эволюционные процессы протекали в кратчайшие сроки и очень сходным образом в двух разобщенных водоемах - Большом и Малом Арале.



Рис. 13-2. Снимок территории Аральского моря со спутника: а - сентябрь 1989 г.; б - октябрь 2008 г.

Так как биогеоценоз, как любая система, представляет собой совокупность взаимосвязанных и взаимодействующих элементов, то совершенно очевидно, что не только сообщество влияет на эволюцию видов, но и изменяющиеся виды тоже оказывают воздействие на экосистемы. Так, например, трехиглая колюшка - небольшая рыбка, широко распространенная в морях, реках и озерах Северного полушария, около 10 000 лет назад начала осваивать пресные водоемы, что было связано с отступлением ледников и образованием на их месте множества больших и малых озер. Это стало стимулом для быстрых эволюционных изменений у колюшки, которые оказались наиболее выраженными в семи озерах у тихоокеанского побережья Юго-Западной Канады, где эта рыба фактически разделилась на два самостоятельных вида: бентосный, т.е. донный, и пелагический, живущий в толще воды. Первый вид питается донными беспозвоночными, второй охотится на планктонных беспозвоночных в верхних слоях воды. Виды различаются не только диетой и образом жизни, но и размерами (донный вид существенно крупнее), формой тела, некоторыми деталями строения, а также брачным поведением. Виды практически не скрещиваются между собой. Выполненные в этих озерах исследования показали, что видообразование у колюшки заметно влияет на озерные экосистемы, в том числе на прозрачность воды, состав растворенной органики, количество планктона и относительную численность многих видов мелких животных. Очевидно, что изменение свойств экосистемы, в свою очередь, должно влиять на эволюцию населяющих ее видов. Таким образом, эволюционные изменения, затронувшие один вид организмов, могут иметь далеко идущие последствия для многих других видов.

Количественный анализ динамики видового разнообразия в биоценозах подтверждает существование длительных периодов сравнительно медленных, коадаптивных изменений, сменяемых кратковременными кризисами, во время которых структура сообществ разрушается, и происходят быстрые, малопредсказуемые эволюционные процессы. Отмечается, что рост биоразнообразия в периоды интенсивного видообразования в развивающейся экосистеме может быть самоускоряющимся, т.е. видообразование у одних групп организмов стимулируют этот процесс и у других групп организмов. Складывающаяся после кризиса новая структура сообществ в большинстве случаев оказывается более сложной и более устойчивой, чем прежняя.

### 13.1.2. МЕХАНИЗМЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Достижения молекулярной генетики, активно развивающейся последние десятилетия, позволили значительно расширить представления о возможных путях эволюционных преобразований организмов в составе таксонов различного ранга - от вида до типа. Свой вклад внесли прочтение текстов ДНК различных групп организмов, развитие представлений о системной организации генома, обнаружение ряда генов и установление их гомологии и функций в разных таксономических группах, изучение молекулярных механизмов, контролирующих функцию генов и обеспечивающих формирование фенотипических признаков организмов, открытие мобильных генетических элементов и многое другое.

В соответствии с основными положениями синтетической теории эволюции, основную роль играют генные мутации, на основе которых формируются новые признаки, подвергаемые естественному отбору. И действительно, такой механизм имеет место, что также было подтверждено современными молекулярно-генетическими методами. При сравнении структуры антител, синтезируемых организмом при встрече с новым штаммом возбудителя, ученые обнаружили, что больше всего мутаций происходит в трех небольших участках длинной молекулы. Сложнейшими экспериментами было доказано, что мутированию подвергаются не только эти участки гена, но и другие, причем мутации везде происходят с одинаковой скоростью. Однако только мутации, произошедшие в трех



определенных участках молекулы, могут улучшить связывание возбудителя. Каждое новое антитело испытывается организмом, и все не подходящие к данному возбудителю отбраковываются. Таким образом, сохранение только отдельных мутаций из всего спектра представляет собой результат отбора.

Однако, как установлено к настоящему времени, эволюция на основе мутаций кодирующих последовательностей структурных генов - только один из механизмов. Другие возможные пути эволюционных преобразований - изменение некодирующих регуляторных последовательностей ДНК, дубликации генов, изменения, связанные с перемещением мобильных генетических элементов, перенос генетической информации от одного организма к другому (возможно, другого вида), хромосомные мутации, гибридизация (возможно, межвидовая), наследуемые изменения экспрессии генетической информации.

Установлено, что значительная часть нуклеотидных последовательностей в геноме эукариотических организмов некодирующая, причем в ходе эволюции эукариот доля этой части в целом возрастает. Так, в геноме человека кодирующими являются чуть более 1% нуклеотидных последовательностей ДНК. Обнаружено также, что большинство мутаций происходит не в них, а в регуляторных областях молекул ДНК. Сравнение геномов сумчатых млекопитающих и плацентарных показало, что за 180 млн лет, прошедших после разделения этих линий, в кодирующих белок областях геномов возникло сравнительно мало мутаций. Ведущая роль в эволюции высших организмов принадлежит изменению регуляторных участков генома, которые сами белки не кодируют, но влияют на работу кодирующих белок генов. Пример подобных изменений обнаружен при исследовании гена *Duffy* человека, кодирующего поверхностный рецептор, взаимодействие с которым необходимо для проникновения малярийного плазмодия в клетку. В аборигенных популяциях Африки в регуляторном районе этого гена зафиксирована мутация - замена ти-мина на цитозин, повреждающая сайт связывания транскрипционного фактора *GATA*. В результате этого транскрипции гена не происходит, и африканцы не имеют антигена *Duffy*, что обеспечивает устойчивость аборигенов Африки к малярийному плазмодию. У большинства белых европейцев регуляторный сайт гена не поврежден, что делает их восприимчивыми к малярии.

Значение подобного типа мутаций продемонстрировано и в экспериментах. В одном из них регуляторную область гена летучей мыши пересадили обычной мыши. Ген контролирует время пролиферации хрящевых клеток передней конечности до начала их превращения в клетки кости. Пересадка регуляторной области привела к удлинению передних лап животного-реципиента на 15%.

Еще одним открытием, важным для понимания реализации эволюционных преобразований, стало установление огромной роли мобильных генетических элементов в возникновении мутаций. МГЭ открыты американским генетиком Б. МакКлинтоком в 1951 г. Это последовательности, наличие которых приводит к нестабильности генома. Они способны активно размножаться и перемещаться с места на место в ДНК. При размножении они передаются в ряду поколений - от родителей к потомкам, а некоторые из них могут передаваться и горизонтально, между таксонами. Многие МГЭ многократно повторяются в геноме. Перемещение МГЭ может вызвать мутации кодирующей части генов, регуляторных последовательностей и т.д. Наличие большого числа копий МГЭ в геноме резко повышает вероятность ошибок в ходе репликации и рекомбинации ДНК, что также приводит к мутациям.

В геноме дрозофилы обнаружено более 30 семейств МГЭ, которые занимают примерно 15% генома. Установлено, что у *D. melanogaster* 70% мутаций вызваны встраиванием МГЭ.

Геном человека почти наполовину (45,5%) состоит из всевозможных МГЭ - транспозонов, ретротранспозонов и т.п. У других организмов их объем также довольно значителен: у мыши - 40,9%, у опоссума - 52,2%, у курицы - 9,4% генома. У прокариот мобильных элементов меньше, но в их геномах МГЭ также присутствуют.

Перемещаясь, МГЭ могут перетаскивать с собой небольшие фрагменты ДНК, встраивая их в новое место той же или другой молекулы. В ряде случаев это приводит к созданию новых кодирующих последовательностей ДНК, возникновению новых регуляторных элементов, дуплицированию (удвоению) целых генов.

Так, обнаружено, что в ходе эволюции у приматов появилось много новых генов, причем в основном в результате удвоения старых. Эволюция одного из таких генов, *CDC14Bretro*, исследована очень подробно. Установлено, что он появился у общего предка человекообразных обезьян в результате деятельности МГЭ - ретротранспозонов. Позднее, у общего предка гориллы, шимпанзе и человека, ген претерпел быстрые изменения под действием отбора, сменив свою локализацию в клетке и функцию. Изначальный вариант белка занимался отрезанием фосфатных групп у некоего вещества в центре организации микротрубочек и тем самым управлял клеточным делением. Примерно то же самое первоначально делал и белок, кодируемый вновь образовавшимся ретрогеном *CDC14Bretro*, но уже не во всех тканях, а только в мозге и семенниках. У гиббонов и орангутанов он сохранил эту функцию до сих пор. Затем 14-7 млн лет назад у предков африканских человекообразных обезьян ретроген попал под действие отбора и быстро накопил 12 значимых замен, которые привели к смене внутриклеточной локализации и функции белка. Теперь белок стал присоединяться к мембранам эндоплазматической сети и отрезать фосфатные группы у какого-то другого вещества (об этом свидетельствует изменение активного центра).

Считают, что дубликации генов с последующим расхождением их функций - главный путь эволюционных преобразований. Подобным образом сформировалось огромное число генов в различных группах живых организмов, например, гены, кодирующие белки-кристаллины хрусталика, появившиеся у древнейших позвоночных животных, или гены, кодирующие белки-антифризы, препятствующие замерзанию воды в клетках рыб, обитающих в районе полюсов Земли.

Сравнительный анализ геномов сумчатых и плацентарных млекопитающих обнаружил, что с момента их расхождения (дивергенции) 15% генов в линии сумчатых (опоссума) и 20% в линии человека подверглись одной или нескольким дубликациям. В основном это гены «экологического» характера, отвечающие за взаимодействие с внешней средой: вкусовые и обонятельные рецепторы, гены иммунной системы, пищеварительных ферментов, а также гены белков, отвечающих за обезвреживание токсичных веществ (например, цитохром P450).

Формирование некодирующих последовательностей в геномах организмов в ходе эволюции также осуществлялось при участии МГЭ. Расшифровка и сравнение геномов ряда млекопитающих (человека, мыши, крысы, собаки, опоссума) показало, что значительная часть появившихся у этих животных новых некодирующих последовательностей, выполняющих регуляторные функции, сформировалась из фрагментов МГЭ - транспозонов.

Помимо существенного вклада МГЭ в процессы, описанные выше, эти элементы активно участвуют в горизонтальном переносе генетического материала, т.е. передаче генетического материала между одновременно живущими особями, причем не обязательно одного вида. Значение этого процесса для эволюции чрезвычайно велико.

Так, оказалось, что гены и даже целые геномы паразитических бактерий иногда могут вставляться в хромосомы животных-хозяев. В геномах 4 видов насекомых и 4 видов

круглых червей обнаружены фрагменты генома внутриклеточной паразитической бактерии *Wohlbachia* (см. п. 2.4.3.4). В ряде случаев, например, у тропической плодовой мушки *Drosophila ananassae*, геном бактерии оказался вставлен в геном хозяина практически целиком, при этом многие гены, заимствованные мухой у бактерии, активно работают. Таким образом, внедрение ДНК организма другого таксона может быть одним из способов приобретения новых генов и признаков в эволюции высших организмов. Чаще всего перемещаются вирусные и бактериальные ДНК.

Наибольшее значение горизонтальный перенос генетического материала имеет в эволюции простейших форм жизни. Так, в геноме у одной из групп диатомовых водорослей *Phaeodactylum* обнаружилось 587 генов, заимствованных у различных прокариот: цианобактерий, протео-бактерий, архебактерий и других. 170 генов они получили от красных водорослей - эукариотических организмов.

Направленное изучение явления горизонтального обмена генами в разных таксономических группах организмов установило, что развитие органического мира не похоже на эволюционное древо, оно представляет собой сплетение или сеть (рис. 13.3).

Эволюционные преобразования возможны не только вследствие приобретений, но и потерь, т.е. утрата генов может открывать путь для прогрессивных изменений. Недавно обнаружилось, что некоторые гены, которые нормально работают в организме шимпанзе, у человека выключились и превратились в молчащие «псевдогены». Например, выключение гена *МУН1б* привело к уменьшению (редукции) жевательной мускулатуры у предков рода *Homo*, а это, в свою очередь, позволило мозгу начать увеличиваться. В геноме человека выявлено еще около 50 молчащих генов, аналоги которых у шимпанзе нормально функционируют. Работают они и у других обезьян, фрагменты генома которых уже прочтены.

В последние годы все более пристальное внимание эволюционисты обращают на роль хромосомных и геномных мутаций в эволюции. Считают, что наибольшее значение среди хромосомных перестроек имеют, прежде всего, инверсии и транслокации. Примеров таких мутаций достаточно много. Так, известно, что геномы человека и шимпанзе различаются десятью крупными геномными перестройками: одним слиянием и девятью инверсиями. Еще один яркий пример роли хромосомных перестроек - формирование целой группы таксонов в надвиде слепушонка *Ellobius talpinus*. На рис. 13.4 представлен так называемый «робертсоновский веер» - хромосомные перестройки путем слияния акроцентрических хромосом.

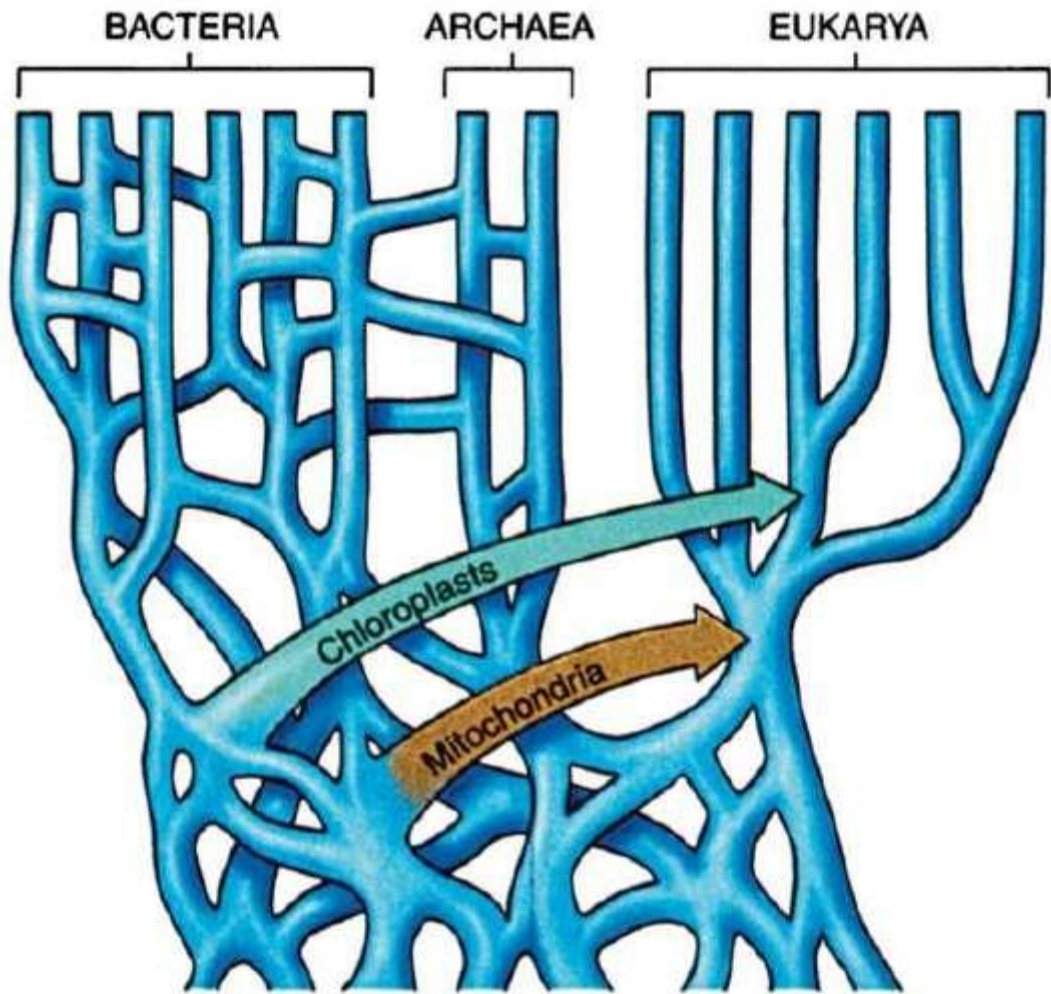


Рис. 13.3. Вклад горизонтального переноса генетического материала между таксонами в эволюцию

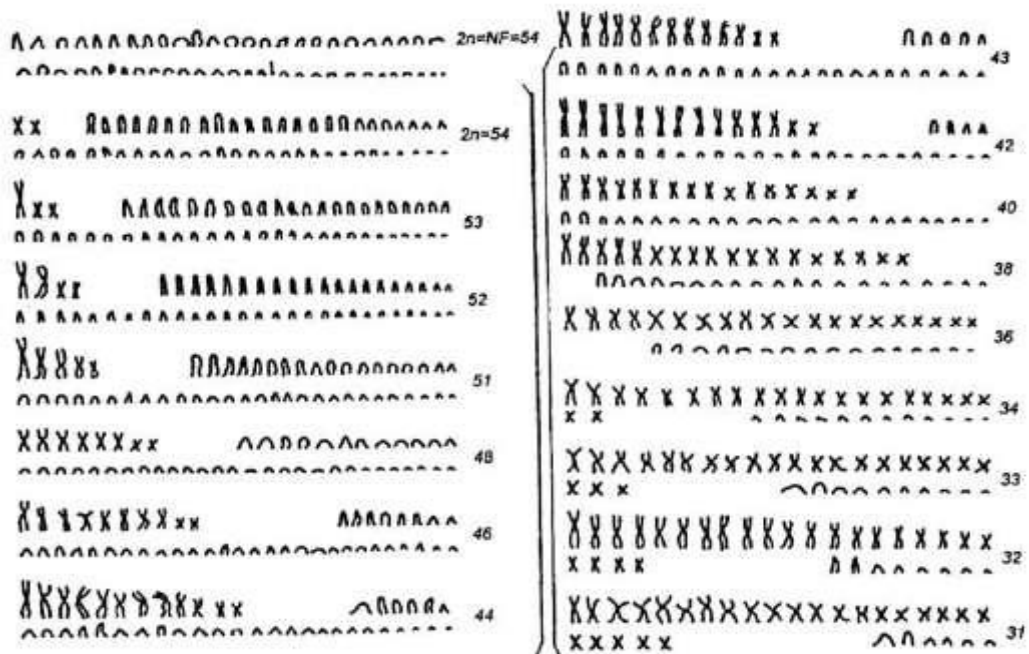


Рис. 13.4. Робертсоновский веер у слепушонка надвида *Ellobius talpinus* (по: Воронцов Н.Н., 1980)

Полиплоидия - также довольно распространенный механизм эволюции, причем встречается она не только у растений, но также и в других царствах. В последние годы полиплоидия открыта у целого ряда животных - рыб, амфибий, рептилий. Установлен факт, что на заре эволюции позвоночных одна за другой произошли две полногеномные дубликации, что привело к учетверению всего генома.

Определенный вклад в эволюционный процесс вносит и межвидовая гибридизация. Иллюстрацией может служить ситуация в зоне симпатрического обитания двух близких видов - обыкновенной и бело-шапочной овсянок - около 2,5 тыс. км с запада на восток, от Уральских гор до Байкала. Здесь наблюдается весьма высокий уровень гибридизации, доля гибридов в отдельных популяциях достигает 40-45%. Процесс гибридизации динамично развивается во времени: для двух популяций за 30 последних лет прослежено резкое снижение численности белошапочной овсянки, вплоть до ее полного исчезновения, и увеличение доли фенотипических гибридов.

Активно обсуждается вклад в эволюционный процесс открытого в конце 1970-х гг. явления кардинальной пространственной реорганизации наследственного материала. Этот феномен был обнаружен при изучении распределения хроматина в ядрах клеток малярийного комара. Установлены существенные различия в трехмерной организации хромосом между разными, в том числе и очень близкими, видами. Видо-специфичен ряд характеристик, среди которых наличие-отсутствие связей хромосом с ядерной оболочкой, морфология хромосомных участков прикрепления, локализация мест контактов на хромосомах.

Аналогичные данные получены и при изучении пространственной локализации хроматина в ядрах клеток дрозофилы. Показано, что изменение архитектуры интерфазных ядер может рассматриваться как механизм эволюционных преобразований таксонов.

На сегодняшний день хорошо известно, что не вся наследственная информация, передающаяся из поколения в поколение, кодируется последовательностью нуклеотидов молекул ДНК. Кроме этой генетической информации есть еще и так называемая эпигенетическая. Эпи-генетика («эпи» - в переводе с греческого «над») - раздел современной биологии, предметом которого является изучение наследования в ряду клеточных и организменных поколений функциональной активности генов, не связанное с изменением первичной структуры входящей в их состав ДНК.

К такого рода эпигенетическим явлениям относят, в том числе, пара-мутации, РНК-интерференцию, метилирование ДНК.

Парамутация - это устойчивое, наследуемое изменение свойств аллеля гена, возникающее в результате взаимодействия его с другим аллелем того же гена, при этом нуклеотидная последовательность ДНК не меняется. Парамутации впервые обнаружены у растений полвека назад, а недавно они зарегистрированы и у животных.

Классический пример парамутации дает один из аллелей гена *pl1* - *Pl1-Rhoades*, от которого зависит окраска пыльников у кукурузы (рис. 13-5). Ген *pl1* кодирует белок - транскрипционный фактор, регулирующий активность ряда других генов, которые, в свою очередь, кодируют белки, необходимые для синтеза пигмента антоциана. Аллель *Pl1-Rhoades* при одной и той же последовательности нуклеотидов может находиться в одном из двух состояний: «активном» (*Pl-Rh*, пурпурные пыльники) и «неактивном» (*Pl'*, светлые пыльники). Суть явления в том, что неактивное состояние аллеля *Pl'* как бы «заразно», то есть аллель в активном состоянии *Pl-Rh*, побывав в одной клетке с неактивным аллелем *Pl'*, сам превращается в *Pl'*.

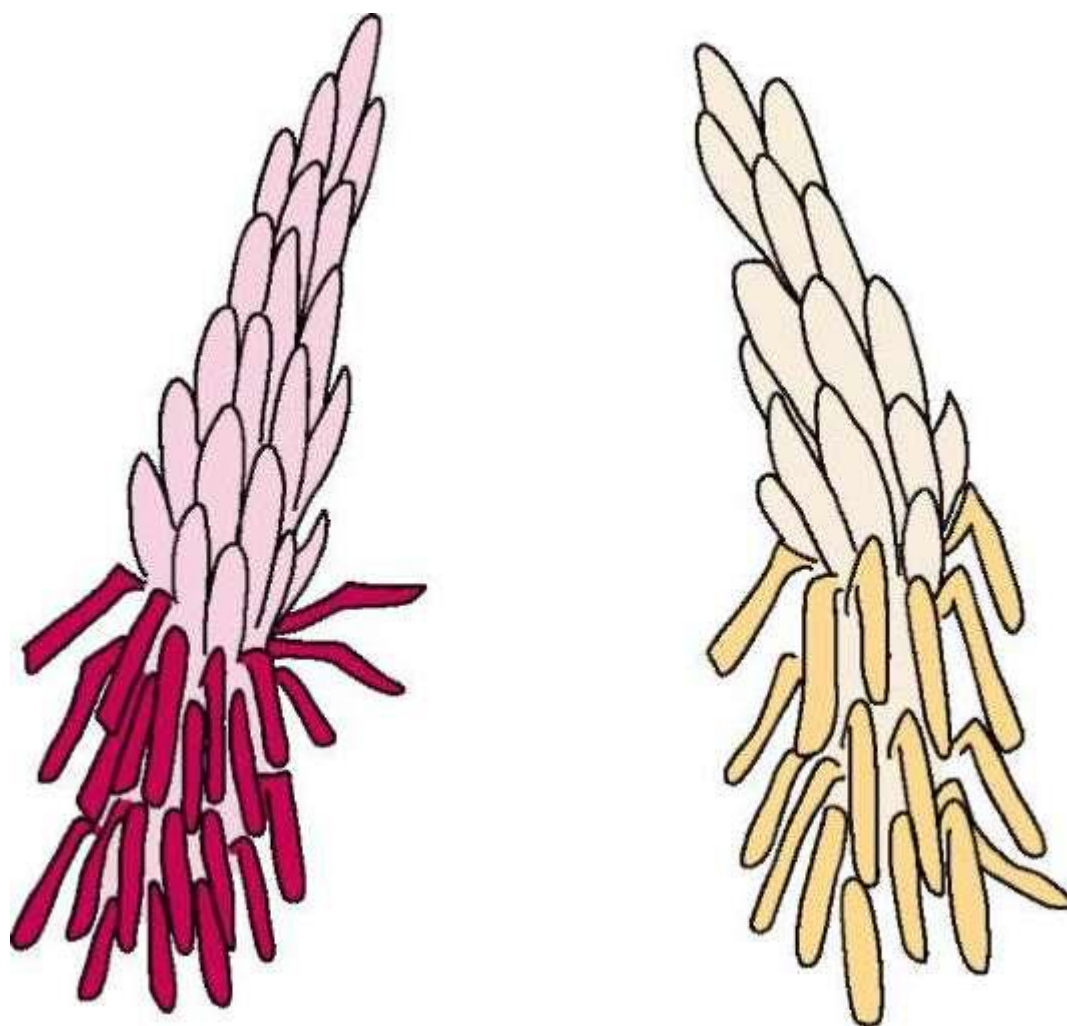


Рис. 13.5. Фенотипическое проявление парамутации аллеля *Pl1-Rhoades*. Слева - пурпурные пыльники (ген в «активном» состоянии, *Pl-Rh*), справа - светлые пыльники (ген в «пассивном» состоянии, *Pl'*)

На сегодняшний день удалось выяснить, что большую роль в поддержании «переключенного» состояния гена при парамутации играют молекулы РНК, передающиеся от родителей к потомкам. Кроме того, недавно выяснилось, что для устойчивой передачи парамутации из поколения в поколение необходим фермент, размножающий молекулы РНК без участия ДНК - РНК-зависимая РНК-полимераза.

С участием РНК реализуется еще один эпигенетический феномен - РНК-интерференция (см. п. 8.2.5.2). Это механизм подавления экспрессии гена на стадии трансляции. Комплементарное соединение малой интерферирующей РНК с мРНК, подлежащей трансляции, приводит к разрезанию последней ферментами (нуклеазами), и белок не синтезируется.

В 2002 г. исследователи неожиданно выяснили, что действие малых интерферирующих РНК может не ограничиваться только лишь временным выключением генов на уровне мРНК. Имеются данные, что в некоторых случаях эта РНК, видимо, воздействует прямо на ДНК, изменяя структуру хроматина и способствуя длительному молчанию одних, и, возможно, активизации других генов, что, безусловно, можно рассматривать как один из возможных эволюционных механизмов. Явление РНК-интерференции лежит, например, в основе разнообразия окраски растений петунии, имеющих один и тот же исходный генотип, при введении трансгена с интерферирующей РНК (рис. 13.6).



Рис. 13-6. Пример РНК-интерференции при получении трансгенных растений петунии. Крайний слева цветок - дикий тип, два других цветка содержат трансген, РНК которого включает РНК-интерференцию и в результате подавляет выражение гена, ответственного за синтез пигмента (фото с сайта [http:// ru.wikipedia.org/wiki/РНК-интерференция](http://ru.wikipedia.org/wiki/РНК-интерференция))

Другое эпигенетическое изменение экспрессии гена - метилирование ДНК (см. п. 8.2.5.2). Метилирование ДНК считается присущим, в основном, эукариотам, и заключается в присоединении метильной группы к цитозину в составе динуклеотида ЦГ. Около 60-70% всех ЦГ-динуклеотидов у млекопитающих метилированы. У человека метилировано около 1% геномной ДНК. Репрессия транскрипции в этом случае опосредована метилцитозин-связывающими белками, которые способны связываться с метилированными ЦГ-динуклеотидами. Они, в свою очередь, привлекают деацетилазу гистонов и другие факторы, участвующие в модификации гистонов. В результате формируется конденсированная транскрипционно неактивная структура гетерохроматина. Метилирование ДНК связано также с такими феноменами, как геномный импринтинг и инактивация X-хромосомы.

Влияние метилирования ДНК на структуру хроматина имеет большое значение для развития и функционирования живого организма. В частности, отсутствие метилцитозин-связывающего белка 2 (*MeCP2*) приводит у человека к формированию синдрома Ретта - заболевания, характеризующегося психоневрологическими нарушениями и тяжелой умственной отсталостью.

Считают, что эффекты метилирования, приводящие к преобразованию структуры хроматина и, вследствие этого изменяющие активность генов, также играют определенную роль в эволюции организмов. Установлено, что количество метилированных остатков цитозина возрастает с увеличением размера генома и сложности организма.

Помимо выявления разнообразных возможных механизмов эволюционных преобразований исследования последних лет показали, что мутирование разных участков ДНК идет с неодинаковой скоростью, мутации могут носить относительно направленный характер, эволюционные изменения могут одновременно затрагивать совокупность признаков и наблюдаться не у отдельной особи, а одновременно в целой группе организмов.

Ученые, работающие с геномами ранних зародышей дрозофил, обнаружили новый тип регуляторных нуклеотидных последовательностей - теньевые энхансеры. Их действие такое же, как и основных (см. пп. 2.4.5.5-А, 8.2.5.2), только обнаружить его можно лишь при отключении основных энхансеров. Установлено, что теньевые энхансеры мутируют в среднем в 1,6 раз быстрее, чем основные.

Это не единственный пример последовательностей, имеющих повышенную скорость мутаций. Так, в геноме человека выявлен ряд последовательностей, мутации в которых происходят чаще, чем в среднем. Считают, что именно эти последовательности играли особенно важную роль в становлении человека.

Интересный результат был получен при сравнении более 3000 пар ортологичных генов человека и мыши. Ортологичными называют гены в геномах организмов разных таксонов, исходно произошедшие от одного предкового. Оказалось, что чем больше синонимичных, т.е. не ведущих к изменению структуры кодируемого белка, мутаций произошло в гене за длительное время, тем большее в нем число несинонимичных (значимых) мутаций.

Выше уже обсуждалось, что на частоту возникновения мутаций влияют и перемещения МГЭ. При встраивании их в определенные локусы частота мутирования этих локусов может превышать обычную в тысячи раз.

Многие МГЭ (транспозоны) способны встраиваться не в любое место генома, а только туда, где есть определенная последовательность нуклеотидов. Таким образом, мутации, вызываемые подобными перестройками, не совсем случайны. Все это придает эволюционным изменениям, происходящим при участии МГЭ, отчасти направленный характер. Кроме того, известно, что мутации ряда последовательностей ДНК, в частности, кодирующих р-РНК, т-РНК, гистоны, в большинстве своем являются «запрещенными». Это делает невозможным эволюционные изменения в данных направлениях.

Возможность изменения целой группы признаков даже при единичной точечной мутации определяется наличием в геномах организмов регуляторных последовательностей и генов-регуляторов. Так, мутация, затрагивающая ген-регулятор, кодирующий, например, транскрипционный фактор, приводит к одновременному изменению работы всего комплекса контролируемых им генов и, как следствие, к изменению множества определяемых ими фенотипических признаков. Например, при дифференцировке эритроцита регуляторный фактор *GATA1* активирует группу генов, кодирующих все ферменты, обеспечивающие биосинтез гема, а также  $\alpha$ - и  $\beta$ -субъединицы гемоглобина. По выполненным расчетам, вероятность того, что множественные изменения возникнут в результате независимого возникновения мутаций по всей этой группе генов одновременно, практически равна нулю.

Изменение регуляторных последовательностей часто наблюдается при перемещении МГЭ. В эксперименте с арабидопсисом подобным единичным перемещением удавалось получить качественные изменения морфологии растения. Например, возможно возникновение карликовых растений с ранним цветением, извитыми листьями и терминальным цветком. Возможен цветок из двух рядов лепестков и тычинок, в котором чашелистики замещаются лепестками, а пестик тычинками и т.д. Геномы всех полученных растений практически идентичны, так как отличаются лишь небольшими фрагментами ДНК. При этом растения характеризуются принципиальными фенотипическими различиями, которые требуют отнесения их к различным таксонам.

Сравнение геномов опоссума и человека обнаружило, что значительное количество встраиваний МГЭ, произошедшее с момента дивергенции этих групп организмов, случилось в окрестностях 240 генов, кодирующих ключевые регуляторы индивидуального развития - *НОХ*-генов (см. п. 8.2.10.1). Предполагают, что следствием этого стало изменение регуляции этих генов, послужившее причиной преобразований в строении организма у плацентарных млекопитающих. Модификации регуляторных последовательностей могут приводить к изменению места и времени активности подобных генов, что может проявляться в формировании структур в нетипичных местах организма, изменении протекания стадий онтогенеза, например ускоренном половом созревании или замедлении соматического роста у животных. Аналогичные последствия могут иметь и точечные мутации в самих этих генах. Параметры экспрессии гена зависят, кроме того, от функционального состояния хроматина рядом с ним. Из этого следует предположение, что хромосомные перестройки, вероятно, также могут модифицировать временные и пространственные параметры экспрессии генов.



Ряд авторов полагает возможным осуществление описанных изменений в предшественниках половых клеток до вступления в мейоз. Вследствие этого появляется сразу группа особей с измененными характеристиками, что, возможно, приводит к их репродуктивной изоляции. Показано, что массовые фенотипические изменения могут происходить при активизации перемещений МГЭ в условиях дестабилизации (разрушения) экосистем.

Интенсивность исследований в этой области стремительно нарастает в последние десятилетия и в ближайшие годы можно ожидать новых открытий.

### 13.1.3. ПРИНЦИПЫ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

В настоящее время считается, что многие, возможно, даже все основные, эволюционные новообразования появились не в результате постепенного накопления мутаций, а за счет перекомбинации готовых функциональных блоков живых систем. Такими блоками в разные моменты эволюционного развития могли служить молекулы, гены, клетки, структуры организма, целые особи и их сообщества. Так формулируется блочный (модульный) принцип в теории эволюции.

Как отмечалось, еще до появления жизни, в ходе абиогенного синтеза, вполне могли сформироваться короткие белковые молекулы, представляющие собой случайные комбинации аминокислот (см. п. 1.4.2). Оказалось, что уже такие короткие белки обладают слабыми каталитическими свойствами, причем различающимися у разных молекул. Большие сложные белки могли образоваться как комбинации из таких сравнительно коротких кусочков-блоков. Анализ структуры известных белков подтверждает именно такой путь развития.

Первые живые системы, по одной из гипотез, возникли путем объединения абиогенно синтезированных РНК и белковых молекул.

Формирование новых генов и других функциональных последовательностей ДНК происходит при перетасовке генетических модулей. Хромосомные перестройки - образование новых комбинаций предсуществующих блоков - также не редкость среди механизмов эволюционных преобразований. Иллюстрация реализации блочного принципа - наблюдаемое повсеместно явление дупликации генов с возможным последующим расхождением их функций. Горизонтальный перенос генетического материала - перемещение в геном организма МГЭ, генов и целых геномов других организмов - также пример блочного характера эволюции.

Блочный принцип эволюционных преобразований проявляется и в феноменесимбиоза. Существует мнение, что появление новых форм жизни в результате симбиоза, то есть при слиянии сообщества или каких-то его компонентов в единый организм, - один из основных путей эволюции.

Так, эукариотическая клетка возникла в результате симбиоза нескольких разных видов прокариот-бактерий. Эти бактерии сначала долго существовали как компоненты интегрированного бактериального сообщества - бактериального мата (см. п. 1.4.4) (рис. 13.7). После того как между ними установилась устойчивая система взаимодействий и взаимной координации, эти бактерии слились в единый организм, который и стал первой эукариотической клеткой. Хорошо известен пример с лишайниками - организмами, которые представляют собой сожительство гриба с одноклеточными водорослями. Лишайники, по сути, представляют собой маленькие компактные сообщества, которые сами обеспечивают себя всем необходимым. Еще пример - глубоководные рыбы, светящийся орган которых заселен светящимися бактериями. Жвачные млекопитающие никогда бы не научились питаться грубой растительной пищей, а значит, и не стали бы жвачными, если бы не обзавелись ценными сожителями - одноклеточными симбионтами,

живущими у них в желудке и переваривающими за них целлюлозу, которую ни одно млекопитающее переварить самостоятельно физиологически не может. Термиты, которые питаются исключительно древесиной, для разложения целлюлозы имеют в своем кишечнике целую группу симбионтов - жгутиконосцев и живущих внутри них бактерий. Сначала термиты находят пищу и измельчают древесную массу, доводя до мелкодисперсного состояния, в котором ее могут поглощать жгутиконосцы. Затем за дело берутся живущие внутри жгутиконосца бактерии. Наряду с генами, отвечающими за синтез целлюлазы - фермента, разрушающего молекулы целлюлозы, в их геноме есть гены, кодирующие ферменты, ответственные за азотфиксацию, - связывание свободного азота атмосферы  $N_2$  и превращение его в форму, пригодную для использования не только самими бактериями, но также жгутиконосцами и термитами. Более того, термиты не только сами используют, но и при необходимости «заражают» друг друга этими симбионтами.

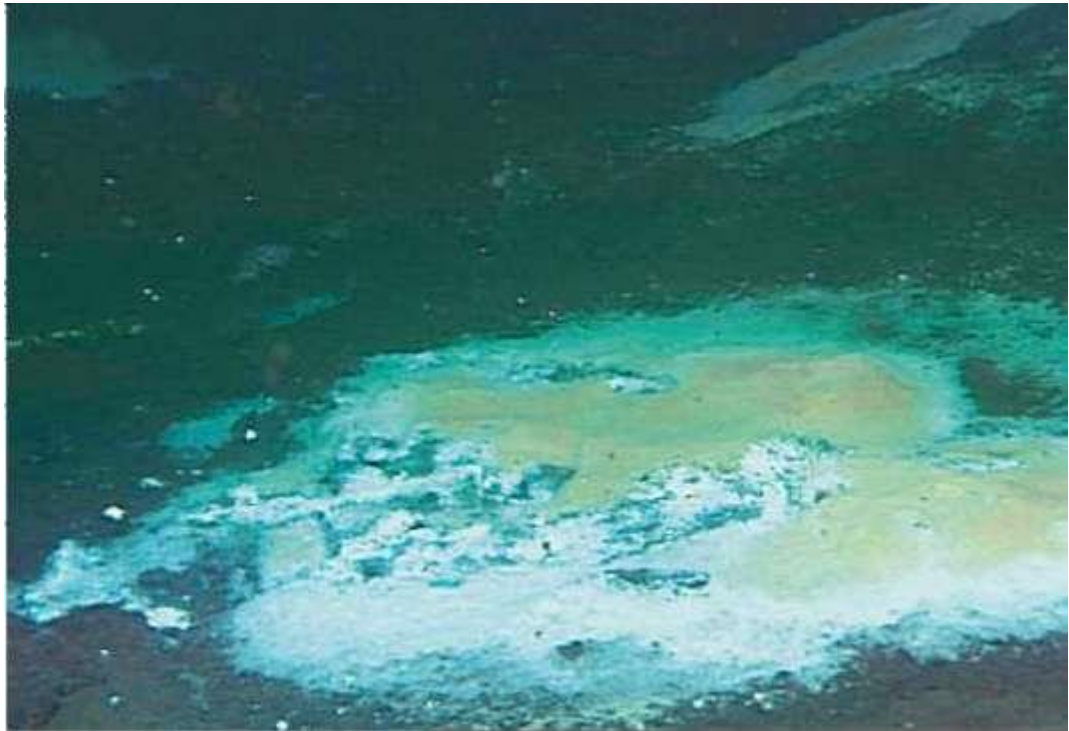


Рис. 13.7. Мат из хемосинтезирующих бактерий вблизи гидротермального источника на морском дне

Значительную роль играет блочный принцип эволюции и при формировании ароморфозов, хотя это проявляется и не столь ярко. Аро-морфоз - появление прогрессивных крупных качественно новых эволюционных изменений у организмов, приводящих к повышению их уровня организации и общей энергии жизнедеятельности, позволяющих существовать в более разнообразных условиях среды по сравнению с их предками. Именно появление ароморфозов лежит в основе формирования крупных таксонов надвидового ранга, таких как класс, тип.

В последние десятилетия существенно изменились представления о том, каким образом происходили в ходе эволюции эти крупнейшие прогрессивные изменения. Оказалось, что во многих случаях переход на более высокий уровень организации происходит не в какой-то одной эволюционной линии, а в нескольких, развивающихся параллельно. При этом отдельные признаки, из которых складывается ароморфоз (блоки), иногда появляются в разных линиях почти одновременно, а иногда - в разное время и в разном порядке. Развивается довольно большое многообразие переходных форм, у которых прогрессивные признаки распределены мозаично. Эти признаки постепенно накапливаются, пока, наконец, в одной или немногих эволюционных линиях они не

соберутся все вместе. Для большинства же линий появившиеся отдельные прогрессивные признаки оказываются малозначимыми, и эти линии быстро вымирают. Таким образом, ароморфоз - не единичное эволюционное событие, а довольно сложный комплексный процесс, захватывающий сразу несколько разных родственных групп организмов.

Сейчас многие палеонтологи пришли к выводу, что независимое параллельное приобретение сходных признаков в разных родственных группах организмов при становлении нового крупного таксона - скорее правило, чем исключение. Этот принцип эволюции получил название параллелизма.

Так, всем известен археоптерикс - существо, сочетающее признаки хищных динозавров и птиц. Долгое время он был единственной известной «полуптицей-полурептилией». Затем в отложениях мелового периода было обнаружено множество близких к археоптериксу существ, обладающих смесью признаков птиц и динозавров, которых назвали энантиорнисами (противоптицами). Оказалось, что и многие другие мелкие хищные динозавры в разное время приобретали различные птичьи черты. Найдено довольно много видов динозавров с настоящими перьями. Перья возникали либо как средство планирования при прыжках с ветки на ветку, либо для ускорения бега - у быстро бегающих наземных форм. Недавно обнаружены «четырёхкрылые» динозавры, у которых перья были и на передних и на задних конечностях (рис. 13.8).

Выяснилось, что археоптерикс и родственные ему организмы предками настоящих птиц, скорее всего, не являются. Это тупиковая ветвь, вымершая в конце мелового периода и не оставившая потомков. Предками настоящих веерохвостых птиц теперь считают не пернатых динозавров, а более древних пресмыкающихся, а именно поздне триасовых текодонтов. Эта группа рептилий была общим предком и птиц, и динозавров.

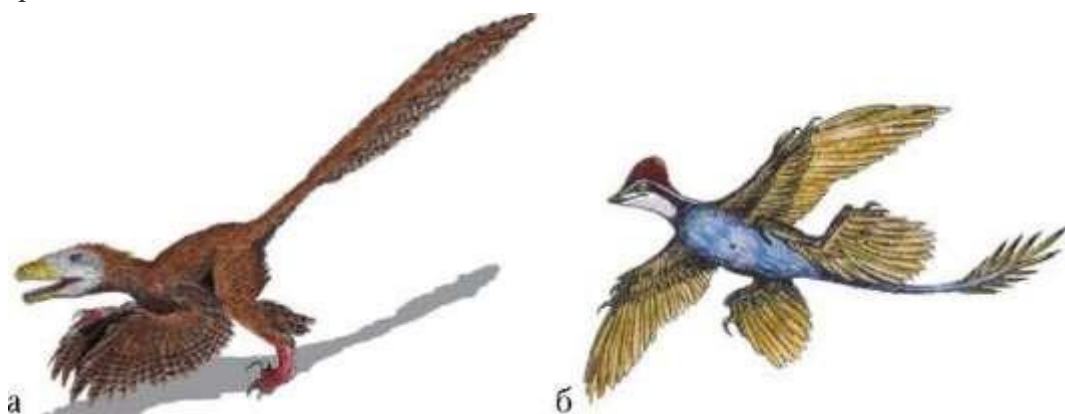


Рис. 13.8. Примеры динозавров, имевших перья: а - анхиорнис; б - микро-раптор

В процессе эволюции часто бывает так, что из двух параллельно развивающихся линий одна достигает успеха первой, но делает это на основе несбалансированных, несовершенных, хотя и быстро приобретенных адаптаций. Другая же, медленно развивающаяся линия, приобретает более сбалансированные адаптации и, в конце концов, побеждает. Возможно, подобная ситуация имела место и в ходе взаимоотношений неандертальцев с людьми вида *Homo sapiens*, которые, согласно последним данным, разошлись от общей предковой группы около 600 тыс. лет назад, а не произошли друг от друга. Очевидно, что появление человеческих черт (по аналогии с приобретением птичьих черт и т.д.) происходило параллельно в разных ветвях гоминид.

Такое параллельное приобретение признаков наблюдается не только при формировании ароморфозов, но при появлении любых других эволюционных новообразований.

Известны примеры возникновения похожих наборов жизненных форм на разобщенных континентах. Например, Южная Америка долгое время была изолирована от других материков, но еще до полной изоляции туда проникли примитивные плацентарные млекопитающие - древние копытные. Среди потомков этих животных появились организмы, поразительно схожие с настоящими лошадьми, носорогами, верблюдами - литоптерны. Причем у лошадеподобных «южных» ли-топтерн редукция пальцев ног и увеличение среднего пальца с копытом происходила практически так же, как у настоящих лошадей (рис. 13.9).

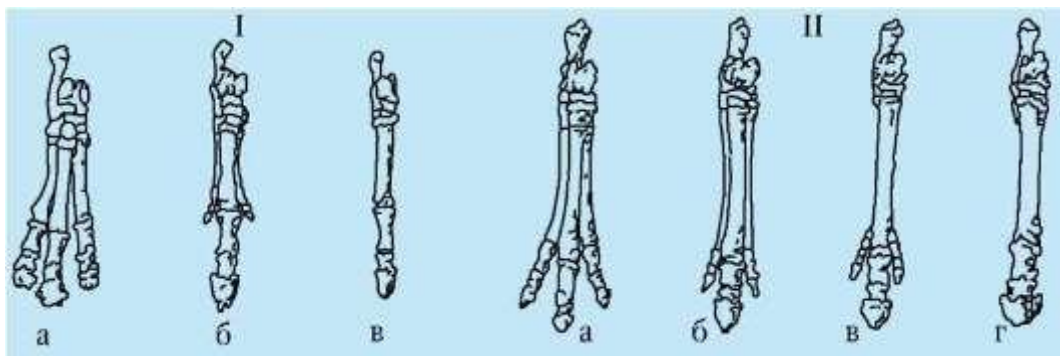


Рис. 13.9. Пример параллелизма в эволюции. Последовательные стадии филогенетических преобразований скелета стопы: I - литоптерн (а - *Macrauchenia*, б - *Diadiaphorus*, в - *Thoatherium*); II - лошадей (а - *Eohippus*; б - *Miohippus*; в - *Merychippus*; г - *Equus*)

Замечательный пример параллельной эволюции - возникновение белков-антифризов, препятствующих замерзанию крови у рыб, которые живут в воде с температурой ниже точки замерзания. Такие условия существуют в Арктике и Антарктике. У антарктических и арктических рыб параллельно и независимо на разной генетической основе сформировались разные белки-антифризы.

Таким образом, накопление новых данных, применение новых методик и приемов исследования в различных областях науки позволяет расширить представление о закономерностях эволюции. Однако и сегодня эволюционистика далеко еще не разрешила всего круга стоящих перед нею проблем и продолжает свое развитие. Действие элементарных эволюционных факторов приводит к дивергенции популяций и образованию новых видов. Многообразные виды связаны друг с другом разной степенью родства. Виды, дивергировавшие от общих предков относительно недавно, сохраняют нередко значительное фено- и гено-типическое сходство. Дивергенция, произошедшая в отдаленное время, оставляет меньше общих фенотипических признаков и особенностей геномов. Виды, практически не связанные родством, характеризуются серьезными различиями.

#### 13.1.4. УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ

Говоря о прогрессивной эволюции природы в целом и животного мира в частности, следует определить понятие уровень организации. Это понятие прямо не связано со степенью сложности строения животного.

Действительно, степень сложности не только морфофизиологической организации, но и генома человека и современных человекообразных обезьян практически совпадает, но уровень организации человека благодаря его социальности, несомненно, выше. Предложено несколько вариантов оценки уровня организации животных. Наиболее приемлемым из них является, вероятно, определение уровня организации через характер взаимоотношения организмов данной группы со средой обитания. Примитивные

организмы используют во взаимоотношениях со средой так называемую стратегию г. Они ведут себя в среде пассивно, а их выживание и дальнейшая эволюция обеспечиваются в первую очередь интенсивным размножением, благодаря которому компенсируются огромные потери, возникающие в процессе естественного отбора. Для них в высшей степени характерны резкие колебания численности популяций в зависимости от сезона и изменений природно-климатических условий. В противоположность им высокоорганизованные организмы более активно проявляют себя в среде обитания и не только противостоят ей, но и способны преобразовывать ее, приспособливая для своих нужд. Плодовитость их невелика, а выживаемость высокая, часто благодаря заботе о потомстве. Выраженных регулярных колебаний численности их популяций в естественной природе обычно не происходит. Такая стратегия взаимодействия организмов со средой носит название стратегия к. В группу организмов первого типа входят практически все беспозвоночные, в особенности, ведущие паразитический образ жизни, а из позвоночных - большинство рыб и земноводных. Стратегия К характерна для птиц и млекопитающих.

Рассмотренный критерий уровня организации можно применять только по отношению к группам организмов, связанных более или менее отдаленным родством. Так, пресмыкающиеся более высоко организованы, чем земноводные, потому, что они активнее ведут себя в среде обитания (размножение их может происходить в разнообразных условиях), при более низкой плодовитости выживаемость их потомства значительно выше. Уровень организации млекопитающих еще более высок благодаря постоянной температуре тела, сложному поведению, внутриутробному эмбриональному развитию и заботе о потомстве. Однако в одной и той же систематической группе могут находиться организмы, уровни организации которых разительно отличаются. Это касается, например, отряда Приматы, к которым относятся как низшие полуобезьяны, так и человек, уровень организации которого высок благодаря его социальному способу адаптации к среде и активному ее преобразованию (см. п. 17).

### 13.1.5. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП

В зависимости от того, изменяется ли уровень организации в эволюционирующих группах, выделяют два основных типа эволюции: аллогенез и арогенез.

При аллогенезе у всех представителей данной группы сохраняются без изменения основные черты строения и функционирования систем органов, благодаря чему уровень организации их остается прежним. Аллогенная эволюция происходит в пределах одной адаптивной зоны - совокупности экологических ниш, различающихся в деталях, но сходных по общему направлению действия основных средовых факторов на организм данного типа. Интенсивное заселение конкретной адаптивной зоны достигается благодаря возникновению у организмов идиоадаптаций - локальных морфофизиологических приспособлений к определенным условиям существования. Пример аллогенеза с приобретением идиоадаптаций к разнообразным условиям обитания в отряде насекомых млекопитающих см. на рис. 13.10.

Арогенез, или морфофизиологический прогресс, - такое направление эволюции, при котором у некоторых групп внутри более крупного таксона появляются новые морфофизиологические особенности, приводящие к повышению уровня их организации. Эти новые прогрессивные черты организации называют ароморфозами. Аро-морфозы позволяют организмам заселять принципиально новые, более сложные адаптивные зоны. Так, арогенез ранних земноводных был обеспечен появлением у них таких основных ароморфозов, как пятипалые конечности наземного типа, легкие и два круга кровообращения с трехкамерным сердцем. Завоевание адаптивной зоны с более сложными для жизни условиями (наземной по сравнению с водной, воздушной по

сравнению с наземной) сопровождается активным расселением в ней организмов с появлением у них локальных идиоадаптаций к различным экологическим нишам.

Таким образом, периоды ароморфной эволюции группы могут сменяться периодами аллогенеза, когда в результате возникающих идио-адаптаций новая адаптивная зона заселяется и используется наиболее эффективно. Если в ходе филогенеза организмы осваивают более простую по сравнению с исходной адаптивную зону, например, переходя к прикрепленному неподвижному образу жизни или становясь паразитами, то они претерпевают морфофизиологический регресс, или дегенерацию, утрачивая часть прогрессивных черт, которыми обладали их предки, и оказываясь на более низком уровне организации. Нередко и новая, более простая, адаптивная зона дает возможность широких идиоадаптаций к не менее разнообразным условиям обитания в ней, т.е. обеспечивает аллогенез (рис. 13.11).

Современный органический мир характеризуется огромным многообразием форм, отличающихся как по уровню организации, так и по разнообразию локальных адаптаций именно благодаря смене типов эволюции, протекающей своеобразно в каждой из эволюционирующих групп. Наряду с высокоорганизованными формами существуют примитивные, свободноживущие и паразитические организмы, возникшие эволюционно относительно недавно, и реликтовые группы, время бурного адаптационного процесса которых давно прошло.

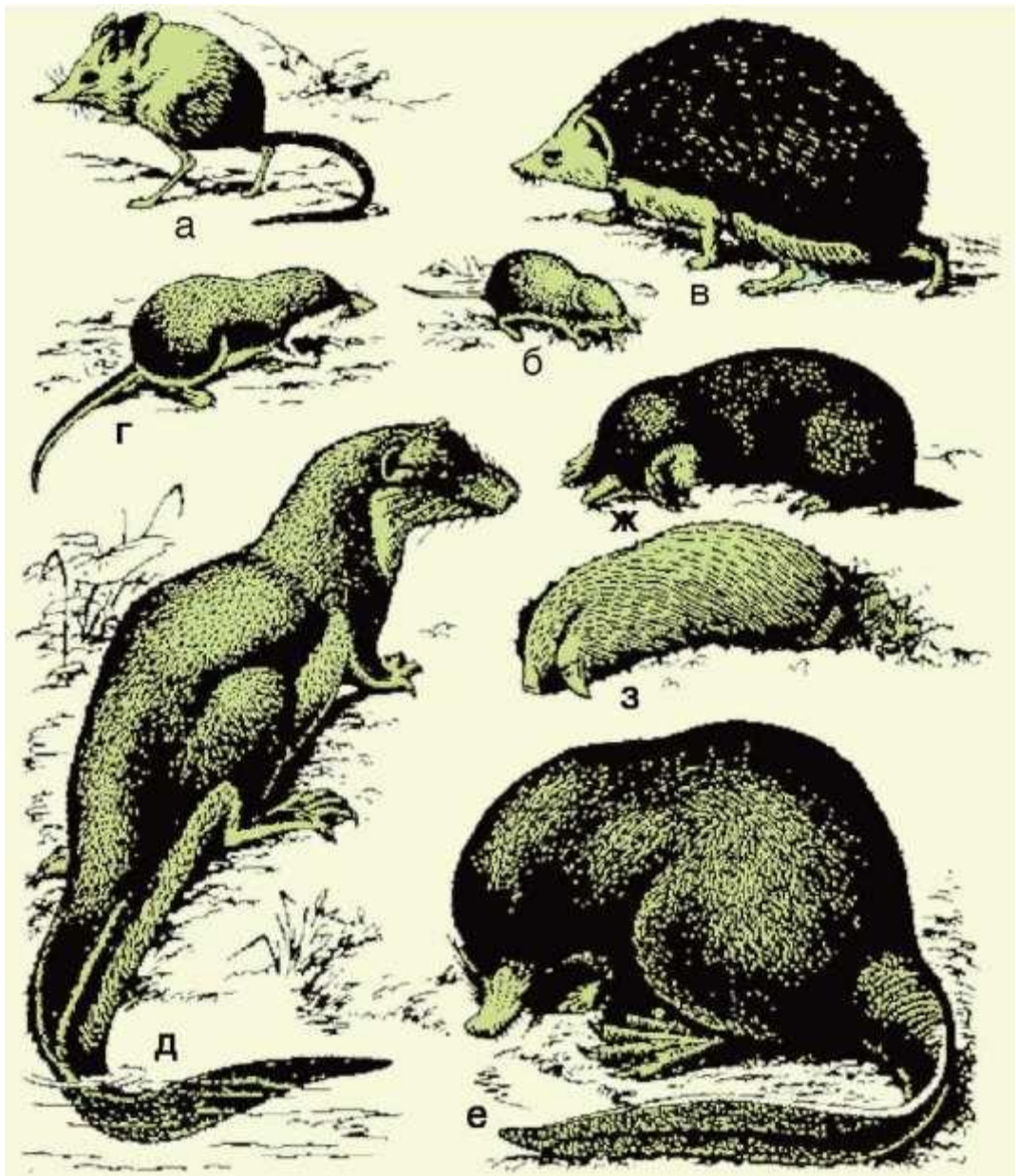


Рис. 13.10. Аллогенез в отряде насекомоядных млекопитающих. Наземные формы: а - прыгунчик; б - землеройка; в - еж; земноводные формы: г - кутора; д - выдровая землеройка; е - выхухоль; роющие формы: ж - крот; з - златокрот

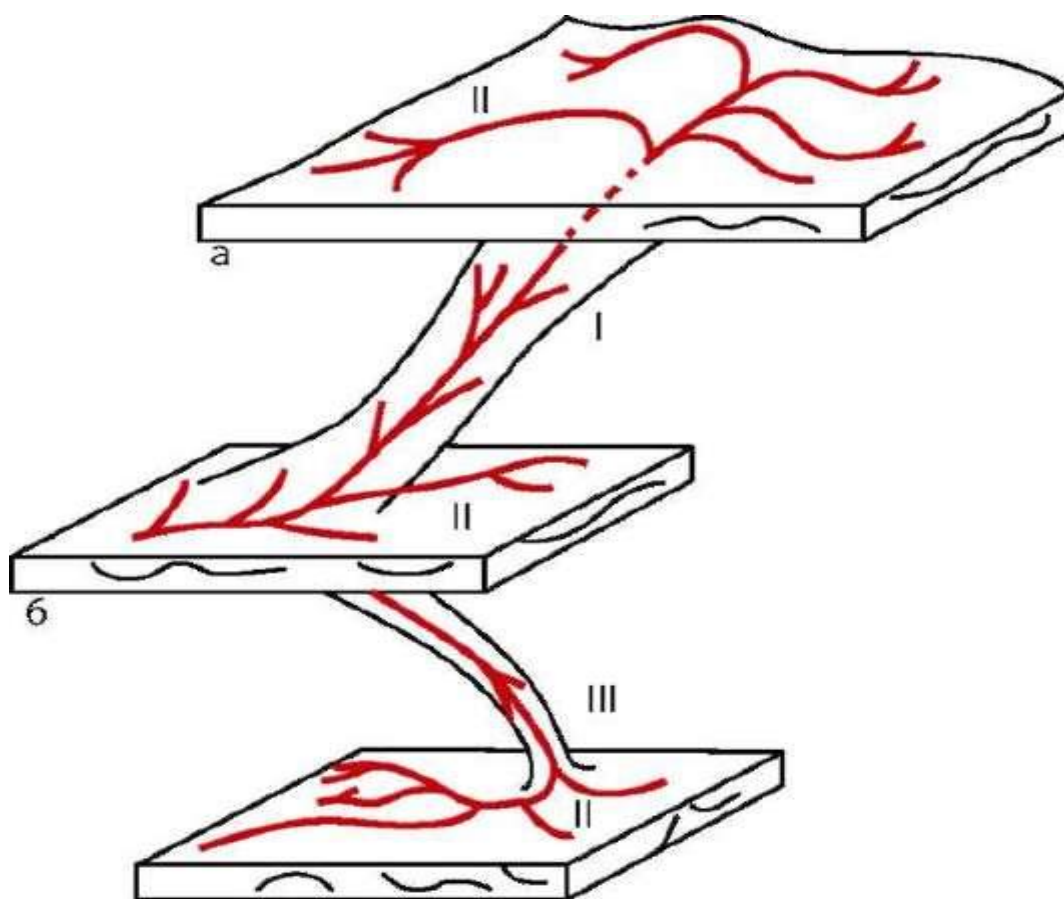


Рис. 13.11. Направления эволюции групп: I - арогенез; II - аллогенез; III - дегенерация; а, б, в - адаптивные зоны

### 13.1.6. ФОРМЫ ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП

Существуют две элементарные формы филогенеза: филетическая и дивергентная эволюция.

Филетическая эволюция - это изменения, происходящие в одном филогенетическом стволе, эволюционирующем во времени как единое целое. Реконструированы филогенетические ряды слона, лошади и других организмов, в которых можно наблюдать постепенное нарастание числа и степени выраженности признаков, характерных для современных форм (рис. 13.12).

Дивергентная эволюция заключается в образовании на основе одной предковой группы двух или нескольких производных (рис. 13.13).

Она приводит к дифференциации более крупных таксонов на более мелкие, например, классов на отряды, родов на виды. Как филетическая, так и дивергентная эволюция протекают на общей генетической базе, поэтому между организмами сохраняется более или менее выраженное генотипическое и морфофункциональное сходство. Сопоставление филогенеза в разных группах позволяет выделить и некоторые общие закономерности соотносительной эволюции. Так, при попадании в одну и ту же среду обитания двух или более филогенетических групп неродственных организмов у них обычно проявляется конвергенция признаков. При этом сходные экологические задачи они решают сходным образом. Конвергентные адаптации возникают в этом случае на разной генетической основе, затрагивают в первую очередь поверхностные признаки, не распространяясь на общий план строения и наиболее существенные черты организации соответствующих групп. Пример конвергентной эволюции - форма тела и особенности



локомоции в воде у акулых рыб, водных пресмыкающихся - ихтиозавров, костистых рыб, пингвинов, ластоногих и китообразных млекопитающих, внутреннее строение которых полностью соответствует особенностям, характерным для классов, к которым они относятся (рис. 13.14). Конвергенция прослеживается и в эволюции глаза у позвоночных и моллюсков. Как в строении, так и в функционировании этого органа у неродственных форм обнаруживается поразительное сходство (рис. 13.15). Существенное различие глаза моллюсков и позвоночных - взаимная ориентация светочувствительных рецепторов и волокон зрительного нерва: у моллюсков рецепторы сориентированы в сторону хрусталика и зрачка, а у позвоночных они находятся на задней поверхности сетчатки. Поэтому у позвоночных место выхода зрительного нерва из глазного яблока лишено фоторецепторов и называется слепым пятном, в то время как у моллюсков его нет.

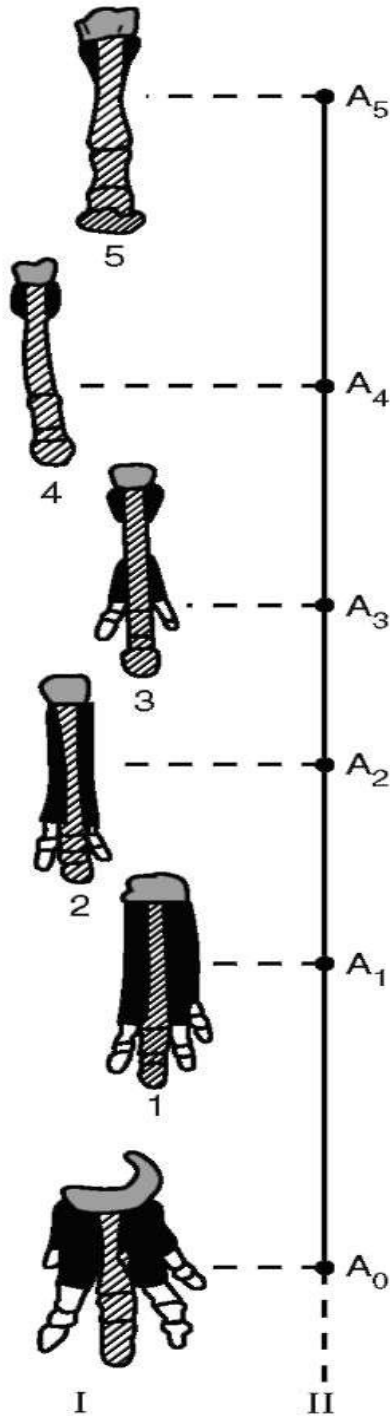


Рис. 13.12. Филетическая эволюция конечности в сем. Лошадиные: I - преобразование скелета конечности; II - схема филетической эволюции: предковая форма

- фенакодус; 1 - эогиппус; 2 - миогиппус; 3 - парагиппус; 4 - плиогип-пус; 5 - лошадь; А - этапы эволюции

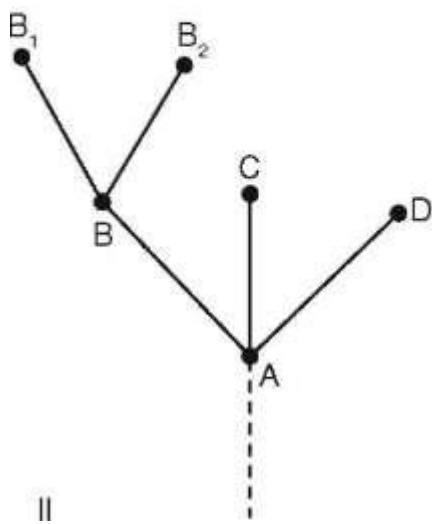
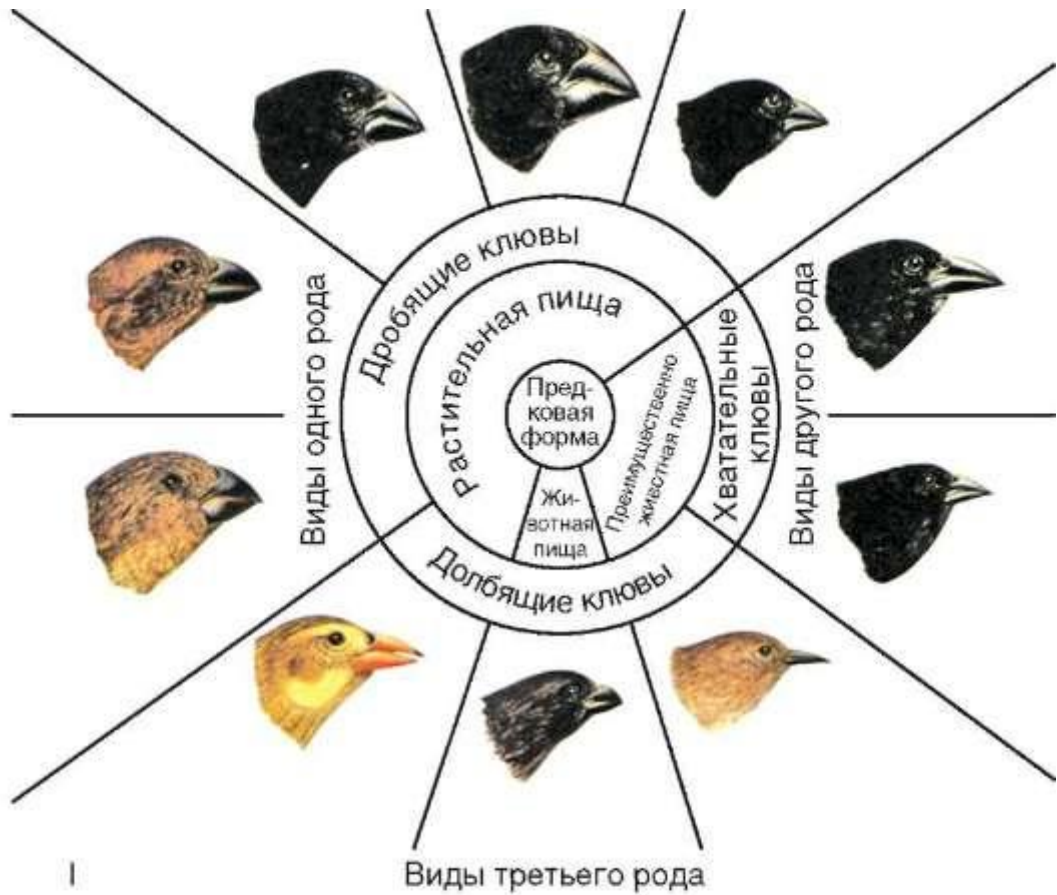


Рис. 13.13. Дивергентная эволюция клювов у вьюрковых птиц: I - возникновение разных видов в процессе изменения типов питания; II - схема дивергентной эволюции: А - D - результаты эволюции

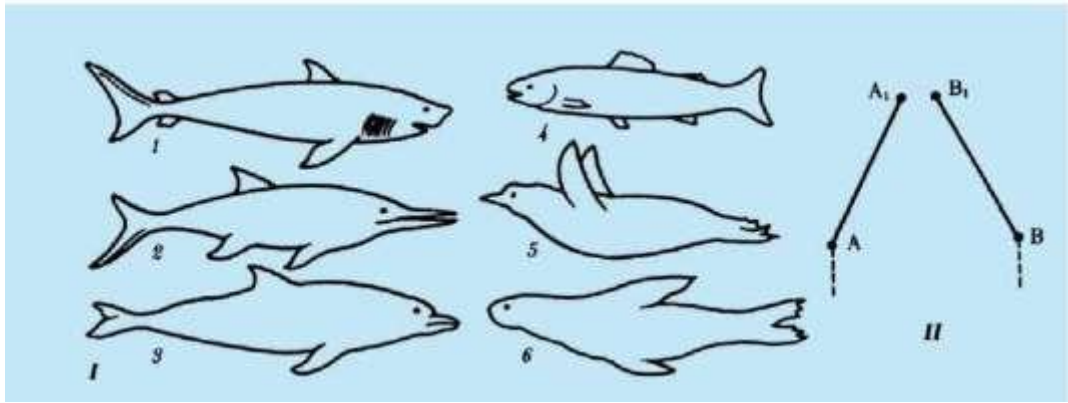


Рис. 13.14. Конвергентная эволюция формы тела позвоночных: I - водные животные разного происхождения: 1 - акула; 2 - ихтиозавр; 3 - дельфин; 4 - костистая рыба; 5 - пингвин; 6 - тюлень; II - схема конвергентной эволюции: А - А<sub>1</sub>, В - В<sub>1</sub> - этапы эволюции

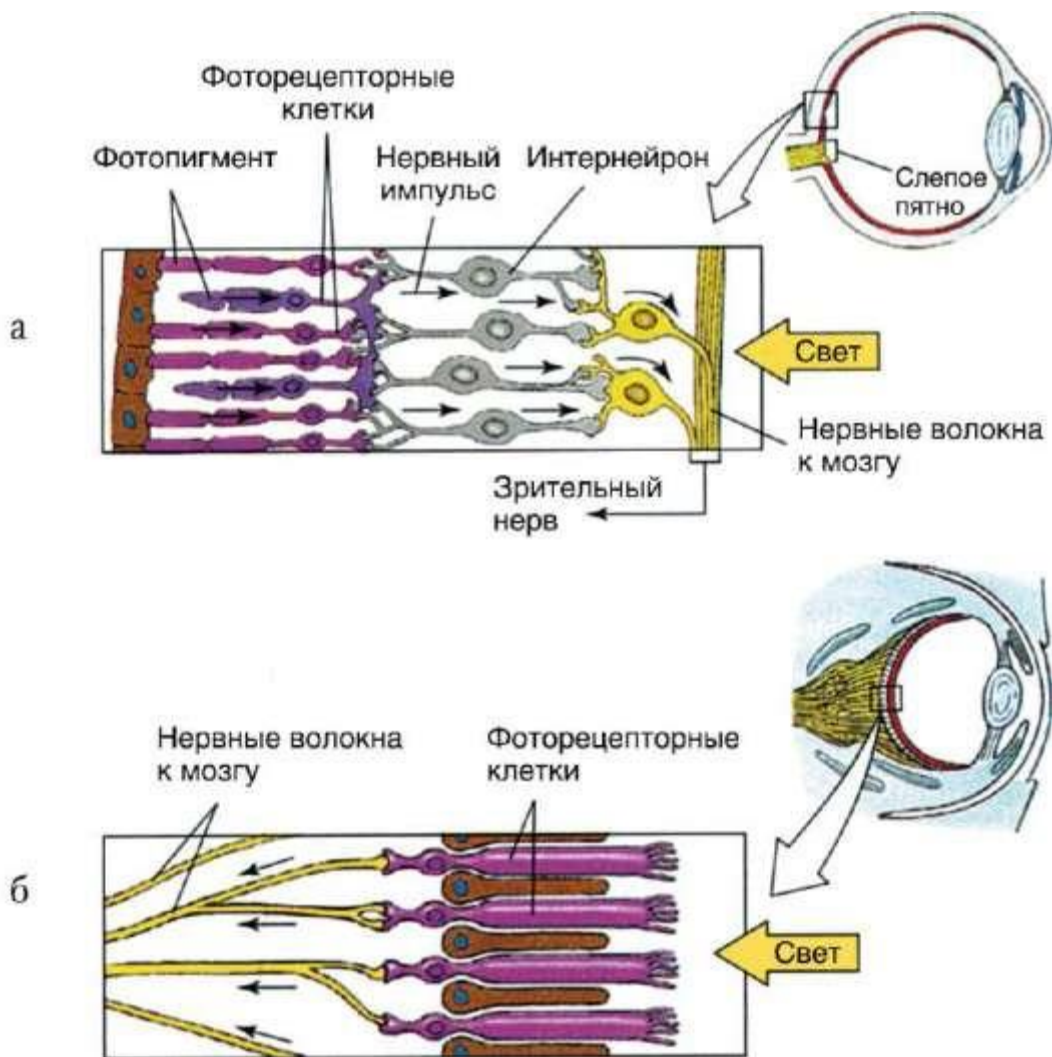


Рис. 13.15. Конвергенция в строении и функционировании глаза у позвоночных (а) и моллюсков (б)

Другая форма соотносительной эволюции - параллелизм - реализуется в двух или нескольких группах, связанных более или менее отдаленным родством, которое основано на дивергенции от общего предка. В связи с общностью части генофондов, унаследованных от предков, у них возникают сходные адаптации в условиях действия факторов отбора в одинаковом направлении. Параллельное филогенетическое развитие двух

родственных групп обеспечивается реализацией закона гомологических рядов (см. п. 13.3.5). Примером параллелизма является эволюция одногорбого и двугорбого верблюдов соответственно в Африке и Центральной Азии, имеющих сходные адаптации к жизни в пустынях.

Параллелизм можно наблюдать и в родственных группах организмов, разобщенных временем. Так, во второй половине кайнозойской эры в семействе кошачьих такой признак, как саблезубость (гипертрофия клыков верхней челюсти), возникал по крайней мере четырежды у представителей четырех разных родов (рис. 13.16).

### 13.1.7. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС И БИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕГРЕСС

Эволюция любого типа - арогенная, аллогенная или идущая по типу морфофизиологического регресса - в целом приводит к всеветному расселению живых организмов разного уровня организации.

Рассматривая эволюцию отдельных таксонов, можно убедиться в том, что некоторые из них находятся в состоянии расцвета, в то время как другие вымирают. Успех группы организмов в эволюционном процессе оценивают как состояние биологического прогресса, критерии которого:

- увеличение количества представителей соответствующей группы;
- расширение ареала распространения;
- активизация видообразования в роде, увеличение количества родов в семействе, семейств в отряде и т.д.

Явление, противоположное биологическому прогрессу, - биологический регресс - свидетельствует об угасании филогенетической группы, ведущем к ее вымиранию. Так же, как и биологический прогресс, состояние регресса может длиться очень долго. Оставшиеся немногочисленные представители некогда биологически прогрессивной группы, найдя соответствующую их организации экологическую нишу, могут продолжать существовать на протяжении сотен миллионов лет. Они называются реликтами, обладают консервативностью организации и крайне медленно эволюционируют. Пример реликта - современная кистеперая рыба латимерия, ближайшие родственники которой жили в девонском периоде более 200 млн лет назад, а также дерево гинкго, непосредственные предки которого существовали на Земле уже в первой половине мезозойской эры.

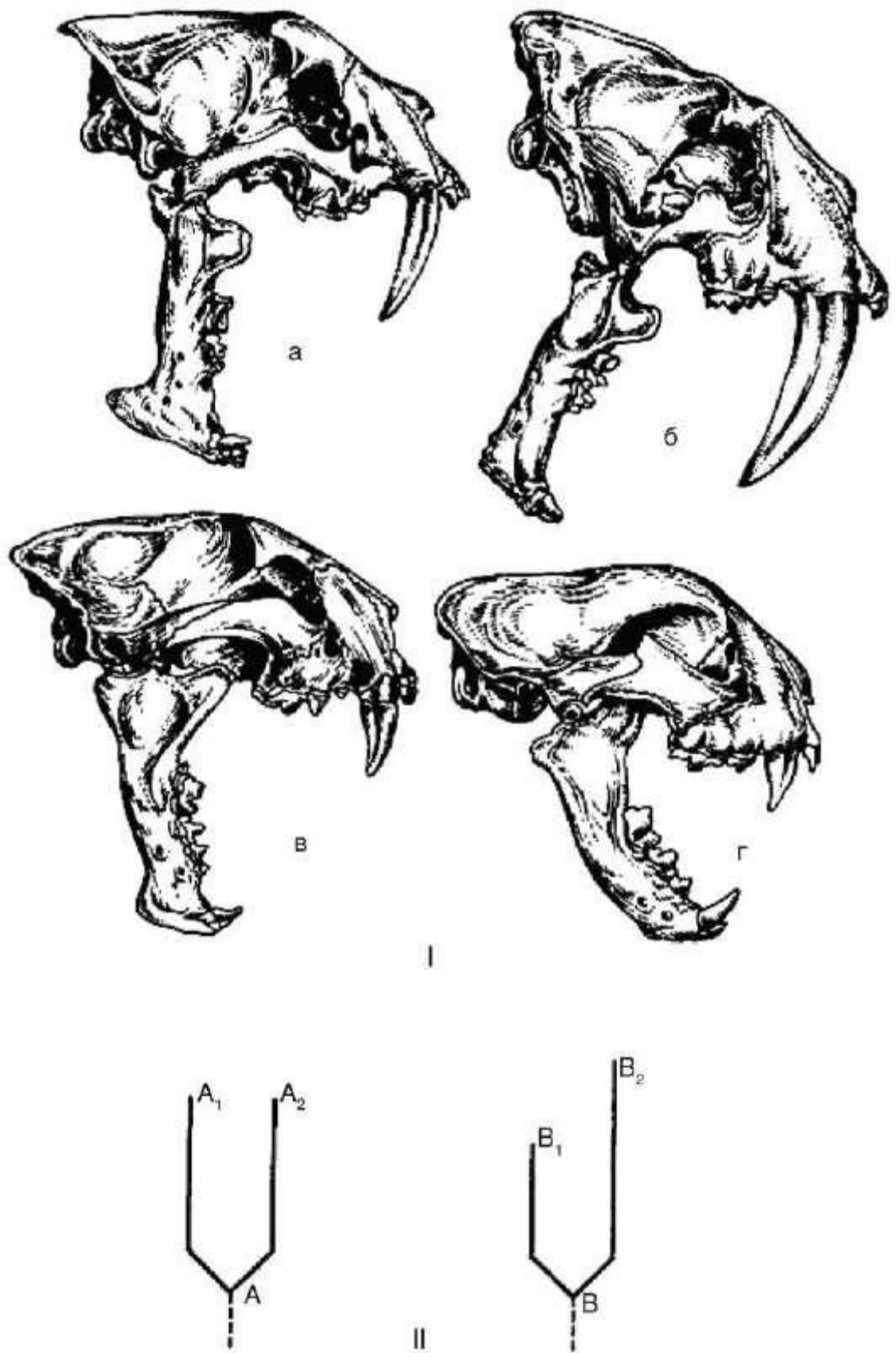


Рис. 13.16. Параллелизм в эволюции саблезубости у кошачьих: I - черепа саблезубых кошек в разные периоды кайнозойской эры: а - махайрод (олигоцен - 37-25 млн лет назад); б - смилодон (миоцен - 25-9 млн лет назад); в - лжесаблезубая кошка (олигоцен - 37-25 млн лет назад); г - саблезубый тигр (плейстоцен - 1,8 млн лет назад); II - схемы параллельной эволюции: А - А<sub>2</sub> - этапы синхронного параллелизма; В - В<sub>2</sub> - этапы асинхронного параллелизма

На протяжении исторического развития одна и та же группа может претерпевать периоды бурного расцвета, стабильного состояния, или стагнации, и упадка. Так, в девонском периоде появились первые земноводные, вставшие на путь арогенной эволюции. Заселив наземную среду обитания, они господствовали на Земле в течение 75 млн лет. На границе палеозойской и мезозойской эр (230 млн лет назад) бурный биологический прогресс претерпевают пресмыкающиеся, быстро вытесняющие земноводных, которые с тех времен и до современного состояния переживают биологический регресс.

Расцвет пресмыкающихся длился до последней трети мезозойской эры, когда (около 65 млн лет назад) он сменился биологическим регрессом, после чего освобождающиеся вымирающими динозаврами экологические ниши стали занимать бурно эволюционирующие млекопитающие и птицы, биологический прогресс которых продолжается до настоящего времени. В то же время такой класс, как костистые рыбы, пройдя период бурного расцвета к началу мезозойской эры и прочно заняв разнообразные места обитания, до настоящего времени находится в состоянии стабильного господства среди позвоночных в водной среде обитания.

Состояние биологического прогресса может быть обусловлено как аро- и аллогенезом, так и морфофизиологическим регрессом.

Действительно, занятие новых экологических ниш как в новых адаптивных зонах, так и в уже освоенных приводит и к активизации размножения, и к расширению ареала, и к усилению видообразования.

#### 13.1.8. ЭМПИРИЧЕСКИЕ ПРАВИЛА ЭВОЛЮЦИИ ГРУПП

Из многочисленных обнаруженных эмпирическим путем правил и закономерностей эволюции групп остановимся на важнейших.

Согласно правилу необратимости эволюции, эволюция является необратимым процессом, и организмы не могут вернуться к прежнему состоянию, уже пройденному их предками ранее. Действительно, каждое эволюционно значимое изменение представляет собой комбинацию многих мутаций и появление новых регуляторных взаимодействий, подхваченных естественным отбором, но возникших случайно и независимо друг от друга. Поэтому понятно, что возвращение генофонда данной группы организмов или даже одного генотипа к состоянию, характерному для предков, статистически практически невероятно.

Так, в процессе эволюции приматов постепенно происходила утрата ими способности ощущать и дифференцировать запахи. Это было связано с тем, что по сравнению с другими млекопитающими приматы используют зрительный, слуховой и осязательный анализаторы существенно интенсивнее и чаще, чем обонятельный. В связи с этим в генах приматов, связанных с развитием и функционированием обонятельных рецепторов и обонятельного центра, произошло накопление бессмысленных мутаций, превративших эти гены в неактивные псевдогены. У человека более 70% генов этой группы представляют собой псевдогены. Естественно, что возвращение такого большого объема генетического материала к исходному состоянию невозможно.

Однако в ряде случаев за счет отдельных обратных мутаций или за счет мутаций регуляторных генов у высокоорганизованных животных возможно повторное возникновение отдельных признаков атавистической природы (см. п. 13.3.4), не меняющих в целом их тип организации.

Правило адаптивной радиации гласит, что в случае возникновения новых сред обитания, в пределах которых условия для жизни организмов оказываются достаточно благоприятными и разнообразными, эволюционный процесс ускоряется и активизируются процессы видообразования таким образом, что у организмов возникают новые идио-адаптации, обеспечивающие их эффективное выживание и дальнейший биологический прогресс. Примеры действия этого правила - возникновение многообразных видов вьюрков на Галапагосском архипелаге, адаптированных к питанию разными продуктами (см. рис. 13.13), а также занятие рыбами семейства карповых разных зон в водоеме: у дна, около поверхности, в средних слоях воды. Недостаток крупных хищных млекопитающих в начале Кайнозойской эры на территории Северной Америки и Евразии привел к тому, что их экологическую нишу заняли сухопутные крокодилы и гигантские нелетающие журавлеподобные птицы (рис. 13.17), в то время как большинство других птиц сохраняли способность к полету и адаптировались к многообразным условиям в разных природно-климатических зонах. Позже они были вытеснены более прогрессивными крупными хищными млекопитающими.



Рис. 13.17. Диатрима - нелетающая журавлеобразная хищная птица

Правило прогрессивной специализации утверждает, что филогенетическая группа, эволюционирующая по пути приспособления к данным конкретным условиям, и в дальнейшем будет продвигаться по пути углубления специализации. Генетические основы этого правила состоят в том, что в процессе направленного естественного отбора в условиях данной адаптивной зоны отсеиваются те гены генофондов популяций, которые не соответствуют ей. В результате возникает ограниченность способности генофондов к изменениям в разных направлениях.

Примером прогрессивной специализации служат морфологические преобразования конечностей в эволюционной ветви лошадей (см. рис. 13.12). При переходе к жизни на открытых пространствах с плотной почвой у предков лошади уменьшается число пальцев до одного, что не позволяет современным лошадям населять другие биотопы. Другой пример - эволюция Юго-Восточноазиатских человекообразных обезьян гиббонов. Специализация их к древесному образу жизни при отсутствии хватательного хвоста, имеющегося, например, у всех американских древесных обезьян, привела к возникновению своеобразного типа движения - брахиации, при котором осуществляются прыжки по веткам в подвешенном состоянии на передних конечностях. Они при этом резко удлинняются, большой палец значительно редуцируется, а рука становится почти неспособной к манипуляциям мелкими предметами. При передвижении по земле руки гиббонов уже не участвуют в локомоции.

Прогрессивная специализация резко уменьшает экологическую пластичность видов и часто становится причиной их вымирания при изменившихся условиях. Уменьшение размеров и упрощение видового состава тропических лесов Индонезии - причина биологического регресса такого высокоорганизованного, но узкоспециализированного вида человекообразных обезьян, как орангутан.

Наиболее ярко выражена прогрессивная специализация в экологической группе паразитических организмов, требующих для своего существования часто абсолютно уникальных условий (см. гл. 18).

Следствие правила прогрессивной специализации - правило происхождения новых групп организмов от малоспециализированных предков. Примеров, иллюстрирующих это правило, много. Действительно, млекопитающие произошли от пресмыкающихся, сохранивших в своей организации некоторые черты земноводных. Прогрессивная линия эволюции приматов, ведущая к человеку, не связана с рамапитеком (специализированной древесной формой), как полагали раньше, а берет начало от неспециализированных африканских приматов, ведущих полуназемный образ жизни (см. п. 15.2 и 15.3). Генетическая основа этого правила - отсутствие жесткого одностороннего отбора генотипов у неспециализированных форм, сохранение в связи с этим их большего разнообразия и, следовательно, их высокой экологической пластичности.

## **13.2. СООТНОШЕНИЕ ОНТО- И ФИЛОГЕНЕЗА**

### **13.2.1. ЗАКОН ЗАРОДЫШЕВОГО СХОДСТВА**

Исследователи начала XIX в. впервые стали обращать внимание на сходство стадий развития эмбрионов высших животных со ступенями усложнения организации, ведущими от низкоорганизованных форм к прогрессивным. Сопоставляя стадии развития зародышей разных видов и классов хордовых, К. Бэр сделал следующие выводы:

- эмбрионы животных одного типа на ранних стадиях развития сходны;
- они последовательно переходят в своем развитии от более общих признаков типа ко все более частным. В последнюю очередь развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определенному роду, виду, и, наконец, индивидуальные черты;
- эмбрионы разных представителей одного типа постепенно обособляются друг от друга (рис. 13.18).

К. Бэр, не будучи эволюционистом, не мог связывать открытые им закономерности индивидуального развития с процессом филогенеза. Поэтому сделанные им обобщения имели значение не более чем эмпирических правил.



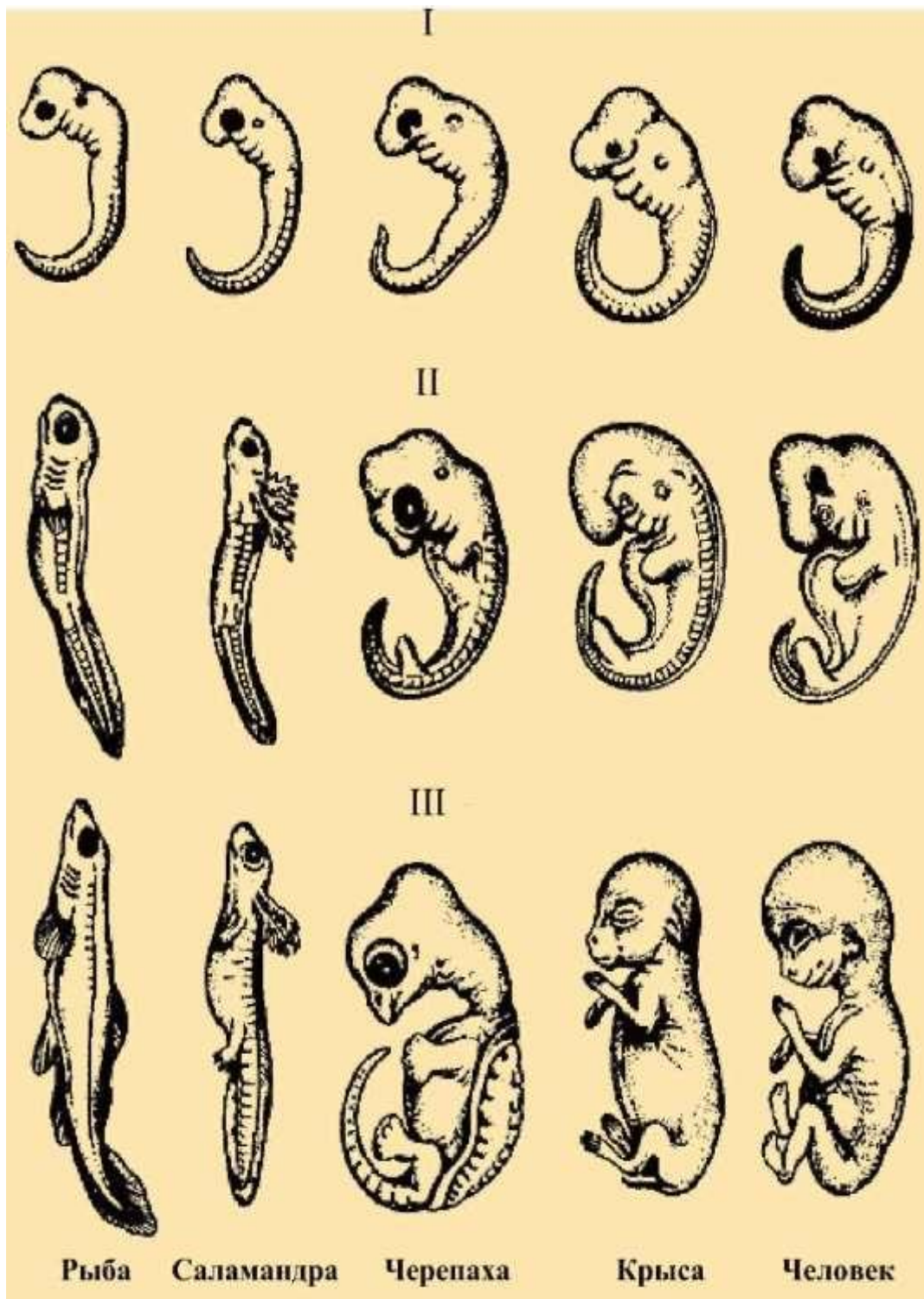


Рис. 13.18. Сходство зародышей разных классов позвоночных на разных этапах онтогенеза

Развитие эволюционной идеи в дальнейшем позволило объяснить сходство ранних зародышей их историческим родством, а приобретение ими все более частных черт с постепенным обособлением друг от друга - действительным обособлением соответствующих классов, отрядов, семейств, родов и видов в процессе эволюции.

Вскоре после открытия закона зародышевого сходства Ч. Дарвин показал, что этот закон свидетельствует об общности происхождения и единства начальных этапов эволюции в пределах типа.

### 13.2.2. ОНТОГЕНЕЗ - ПОВТОРЕНИЕ ФИЛОГЕНЕЗА

Сопоставляя онтогенез ракообразных с морфологией их вымерших предков, Ф. Мюллер сделал вывод о том, что ныне живущие ракообразные в своем развитии повторяют путь, пройденный их предками. Преобразование онтогенеза в эволюции, по мнению Ф. Мюллера, осуществляется благодаря его удлинению за счет добавления к нему дополнительных стадий или надставок. На основе этих наблюдений, а также изучения развития хордовых Э. Геккель (1866) сформулировал основной биогенетический закон, в соответствии с которым онтогенез представляет собой краткое и быстрое повторение филогенеза.

Повторение структур, характерных для предков, в эмбриогенезе потомков названо рекапитуляциями. Рекапитулируют не только морфологические признаки - хорда, закладки жаберных щелей и жаберных дуг у всех хордовых, но и особенности биохимической организации и физиологии. Так, в эволюции позвоночных происходит постепенная утрата ферментов, необходимых для распада мочевого кислоты - продукта метаболизма пуринов. У большинства беспозвоночных конечный продукт распада мочевого кислоты - аммиак, у земноводных и рыб - мочевины, у многих пресмыкающихся - аллантоин, а у некоторых млекопитающих мочевины вообще не выделяется и выделяется с мочой. В эмбриогенезе млекопитающих и человека отмечены биохимические и физиологические рекапитуляции: выделение ранними зародышами аммиака, позже мочевины, затем аллантоина, а на последних стадиях развития - мочевого кислоты.

Однако в онтогенезе высокоорганизованных организмов не всегда наблюдается строгое повторение стадий исторического развития, как это следует из биогенетического закона. Так, зародыш человека никогда не повторяет взрослых стадий рыб, земноводных, пресмыкающихся и млекопитающих, а сходен по ряду черт лишь с их зародышами.

Ранние стадии развития сохраняют наибольшую консервативность, благодаря чему рекапитулируют более полно, чем поздние. Это связано с тем, что одним из наиболее важных механизмов интеграции ранних этапов эмбриогенеза является эмбриональная индукция, а структуры зародыша, формирующиеся в первую очередь, такие, как хорда, нервная трубка, глотка, кишка и сомиты, представляют собой организационные центры зародыша, от которых зависит весь ход развития.

Генетическая основа рекапитуляции заключена в единстве механизмов генетического контроля развития, сохраняющемся на базе общих генов регуляции онтогенеза, которые достаются родственным группам организмов от общих предков.

### 13.2.3. ВИДОИЗМЕНЕНИЯ ПЕРИОДОВ ОНТОГЕНЕЗА, ИМЕЮЩИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Новые направления эволюционных преобразований обычно возникают на эмбриональных стадиях развития организмов, а их адаптивное значение проявляется позже, в процессе естественного отбора юве-нильных и взрослых форм. В связи с этим выделяют несколько видов эволюционных преобразований раннего онтогенеза, влияющих на ход дальнейшей эволюции филогенетических групп и обеспечивающих их дальнейшее существование.

В эмбриональном периоде ряда позвоночных существует диапауза, т.е. остановка развития на более или менее продолжительный период. Она имеет приспособительное значение. Так, у сумчатых и грызунов развитие эмбрионов останавливается в случае совпадения по времени развития нового потомства со вскармливанием самкой предыдущего помета. Это лактационная пауза, продолжающаяся обычно несколько суток. В других отрядах млекопитающих наблюдаются длительные, до 7 мес, обязательные

диапаузы. К примеру, у соболя оплодотворение происходит в июле. Оплодотворенное яйцо дробится, процесс развития доходит до стадии бластоцисты и тормозится. Имплантация и дальнейшее развитие начинаются только в марте. Описанная диапауза возникла в эволюции названного вида животных путем отбора на рождение потомства в сезон, наиболее благоприятный для вскармливания.

Деэмбрионизация. Под этим термином понимают сильное укорочение собственно эмбрионального периода, протекающего под оболочками яйца. Деэмбрионизация, наблюдающаяся у плацентарных млекопитающих, сочетается с резким уменьшением количества желтка в их яйцеклетках и установлением связи зародыша с материнским организмом через плаценту.

Эмбрионизация заключается в удлинении времени защищенности зародыша от внешней среды благодаря зародышевым оболочкам и материнскому организму. Зародыш в это время проходит периоды, соответствующие собственно эмбриональному и личиночному. Развивающийся организм защищен до момента формирования ювенильной стадии. После рождения не происходит существенной перестройки организма, и развитие идет прямое, т.е. без метаморфоза.

Эмбрионизация развития особенно проявилась в процессе эволюции наземных позвоночных. Уже у многих земноводных, например у рогатой лягушки Соломоновых островов, все развитие происходит под яйцевыми оболочками, из которых вылупляется уже претерпевшее метаморфоз животное. Полная эмбрионизация имеет место у пресмыкающихся и птиц в связи с переходом их к наземному существованию. Особое изменение эмбрионального и личиночного периодов произошло у плацентарных млекопитающих. Наряду с деэмбрионизацией, о чем говорилось выше, у них произошла максимальная эмбрионизация, но не под оболочками яйца, а внутриутробно. Период свободного личиночного развития полностью исчез.

Проходящие под яйцевыми оболочками или внутриутробно пред-плодный и плодный периоды развития вместе равнозначны личиночному периоду. Они следуют непосредственно за эмбриональным периодом, включают средние и более поздние фазы морфогенеза, характеризуются наличием провизорных органов, переходом к активному питанию, началом функционирования органов чувств (слуха, вкуса и др.).

К провизорным органам у млекопитающих относят зародышевые оболочки, некоторые отделы кровеносной системы, временные структуры кожного покрова. У яйцекладущих и сумчатых млекопитающих зародыш на предплодных этапах уже переходит к питанию молоком матери, а у птиц и плацентарных млекопитающих - заглатывает амнио-тическую жидкость. Начало функционирования органа слуха описано у зародышей страуса эму и многих видов других птиц, которые энергично реагируют на крик взрослых птиц уже на последней четверти инкубационного периода.

Период метаморфоза у наземных позвоночных соответственно упрощается, так как плод в значительной степени похож на взрослую особь. Однако отбрасывание зародышевых оболочек, открытие эмбриональных зарощений, изменения в органах дыхания, кровообращения и в коже в момент родов и в первую неделю после родов представляют собой перестройки, соответствующие метаморфозу.

Неотения. Это выпадение ювенильного и взрослого периодов развития. В эволюции многих групп позвоночных наблюдается тенденция к более раннему достижению половой зрелости. Наиболее ярко эта тенденция выражена у хвостатых земноводных. Так, в семействе *Ambistomatidae* личинки (аксолотли) приобрели возможность размножаться до наступления периода метаморфоза и перехода на взрослую стадию, однако при этом способности превращаться во взрослую форму они полностью не потеряли.

Известны популяции таких животных, в которых сосуществуют неотенические и взрослые формы. Это частичная неотения, встречающаяся, например, у ряда видов тех же хвостатых земноводных, в естественных популяциях которых размножаться половым путем способны как взрослые особи, так и личинки поздних стадий развития. При полной неотении ювенильный и взрослый периоды выпадают полностью и о его существовании у предков судят только по близкородственным видам.

В ряде случаев у взрослых форм организмов на протяжении всей жизни сохраняются черты, характерные для зародышевых или личиночных стадий развития. Это явление носит название педоморфоз. Так, в строении кожных покровов многих видов земноводных, обитающих исключительно в водной среде, обнаруживается выраженное сходство с кожей личинок, а не взрослых форм родственных видов, ведущих наземный образ жизни.

Педогенез - направление эволюции, представляющее собой способность к половому размножению организмов, находящихся на ранних стадиях развития и наиболее характерное для представителей класса Сосальщикои. Это дает им возможность резко повысить потенциал размножения и эффективно расселяться в среде обитания на личиночных стадиях (см. п. 20.1.1).

Полиэмбриония - образование однояйцовых близнецов, то есть нескольких эмбрионов из одной оплодотворенной яйцеклетки на стадии дробления. Это явление довольно широко распространено в природе, нередко встречается и у человека, но наиболее характерно для ряда групп насекомых, а среди млекопитающих является правилом при размножении девятипоясных броненосцев, у самок которых в период размножения обычно созревает и оплодотворяется только одна яйцеклетка. Образовавшаяся зигота на стадии дробления многократно делится, и каждая дочерняя клетка образует одного зародыша. Описаны случаи рождения таким образом двенадцати однояйцовых близнецов.

Нередко прогрессивное направление эволюции группы организмов может быть связано с сохранением у взрослых особей ряда черт, характерных для плодного периода развития. Это явление носит название фетали-зация. Пример - пропорции частей тела взрослого человека и особенности строения его кожных покровов, которые близки к соответствующим особенностям плодного периода жизни его ближайших родственников из отряда Приматы. То же касается и более слабого по сравнению с предками оволосения кожи взрослого человека, связанного с задержкой закладки большей части волосяных фолликулов в коже плода.

Некоторые ученые полагают, что на основе преобразования личиночных стадий мог возникнуть ряд крупных таксонов. Считается, что неотения и фетализация могли быть одним из основных событий в эволюции раннего онтогенеза человека.

#### 13.2.4. ОНТОГЕНЕЗ - ОСНОВА ФИЛОГЕНЕЗА

Опираясь только на основной биогенетический закон, невозможно объяснить процесс эволюции: бесконечное повторение пройденного само по себе не рождает нового. Так как жизнь существует на Земле благодаря смене поколений конкретных организмов, эволюция ее протекает благодаря изменениям, происходящим в их онтогенезах. Эти изменения сводятся к тому, что конкретные онтогенезы отклоняются от пути, проложенного предковыми формами, и приобретают новые черты.

К таким отклонениям относятся, например, ценогенезы - приспособления, возникающие у зародышей или личинок и адаптирующие их к особенностям среды обитания. У взрослых организмов ценогенезы не сохраняются. Примерами ценогенезов являются роговые образования во рту личинок бесхвостых земноводных, облегчающие им

питание растительной пищей. В процессе метаморфоза у лягушонка они исчезают, и пищеварительная система перестраивается для питания насекомыми и червями. К ценогенезам у амниот относят зародышевые оболочки, желточный мешок и аллантаоис, а у плацентарных млекопитающих и человека - еще и плаценту с пуповиной.

Ценогенезы, проявляясь только на ранних стадиях онтогенеза, не изменяют типа организации взрослого организма, но обеспечивают более высокую вероятность выживания потомства. Они могут сопровождаться при этом уменьшением плодовитости и удлинением зародышевого или личиночного периода, благодаря чему организм в постэмбриональном или постличиночном периоде развития оказывается более зрелым и активным. Возникнув и оказавшись полезными, ценогенезы будут воспроизводиться в последующих поколениях. Так, амнион, появившийся впервые у предков пресмыкающихся в каменноугольном периоде палеозойской эры, воспроизводится у всех позвоночных, развивающихся на суше, как у яйцекладущих - пресмыкающихся и птиц, так и у плацентарных млекопитающих.

Другой тип филогенетически значимых преобразований филогенеза - филэмбриогенезы. Они представляют собой отклонения от онтогенеза, характерного для предков, проявляющиеся в эмбриогенезе, но имеющие адаптивное значение у взрослых форм. Так, закладки волосяного покрова появляются у млекопитающих на очень ранних стадиях эмбрионального развития, но сам волосяной покров имеет значение только у взрослых организмов.

Такие изменения онтогенеза, будучи полезными, закрепляются естественным отбором и воспроизводятся в последующих поколениях. В основе этих изменений лежат те же механизмы, что и в основе врожденных пороков развития: нарушение (изменение режима) пролиферации клеток, их перемещения, адгезии, гибели или дифференцировки (см. п. 8.2 и 9.3). Однако от пороков их так же, как и ценогенезы, отличает адаптивная ценность, т.е. полезность и закрепленность естественным отбором в филогенезе.

В зависимости от того, на каких этапах эмбриогенеза и морфогенеза конкретных структур возникают изменения развития, имеющие значение филэмбриогенезов, различают три их типа.

1. Анаболии, или надставки, возникают после того, как орган практически завершил свое развитие, и выражаются в добавлении дополнительных стадий, изменяющих конечный результат. К ана-болиям относят такие явления, как приобретение специфической формы тела камбалой лишь после того, как из икринки вылупляется малек, неотличимый от других рыб, а также появление изгибов позвоночника, сращение швов в мозговом черепе, окончательное перераспределение кровеносных сосудов в организме млекопитающих, в том числе человека.

2. Девиации - уклонения, возникающие в процессе морфогенеза органа. Примером может быть развитие сердца в онтогенезе млекопитающих, у которых оно рекапитулирует стадию трубки, двухкамерное и трехкамерное строение, но стадия формирования неполной перегородки, характерной для пресмыкающихся, вытесняется развитием перегородки, построенной и расположенной иначе и характерной только для млекопитающих (см. п. 14.4). В развитии легких у млекопитающих также обнаруживается рекапитуляция ранних стадий предков, позднее морфогенез идет по-новому (см. п. 14.3.4).

3. Архаллакисы - изменения, обнаруживающиеся на уровне зачатков и выражающиеся в нарушении их расчленения, ранних дифференцировок или в появлении принципиально новых закладок. Классический пример архаллакиса - развитие волос у млекопитающих, закладка которых происходит на очень ранних стадиях развития и с самого начала отличается от закладок других придатков кожи позвоночных (см. п. 14.1). По типу архаллакиса возникают хорда у примитивных бесчерепных, хрящевой

позвоночник у хрящевых рыб (см. п. 14.2.1.1), развиваются нефроны вторичной почки у пресмыкающихся, а также образуется нервный гребень в ходе нейруляции позвоночных (см. п. 14.5.1). Ясно, что при эволюции за счет анаболии в онтогенезах потомков полностью реализуется основной биогенетический закон, т.е. происходят рекапитуляции всех предковых стадий развития. При девиациях ранние предковые стадии рекапитулируют, а более поздние заменяются развитием в новом направлении. Архаллакисы полностью не допускают рекапитуляции в развитии данных структур, изменяя сами их зачатки.

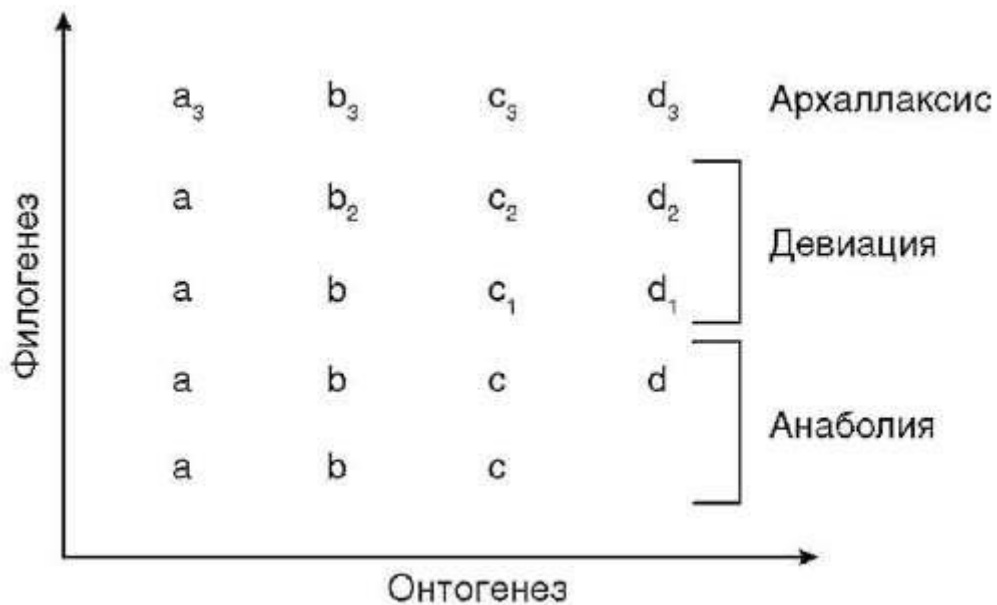


Рис. 13.19. Преобразования онто- и филогенеза в связи с возникающими филэмбриогенезами. Буквами обозначены этапы онтогенеза, цифрами - филэмбриологические преобразования

Если сопоставить схему возникновения филэмбриогенезов с таблицей К. Бэра (см. рис. 13.18), иллюстрирующей закон зародышевого сходства, то станет понятно, что Бэр уже был очень близок к открытию филэмбриогенезов, но отсутствие эволюционной идеи в его рассуждениях не позволило более чем на 100 лет опередить научную мысль.

В эволюции онтогенеза наиболее часто встречаются анаболии как филэмбриогенезы, лишь в малой степени изменяющие целостный процесс развития. Девиации как нарушения морфогенетического процесса в эмбриогенезе часто отмечаются естественным отбором и встречаются поэтому значительно реже. Наиболее редко в эволюции проявляются архаллакисы в связи с тем, что они изменяют весь ход эмбриогенеза, и если такие изменения затрагивают зачатки жизненно важных органов или органов, имеющих значение эмбриональных организационных центров (см. п. 8.2.6), то часто они оказываются несовместимыми с жизнью.

В одной и той же филогенетической группе эволюция в разных системах органов может происходить за счет разных филэмбриогенезов. Так, в онтогенезе млекопитающих прослеживаются все этапы развития осевого скелета в подтипе позвоночных (анаболии), в развитии сердца рекапитулируют лишь ранние стадии (девиация), а в развитии придатков кожи рекапитуляции вообще отсутствуют (архаллакис). Знание типов филэмбриогенезов в эволюции систем органов хордовых необходимо врачу для прогнозирования возможности возникновения у плодов и новорожденных врожденных пороков развития атавистической природы (см. п. 13.3.4). Действительно, если в системе органов, эволюционирующей путем анаболии и девиаций, возможны атавистические пороки развития за счет рекапитуляции предковых состояний, то в случае архаллакисов это исключается полностью.

Кроме ценогенезов и филэмбриогенезов в эволюции онтогенеза могут обнаруживаться еще и отклонения времени закладки органов - гетерохронии и места их развития - гетеротопии. Как первые, так и вторые приводят к изменению взаимного соответствия развивающихся структур и проходят жесткий контроль естественного отбора. Сохраняются лишь те гетерохронии и гетеротопии, которые оказываются полезными. Примерами таких адаптивных гетерохроний являются сдвиги во времени закладок наиболее жизненно важных органов в группах, эволюционирующих по типу арогенеза. Так, у млекопитающих дифференцировка переднего мозга существенно опережает развитие других его отделов, а у человека по сравнению с его современными ближайшими родственниками рост мозгового черепа происходит значительно быстрее развития челюстного аппарата. Не менее важны гетерохронии и при адаптивном типе эволюции (аллогенез). Они часто встречаются при видообразовании за счет дивергенции видов, адаптирующихся к обитанию в разных условиях. Так, два вида близкородственных парнокопытных - жираф и окапи (рис. 13-20, а), живущие соответственно в сухих саваннах и влажных лесах тропической Африки, характеризуются разной скоростью роста шейного отдела позвоночника и конечностей. Растущая быстрыми темпами в эмбриональном и раннем постэмбриональном периодах шея жирафа дает возможность животному питаться листьями деревьев, недоступными другим растительноядным млекопитающим саванны, в то время как в густых тропических лесах нет необходимости иметь длинную шею для питания зеленой массой растений. Гетерохронии нередко сопровождают освоение отдельными видами или группами организмов принципиально новых условий обитания и образа жизни. Примером служат закладки и развитие парных конечностей в эмбриогенезе нелетающих птиц и летающих млекопитающих (рис. 13.20, б). На рисунке изображены три последовательных стадии развития новозеландской птицы киви и одного из видов летучих мышей. Отчетливо видно, что более важные органы у каждого из этих видов закладываются раньше и развиваются с большей скоростью. По завершении эмбриогенеза и раннего постнатального развития особи обоих видов оказываются адекватно адаптированными к соответствующим средам обитания. Кроме ценогенезов и филэмбриогенезов в эволюции онтогенеза могут обнаруживаться еще и отклонения времени закладки органов - гетерохронии и места их развития - гетеротопии. Как первые, так и вторые приводят к изменению взаимного соответствия развивающихся структур и проходят жесткий контроль естественного отбора. Сохраняются лишь те гетерохронии и гетеротопии, которые оказываются полезными. Примерами таких адаптивных гетерохроний являются сдвиги во времени закладок наиболее жизненно важных органов в группах, эволюционирующих по типу арогенеза. Так, у млекопитающих дифференцировка переднего мозга существенно опережает развитие других его отделов, а у человека по сравнению с его современными ближайшими родственниками рост мозгового черепа происходит значительно быстрее развития челюстного аппарата. Не менее важны гетерохронии и при адаптивном типе эволюции (аллогенез). Они часто встречаются при видообразовании за счет дивергенции видов, адаптирующихся к обитанию в разных условиях. Так, два вида близкородственных парнокопытных - жираф и окапи (рис. 13-20, а), живущие соответственно в сухих саваннах и влажных лесах тропической Африки, характеризуются разной скоростью роста шейного отдела позвоночника и конечностей. Растущая быстрыми темпами в эмбриональном и раннем постэмбриональном периодах шея жирафа дает возможность животному питаться листьями деревьев, недоступными другим растительноядным млекопитающим саванны, в то время как в густых тропических лесах нет необходимости иметь длинную шею для питания зеленой массой растений. Гетерохронии нередко сопровождают освоение отдельными видами или группами организмов принципиально новых условий обитания и образа жизни. Примером служат закладки и развитие парных конечностей в эмбриогенезе нелетающих птиц и летающих млекопитающих (рис. 13.20, б). На рисунке изображены три последовательных стадии развития новозеландской птицы

киви и одного из видов летучих мышей. Отчетливо видно, что более важные органы у каждого из этих видов закладываются раньше и развиваются с большей скоростью. По завершении эмбриогенеза и раннего постнатального развития особи обоих видов оказываются адекватно адаптированными к соответствующим средам обитания.

Гетеротопии приводят к формированию новых пространственных и функциональных связей между органами, обеспечивая в дальнейшем их совместную эволюцию. Так, сердце, располагающееся у рыб под глоткой, обеспечивает эффективное поступление крови в жаберные артерии для газообмена. Перемещаясь в загрудинную область у наземных позвоночных, оно развивается и функционирует уже в едином комплексе с новыми органами дыхания - легкими, выполняя и здесь в первую очередь функцию доставки крови к дыхательной системе для газообмена. Гетеротопии часто сопутствуют гетерохрониям. Действительно, ускоренный рост шейных позвонков у жирафа сопровождается перемещением сердца, закладывающегося в окологлоточной области, как и у всех позвоночных, в загрудинное пространство.

Гетерохронии и гетеротопии в зависимости от того, на каких стадиях эмбриогенеза и морфогенеза органов они проявляются, могут быть расценены как филэмбриогенезы разных типов. Так, перемещение зачатков головного мозга, приводящее к его изгибу, характерному для амниот и проявляющееся на начальных этапах его дифференцировки, является архаллаксом, а гетеротопия семенника у большинства млекопитающих и человека из брюшной полости через паховый канал в мошонку, наблюдающаяся в конце эмбриогенеза после окончательного его формирования, - типичная анаболия.



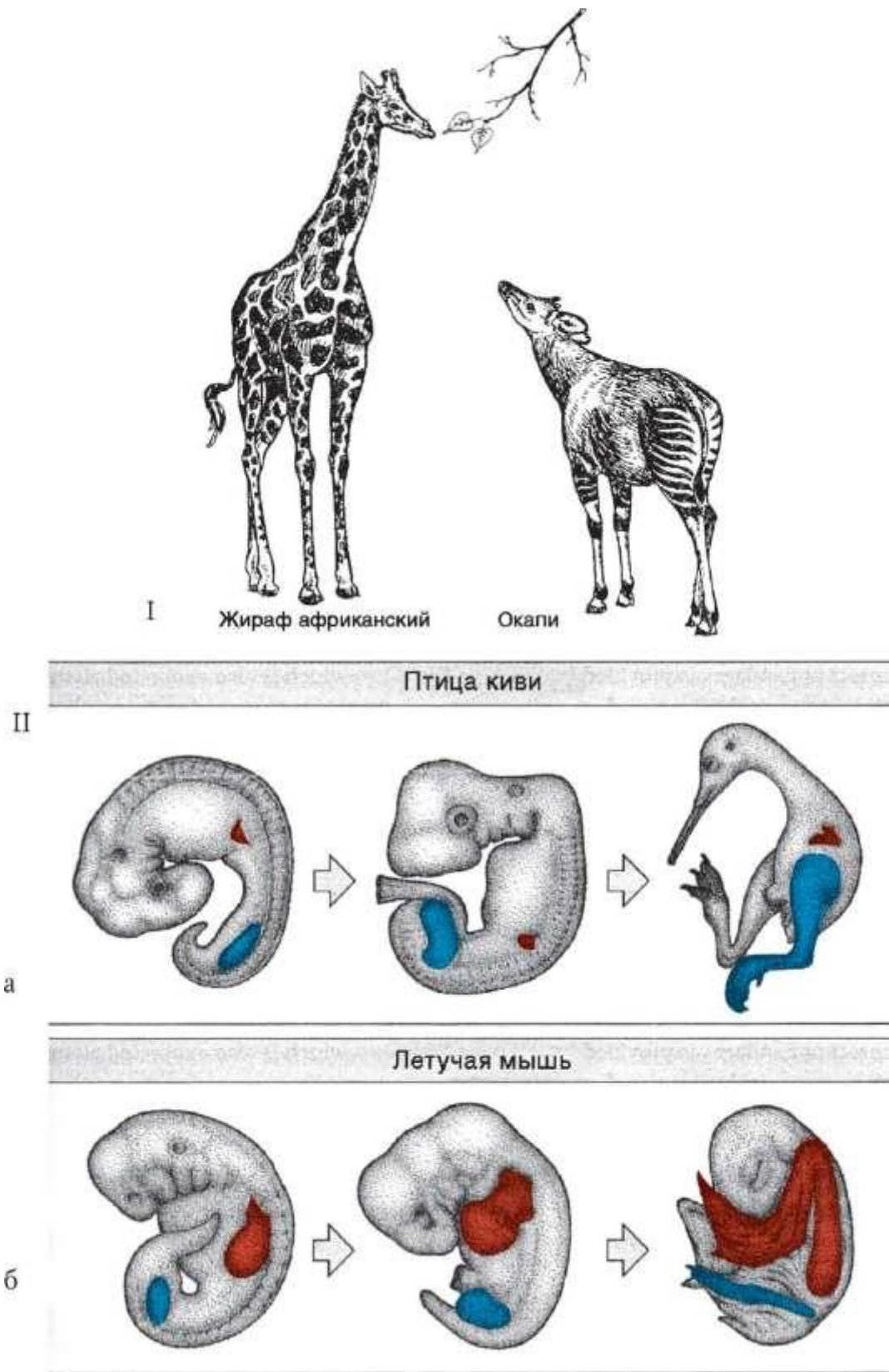


Рис. 13.20. Аллометрический рост и гетерохронии в эволюционном процессе. I - разные пропорции тела у двух родственных видов жираф; II - формирование различий в пропорциях растущих конечностей у бескрылой птицы киви (*Apteryx australis*) (а) и летучей мыши (*Rousettus amplexicaudatus*) (б)

Иногда процессы гетеротопии, одинаковые по результатам, могут быть филэмбриогенезами разных типов. Например, у различных классов позвоночных очень

часто встречается перемещение поясов конечностей. У многих групп рыб, ведущих придонный образ жизни, брюшные плавники (задние конечности) располагаются впереди от грудных, а у млекопитающих и человека плечевой пояс и передние конечности в дефинитивном состоянии находятся значительно каудальнее места их первоначальной закладки. В связи с этим иннервация плечевого пояса у них осуществляется нервами, связанными не с грудными, а с шейными сегментами спинного мозга. У упомянутых выше рыб брюшные плавники иннервируются нервами не задних туловищных, а передних сегментов, расположенных впереди от центров иннервации грудных плавников. Это свидетельствует о гетеротопии закладки плавников уже на стадии самых ранних зачатков, в то время как перемещение переднего пояса конечностей у человека происходит на более поздних этапах, когда иннервация их уже полностью осуществлена. Очевидно, в первом случае гетеротопия представляет собой архаллаксис, в то время как во втором - анаболию.

Ценогенезы, филэмбриогенезы, а также гетеротопии и гетерохронии, оказавшись полезными, закрепляются в потомстве и воспроизводятся в последующих поколениях до тех пор, пока новые адаптивные изменения онтогенеза не вытеснят их, заменив собой. Благодаря этому онтогенез не только кратко повторяет эволюционный путь, пройденный предками, но и прокладывает новые направления филогенеза в будущем.

### **13.3. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР**

Организм, или особь, - отдельное живое существо, в процессе онтогенеза проявляющее все свойства живого. Постоянное взаимодействие особи с окружающей средой в виде организованных потоков энергии и вещества поддерживает ее целостность и развитие. В структурном отношении организм представляет собой интегрированную генотипом и эпигенетическими механизмами иерархическую систему, построенную из клеток, тканей, органов и систем, обеспечивающих его жизнедеятельность. Общие принципы эволюционных преобразований биологических структур от генов, клеток, тканей до органов, систем жизнеобеспечения и организма в целом едины. Подробнее остановимся на органах и системах жизнеобеспечения.

Органом называют исторически сложившуюся специализированную систему тканей, характеризующуюся отграниченностью, постоянством формы, локализацией, внутренней конструкции путей кровообращения и иннервации, развитием в онтогенезе и специфическими функциями. Строение органов часто очень сложно. Большинство из них полифункционально, т.е. выполняет одновременно несколько функций. В то же время в реализации какой-либо сложной функции могут участвовать различные органы.

Группу сходных по происхождению органов, объединяющихся для выполнения сложной функции, называют системой (кровеносная, выделительная и др.).

Если одну и ту же функцию выполняет группа органов разного происхождения, ее называют аппаратом. Примером служит дыхательный аппарат, состоящий как из органов собственно дыхания, так и из элементов скелета и мышечной системы, обеспечивающих дыхательные движения.

В процессе онтогенеза происходит развитие, а часто и замена одних органов другими. Органы зрелого организма называют дефинитивными; органы, развивающиеся и функционирующие только в зародышевом или личиночном развитии, - провизорными. Примеры провизорных органов: жабры личинок земноводных, первичная почка и зародышевые оболочки высших позвоночных животных (амниот).

В историческом развитии преобразования органов могут иметь прогрессивный или регрессивный характер. В первом случае органы увеличиваются в размерах и становятся

более сложными по своему строению, во втором - уменьшаются в размерах, а их строение упрощается.

Если у двух организмов, находящихся на разных уровнях организации, обнаруживаются органы, которые построены по единому плану, расположены в одинаковом месте и развиваются сходным образом из одинаковых эмбриональных зачатков, то это свидетельствует о родстве данных организмов. Такие органы называют гомологичными. Гомологичные органы часто выполняют одну и ту же функцию (например, сердце рыбы, земноводного, пресмыкающегося и млекопитающего), но в процессе эволюции функции могут и меняться (например, передних конечностей рыб и земноводных, пресмыкающихся и птиц).

При обитании неродственных организмов в одинаковых средах у них могут возникать сходные приспособления, которые проявляются в возникновении аналогичных органов. Аналогичные органы выполняют одинаковые функции, строение же их, местоположение и развитие резко различны. Примерами таких органов являются крылья насекомых и птиц, конечности и челюстной аппарат членистоногих и позвоночных.

Строение органов строго соответствует выполняемым ими функциям. При этом в исторических преобразованиях органов изменение функций непременно сопровождается и изменением морфологических характеристик органа.

### 13.3.1. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ИНТЕГРАЦИЯ В ЭВОЛЮЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР

Основной принцип эволюции биологических структур - принцип дифференциации. Дифференциация представляет собой разделение однородной структуры на обособленные части, которые в силу различного положения, связей с другими органами и различных функций приобретают специфическое строение. Таким образом, усложнение структуры всегда связано с усложнением функций и специализацией отдельных частей. Дифференцированная структура выполняет несколько функций, и строение ее сложно.

Примером филогенетической дифференциации может быть эволюция кровеносной системы в типе хордовых. Так, у представителей подтипа бесчерепных она построена очень просто: один круг кровообращения, отсутствие сердца и капилляров в системе жаберных артерий.

В надклассе рыб имеются двухкамерное сердце и жаберные капилляры. У земноводных впервые появляется разделение кровеносной системы на два круга кровообращения, а сердце становится трехкамерным. Максимальная дифференциация характерна для кровеносной системы млекопитающих, сердце которых четырехкамерное, а в сосудах достигается полное разобщение венозного и артериального кровотоков.

Отдельные части дифференцирующейся, ранее однородной структуры, специализируясь на выполнении одной функции, становятся функционально все более зависимыми от других частей данной структуры и от организма в целом. Такое функциональное соподчинение отдельных компонентов системы в целостном организме называют интеграцией.

Четырехкамерное сердце млекопитающих представляет собой пример высокоинтегрированной структуры: каждый отдел выполняет лишь свою специальную функцию, не имеющую никакого смысла в отрыве от функций других отделов. Поэтому сердце снабжено автономной системой функциональной регуляции в виде парасимпатического атриовентрикулярного нервного узла и при этом строго подчинено ней-рогуморальной системе регуляции организма в целом.

Таким образом, одновременно с дифференциацией наблюдается и подчинение частей целостной системе организма, т.е. процесс интеграции.

### 13.3.2. ЗАКОНОМЕРНОСТИ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ОРГАНОВ

В основе филогенетических преобразований органов лежит их полифункциональность и способность к количественным изменениям функций. Практически все органы выполняют не одну, а несколько функций, причем среди них всегда выделяется главная, а остальные второстепенны. Строение такого полифункционального органа обязательно соответствует главной функции. Так, рука человека может использоваться для лазания по деревьям, плавания, даже хождения. Но основной ее функцией является трудовая деятельность. В связи с этим и строение руки в максимальной степени соответствует функции труда.

Один из основных принципов эволюции органов - принцип расширения и смены функций. Расширение функций сопровождается обычно прогрессивное развитие органа, который по мере дифференциации выполняет все новые функции. Так, парные плавники рыб, возникшие как пассивные органы, поддерживающие тело в воде в горизонтальном положении, с приобретением собственной мускулатуры и прогрессивным расчленением становятся еще и активными рулями глубины и поступательного движения. У придонных рыб они обеспечивают также их передвижение по дну. С переходом позвоночных на сушу к перечисленным функциям конечностей добавились хождение по земле, лазание, бегание и др.

Расширение функций сопровождается специализацией, благодаря которой главной функцией становится, та, которая ранее была второстепенной. Бывшая главная функция преобразуется во второстепенную и может впоследствии даже исчезнуть. Орган при этом меняется таким образом, что его строение становится максимально соответствующим выполнению главной функции. Так, переход предков ластоногих и китообразных к водному образу жизни привел к преобразованию их парных конечностей в ласты, практически утратившие способность обеспечивать передвижение по суше. Жизнь ленивцев, представителей отряда неполнозубых, на деревьях привела к формированию у них крючкообразных конечностей, с помощью которых возможно лишь медленное перемещение по веткам в подвешенном состоянии с почти полной утратой способности движения по земле.

Нередко функции, выполняемые органами, могут измениться кардинально. Так, плавательный пузырь рыб, будучи гидростатическим органом, у кистеперых рыб становится дополнительным органом дыхания, а у земноводных он преобразуется в легкое, и основной функцией его становится дыхательная. У пресмыкающихся и млекопитающих, ведущих наземный образ жизни, легкие выполняют только дыхательную функцию, но первичная функция плавательного пузыря сохраняется за легкими у крокодилов, ластоногих и китообразных, ведущих водный образ жизни, а также у наземных форм во время плавания.

В других случаях видоизменения органов в связи со сменой их функций столь велики, что выполнение ими функций, бывших ранее главными, становится невозможным. Так, передние жаберные дуги предков хрящевых рыб преобразовались в челюсти, а у наземных позвоночных они стали выполнять функции звукопроводящего аппарата, превратившись в слуховые косточки (см. п. 14.2.1). Участие их в пищеварении и дыхании стало невозможным. Смена функций при смене сред обитания затрагивает не только дефинитивные органы, но и провизорные (см. п. 7.5.4.). Аллантоис у яйцекладущих амниот выполняет выделительную функцию, а у плацентарных

млекопитающих это важный структурно-функциональный компонент плаценты. Личинка лягушки *Eleutherodactylus*, развивающаяся не в водной среде, а на суше, использует хвост, пронизанный кровеносными сосудами, не как структуру опорно-двигательного аппарата, а в качестве дыхательного органа (рис. 13.21).

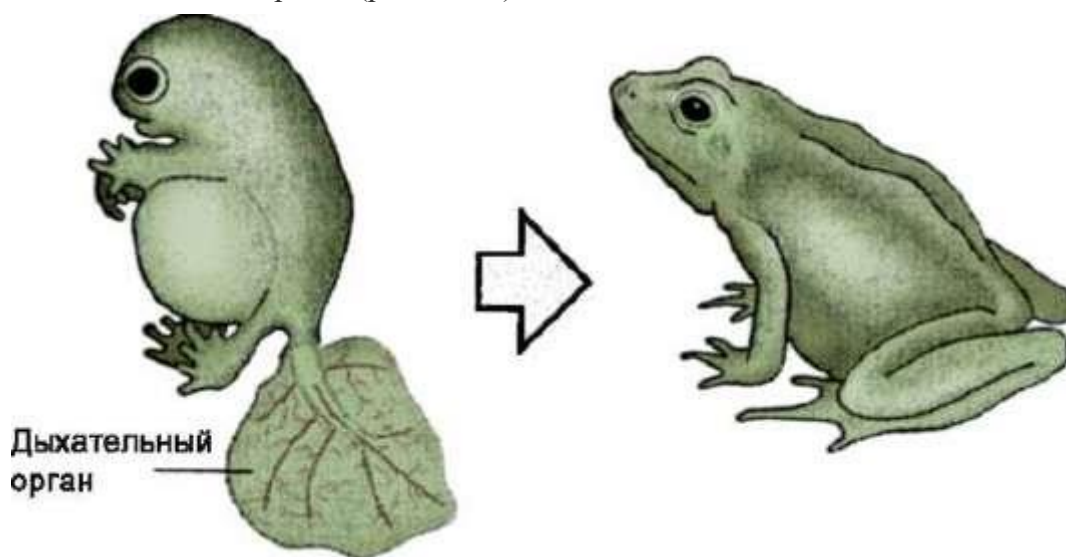


Рис. 13.21. Лягушонок *Eleutherodactylus* sp., развивающийся в яйце. Хвост, пронизанный кровеносными сосудами, является органом дыхания

Дифференцировка и смена функций - принцип, лежащий и в основе эволюции широкого ряда биологически активных веществ, например гормонов. Так, гормоны белковой природы - глюкагон, регулирующий уровень глюкозы в крови, и секретин, контролирующий в поджелудочной железе секрецию воды и электролитов, имеют очень сходное строение, отличаясь друг от друга 13 аминокислотами, из которых 7 химически очень близки, а только 6 существенно отличаются. Это несомненное доказательство того, что оба гормона произошли за счет дивергенции от молекулы-предшественника в эпоху раннего Палеозоя. Чрезвычайно сходно также строение гормонов гипоталамуса - вазопрессина и окситоцина. Первый из них повышает артериальное давление, а второй - вызывает сокращение матки во время родов и регулирует секрецию молока молочной железой. Вероятно, и эти гормоны либо произошли один от другого, либо оба возникли из какого-то исходного гормона.

В прогрессивной эволюции биологических структур очень важен принцип активации функций. Он обычно реализуется на начальных этапах эволюции органов в том случае, когда малоактивный орган начинает активно выполнять функции, существенно при этом преобразуясь.

Так, одна из передних жаберных дуг предков позвоночных, выполнявшая вначале опорную функцию по отношению к переднему отделу пищеварительной трубки, преобразовалась в челюстной аппарат, обеспечивающий сначала простой захват объектов питания, а затем и их активную обработку.

Чаще в филогенезе наблюдается интенсификация функций, следующий этап эволюции органов после активации. Благодаря этому орган обычно увеличивается в размерах, претерпевает внутреннюю дифференцировку, гистологическое строение его усложняется, нередко наблюдается многократное повторение одноименных структурных элементов, или полимеризация структуры. Примером является усложнение структуры легких в ряду наземных позвоночных за счет ветвления бронхов, появления ацинусов и альвеол на фоне постоянной интенсификации функций. Высокая степень дифференцировки может сопровождаться уменьшением числа одинаковых органов, выполняющих одну и ту же функцию, или их олигомеризацией. Это явление наблюдается,

к примеру, в эволюции артериальных жаберных дуг, которые закладываются у хрящевых рыб в количестве 6-7 пар, у костных рыб их становится 4 пары, а у млекопитающих, в том числе человека, сохраняются в дефинитивном состоянии лишь части 3-й, 4-й и 6-й пар (см. п. 14.4).

Иногда в процессе интенсификации функций наблюдается тканевая субституция органа - замещение одной ткани другой, более соответствующей выполнению данной функции. Так, хрящевой скелет хрящевых рыб сменяется на костный в более высокоорганизованных классах позвоночных.

В противоположность интенсификации и активации ослабление функций ведет в филогенезе к упрощению строения органа и его редукции, вплоть до полного исчезновения.

### 13.3.3. ВОЗНИКНОВЕНИЕ И ИСЧЕЗНОВЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР В ФИЛОГЕНЕЗЕ

В процессе эволюции закономерно как возникновение новых структур, так и их исчезновение. В основе возникновения биологических структур лежит принцип дифференциации, проявляющийся на фоне первичной полифункциональности и способности функций изменяться количественно. Любая структура при этом возникает на основе предсуществующих структур вне зависимости от того, на каком уровне организации живого осуществляется процесс филогенеза. Так, известно, что около 1 млрд лет назад исходный белок глобин вслед за дубликацией исходного гена дифференцировался на мио- и гемоглобин - белки, входящие в состав соответственно мышечных и кровяных клеток и дифференцировавшиеся в связи с этим по функциям. В филогенезе центральной нервной системы хордовых также можно видеть дифференцировку и смену функций структур: головной мозг формируется из переднего конца нервной трубки. Таким же образом новые биологические виды образуются в виде изолированных популяций исходных видов (см. п. 11.6), а новые биогеоценозы - за счет дифференцировки предсуществующих (см. п. 16.2).

В связи с тем, что ниже будут рассмотрены филогенезы конкретных систем органов, подробнее остановимся на закономерностях возникновения и исчезновения органов. Примером возникновения органов служит происхождение матки плацентарных млекопитающих от парных яйцеводов. При удлинении эмбрионального развития млекопитающих появляется необходимость более длительной задержки зародыша в организме матери. Это может осуществляться только в каудальных отделах яйцеводов, полость которых при этом увеличивается, а стенка дифференцируется таким образом, что к ней прикрепляется плацента, обеспечивающая взаимосвязь организма матери и плода. В процессе естественного отбора сохранялись и успешно размножались в первую очередь те млекопитающие, в организмах самок которых потомство развивалось наиболее долго. В итоге возник новый орган - матка, обеспечивающий зародышу оптимальные условия внутриутробного развития (см. п. 14.5.3) и повышающий выживаемость соответствующих видов.

В возникновении такого более сложного и специализированного органа, как глаз, наблюдаются те же закономерности. В основе формирования органа зрения, как и всех органов чувств, лежат клетки кожного эпителия, среди которых дифференцируются и рецепторные, в частности светочувствительные. Объединение их в группы приводит к возникновению примитивных обособленных органов зрения, позволяющих животным лишь оценивать освещенность. Погружение такого светочувствительного органа под кожу обеспечивает сохранность нежных клеток, но при этом зрительная функция может осуществляться только благодаря возникновению прозрачности покровов.

Чувствительность к свету примитивного органа зрения усиливается при утолщении прозрачных покровов и приобретении ими способностей преломлять свет и фокусировать его лучи на чувствительных клетках глаза. Сложный орган требует вспомогательного аппарата - защитных структур, мышц, приводящих его в движение, и т.д. Возросший уровень сложности организации глаза с необходимостью сопровождается усложнением регуляции его функций, что и выражается в усилении его интеграции как целостной системы.

Исчезновение, или редукция, органа в филогенезе может быть связана с тремя разными причинами и имеет различные механизмы. Во-первых, орган, выполнявший ранее важные функции, может оказаться в новых условиях вредным. Против него срабатывает естественный отбор, и орган довольно быстро может полностью исчезнуть. Примеров такого прямого исчезновения органов немного. Так, многие насекомые малых океанических островов бескрылы вследствие постоянной элиминации из их популяций летающих особей ветром. Большинство насекомых, ведущих подземный образ жизни, также лишены крыльев, потому что это помеха при перемещении в узких пространствах между частичками почвы. Чаще наблюдается исчезновение органов благодаря их субституции новыми структурами, выполняющими прежние функции с большей интенсивностью. Так исчезают, например, у пресмыкающихся и млекопитающих предпочки и первичные почки, заменяясь функционально вторичными почками. Таким же образом у рыб и земноводных происходит вытеснение хорды позвоночником.

Самый обычный путь к исчезновению органов - через постепенное ослабление их функций. Такие ситуации чаще всего возникают при изменении условий существования. Орган, почти не выполняющий функций, выходит из-под контроля естественного отбора и проявляет обычно повышенную изменчивость. Возникающие изменения вызывают нарушение коррелятивных связей с другими частями организма. Благодаря этому такой орган зачастую становится вредным и против него начинает действовать естественный отбор.

Примеры - полное отсутствие волосяного покрова у китообразных и резкая его редукция у человека. Нередко исчезновение даже жизненно важных органов сопровождается явным биологическим прогрессом филогенетической группы, претерпевающей такие, казалось бы, регрессивные изменения. Это наблюдается в процветающей группе североамериканских безлегочных саламандр, к которой относятся десятки видов этих животных. Размеры их невелики, а дыхание осуществляется исключительно за счет кожных покровов и ротовой полости, слизистая оболочка которой богато васкуляризирована. Исчезновение важных структур широко известно и в растительном мире. Так, все виды орхидей имеют семена, практически полностью лишенные эндосперма. При этом количество производимых семян возрастает в тысячи раз, а их вес соответственно уменьшается. Проростки их полностью лишены хлорофилла. Это резко повышает вероятность их широчайшего расселения, но ограничивает возможности прорастания, что компенсируется симбиозом этих растений с определенными видами грибов, которые обеспечивают молодые растения готовыми органическими веществами, необходимыми для роста и развития. Некоторые виды орхидей, такие, как *Neottia nidus-avis*, полностью лишены листьев и хлорофилла и на протяжении всей жизни остаются абсолютно зависимыми от гриба-симбионта.

В медицинской практике широко известна большая изменчивость рудиментарных органов у человека. Третьи большие коренные зубы, или «зубы мудрости», например, характеризуются не только значительной вариабельностью строения и размеров, но и разными сроками прорезывания, а также особой подверженностью кариесу. Иногда они вообще не прорезываются, а нередко, прорезавшись, в течение ближайших лет полностью разрушаются. То же касается и червеобразного отростка слепой кишки (аппендикса), который в норме может иметь длину от 2 до 20 см и быть расположенным по-разному (за

брюшиной, на длинной брыжейке, позади слепой кишки и т.д.). Кроме того, воспаление аппендикса (аппендицит) встречается значительно чаще, чем воспалительные процессы в других отделах кишечника.

Процесс редукции органа противоположен по отношению к его нормальному морфогенезу. Прежде всего обычно выпадают закладки таких частей органа, которые в норме формируются последними. При недоразвитии конечностей у человека обычно в первую очередь недоразвиваются фаланги I и V пальцев, закладывающиеся последними. У китообразных, совершенно лишенных задних конечностей благодаря ослаблению их функций в филогенезе, все же остаются закладки элементов тазового пояса, формирующиеся в процессе морфогенеза наиболее рано.

Исследования генетических основ редукции органов показали, что структурные гены, регулирующие морфогенез, не исчезают, в то время как существенным изменениям подвергаются гены, регулирующие время закладки рудиментарных органов, либо гены, ответственные за феномен индукционных взаимодействий в развивающемся зародыше. Действительно, при пересадках мезодермального материала дна ротовой полости зародыша ящерицы в ротовую полость развивающегося цыпленка возможно формирование у последнего зубов типичного строения, а пересадка кожной мезодермы ящерицы под эпидермис спины цыпленка приводит к формированию в нем типичных роговых чешуй вместо перьев.

Недоразвившиеся органы носят название рудиментарных или рудиментов. К рудиментам у человека относят, во-первых, структуры, потерявшие свои функции в постнатальном онтогенезе, но сохраняющиеся и после рождения (волосной покров, мышцы ушной раковины, копчик, аппендикс как пищеварительный орган), и, во-вторых, органы, сохраняющиеся только в эмбриональном периоде онтогенеза (хорда, хрящевые жаберные дуги, правая дуга аорты, шейные ребра и др.).

Крайне редко редукция органов оказывается настолько полной, что от них не остается даже эмбриональных закладок. Пример такого полного исчезновения органов - редукция парных конечностей у большинства змей. Обычно же эмбриональные закладки органов, выполнявших серьезные функции даже у весьма отдаленных предков и давно утративших свое значение в постнатальном онтогенезе, продолжают развиваться у потомков в эмбриогенезе неопределенно долгое время. В первую очередь это относится к органам, связанным тесными морфогенетическими корреляциями с другими зачатками в зародышевом развитии. Так, хорда у всех позвоночных выполняет роль организационного центра, под контролем которого развиваются нервная трубка, позвоночник и дифференцируются сомиты. Нарушение развития даже участка хорды влечет за собой грубые пороки развития соответствующих структур. Возможны и другие причины сохранения рудиментарных структур в филогенезе, например, в случае кардинального изменения их значения в жизнедеятельности организмов. Сохранившиеся в рудиментарном состоянии элементы тазового пояса у самцов китообразных принимают участие в поддержании органов половой системы во время оплодотворения (рис. 13.22).

Не менее тесными взаимными связями характеризуются элементы мочеполовой системы позвоночных. Так, мочеточники, связывающие нефроны предпочки с внешней средой у круглоротых, преобразуются у рыб и более высокоорганизованных классов позвоночных в два мочеполовых протока, выполняющих разные функции (см. п. 14.5.3), а рудиментирующиеся нефроны первичной почки у пресмыкающихся и млекопитающих выполняют функцию эмбриональных организаторов: стимулируют развитие нефронов вторичной почки.



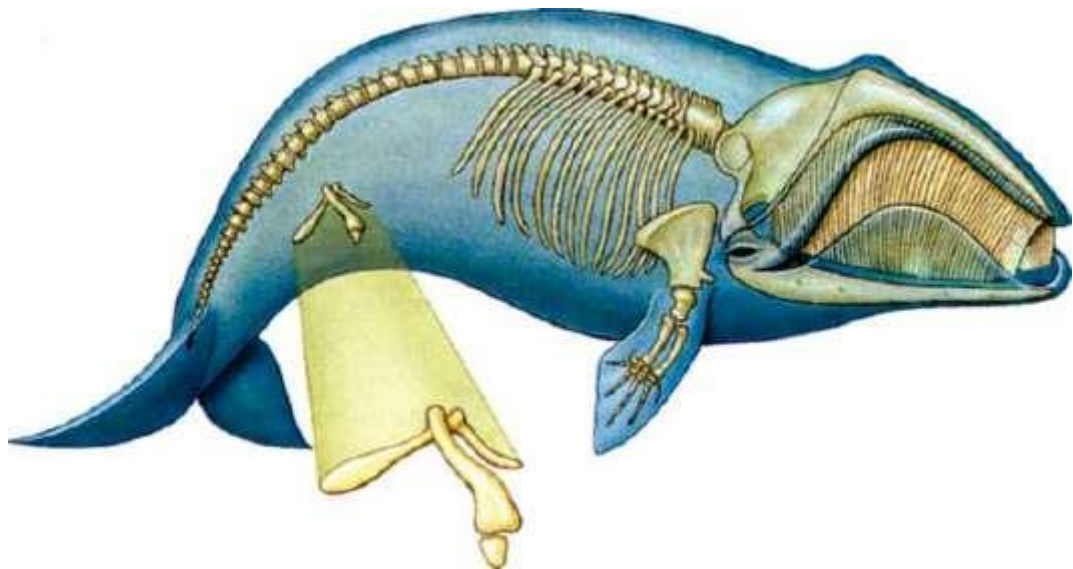


Рис. 13.22. Рудименты тазового пояса самца кита служат опорой для половых органов

#### 13.3.4. АТАВИСТИЧЕСКИЕ ПОРОКИ РАЗВИТИЯ

Различного рода нарушения эмбриогенеза могут привести к формированию у высокоорганизованных животных, в том числе человека, таких признаков, которые при нормальных условиях у них не встречаются, но присутствуют у более или менее отдаленных предков. Такие признаки называют атавизмами. Если они снижают жизнеспособность и проявляются как морфологические аномалии, то их называют атавистическими или анцестральными (от франц. *ancestre* - предок) пороками развития. На аномалии развития такого рода впервые обратил внимание великий немецкий писатель, поэт и ученый - энциклопедист И.-В. Гете, связав их происхождение с предшествующей эволюцией. Объектом его внимания были розы, которые иногда образуют необычные цветы: лепестки их бывают зеленого цвета и по строению напоминают обычные листья, а недоразвитые тычинки и пестики похожи на зачаточные обесцвеченные лепестки или уродливые листья. Сравнивая такие цветы с нормальными и анализируя процесс морфогенеза цветка, он впервые сделал вывод о неразрывной связи индивидуального развития с филогенезом и создал теорию происхождения цветка высших цветковых растений в результате видоизменения укороченного вегетативного побега. Эту теорию подтверждают современные исследования. На рис. 13.23 представлены развивающиеся и зрелые шишки европейской лиственницы, выросшей в экологически неблагоприятном районе. Дифференцировка чешуй шишек нарушена, а главные оси их видоизменены, представляя собой обычные вегетативные побеги. Этот пример иллюстрирует типичный атавистический порок развития в растительном мире и доказывает происхождение шишек голосеменных, как и цветков покрытосеменных растений, в результате дифференцировки укороченных вегетативных побегов.

По механизмам формирования различают четыре варианта атавистических аномалий. Наиболее часто встречаются атавизмы, связанные с недоразвитием органов на тех этапах морфогенеза, когда они рекапитулировали предковое состояние. К примерам аномалий этого типа относятся двух- и трехкамерное сердце, гипоплазия, или недоразвитие диафрагмы, срединная расщелина твердого нёба, или «волчья пасть», и др. Атавизмы другого рода - результат нарушения редукции - пер-систирование (сохранение) эмбриональных структур, также рекапитулирующих морфологию, характерную для предков. К ним относят персистирование боталлова протока (см. п. 14.4), латеральные свищи шеи, щитовидный канал (см. пп. 14.2.1, 14.3.4). Третий тип атавистических

пороков развития возникает в связи с нарушением перемещения органов в онтогенезе, результатом чего становится их расположение в тех частях тела, где при нормальных условиях они находятся у пред-ковых форм. У человека широко известны тазовое расположение почек (см. п. 14.5.1), крипторхизм (неопущение яичника), высокое стояние плечевого пояса и др. Четвертый тип анцестральных аномалий - развитие структур, характерных в норме для предковых форм, до функционирующего состояния. К ним относятся у человека такие аномалии, как полимастия, сохранение как левой, так и правой дуг аорты, ребер в шейном отделе (см. пп. 14.1, 14.2, 14.4.).



Рис. 13.23. Развитие шишек у лиственницы европейской: а - нормально развивающиеся и зрелая шишки; б - аномальное развитие. Нарушение дифференцировки побегов, приводящее к формированию шишек, оси которых преобразуются в вегетативные побеги; в - аномальные зрелые прошлогодние шишки (фото, оригинал)

Практически во всех случаях атавизмов ведущие механизмы их возникновения - не обратные мутации структурных генов, приводящие к формированию предкового фенотипа, а, вероятно, мутации регуляторных генов, которые контролируют скорость морфогенеза и запуск процессов, направленных на редукцию органов. Действительно, для формирования любой структуры в многоклеточном организме необходимо

скоординированное функционирование многих регуляторных и структурных генов. Одновременное возникновение адекватных друг другу мутаций целого комплекса таких генов крайне маловероятно. Однако на базе генных комплексов, унаследованных от предков, многие предковые структуры закономерно рекапитулируют в ходе эмбриогенеза, а время этих рекапитуляции и редукций контролируется значительно проще и небольшим числом генов. Мутации таких регуляторных генов гораздо более вероятны.

### 13.3.5. АЛЛОГЕННЫЕ АНОМАЛИИ И ПОРОКИ РАЗВИТИЯ

Атавистические пороки развития, объясняющиеся ходом предшествующей эволюции, относят к разряду филогенетических пороков. К этой же группе аномалий принадлежат и так называемые аллоген-ные аномалии. Это врожденные нарушения, имеющие в своей основе генетические дефекты. Они встречаются одновременно у ряда родственных, но не предковых организмов и являются выражением закона гомологических рядов.

Н.И. Вавилов в 1935 г. обратил внимание на то, что растения разных видов и родов, сходные по происхождению, обладают сходными рядами наследственной изменчивости, и объяснил эту закономерность сходством основных характеристик аллелофондов видов, еще недавно претерпевших дивергенцию. Эта закономерность была названа законом гомологических рядов.

Действие закона гомологических рядов распространяется на широкий круг биологических объектов. Попытки сопоставить гомологии генотипа с морфофункциональными гомологиями не всегда успешны. Действительно, нет уверенности в том, что такое, с точки зрения сравнительной анатомии, бесспорно гомологическое образование, как хорда зародыша человека и личинки асцидии (животного, относящегося к подтипу Личиночно-хордовые *Urochordata* типа Хордовые), абсолютно гомологично и с позиций генетического контроля его морфогенеза. Однако изучение кариотипов цитогенетическим методом с использованием дифференциальной окраски хромосом и последовательности нуклеотидов в молекулах ДНК методом гибридизации (см. п. 15.2) у близких и более отдаленных видов привело к выводу о том, что закон гомологических рядов распространяется по крайней мере на виды в пределах рода, семейства, отряда, а по многим признакам - и в рамках класса. Так, известно, что ген, ответственный за синтез фактора VIII в системе свертывания крови, расположен в X-хромосоме не только у человека, но и у приматов и даже у собак. Поэтому и у этих видов животных гемофилия встречается преимущественно у самцов, наследуясь так же, как и у человека.

В природе хорошо известен аллель альбинизма, гомологичный у всех млекопитающих, а также и у других классов позвоночных. Среди млекопитающих распространен мутантный аутомно-доминантный аллель *FGFR 3*, приводящий к преждевременной дифференцировке и гибели части клеток эмбриональной остеогенной хрящевой ткани в зонах роста трубчатых костей. Результатом его экспрессии становится развитие ахон-дроплазии, или хондродистрофической карликовости, при которой характерно резкое укорочение и искривление конечностей (рис. 13.24, б).

В морфогенезе мягких тканей морды млекопитающих и лица человека имеется срастание двух половин верхней губы за счет избирательной клеточной адгезии. У ряда травоядных животных, питающихся грубыми злаками или колючими ветками (грызуны, зайцы, верблюды), срастание верхней губы нерационально. В процессе естественного отбора у них закрепились адаптивные мутации, нарушающие клеточную адгезию при формировании верхней губы из трех зачатков. Нарушение клеточной адгезии этих

зачатков у человека приводит к развитию довольно часто встречающейся аномалии, называемой заячьей губой.

У людей аллогенные аномалии встречаются очень часто. Даже такой генетический дефект, как синдром Дауна, - типичная аллогенная аномалия: известны случаи рождения детенышей гориллы с трисомией-ей хромосомы, соответствующей хромосоме 21 человека. Симптоматика такой трисомии соответствует клинике синдрома Дауна у человека. Среди лабораторных крыс известна генетическая линия, представители которой наследственно склонны к судорожным эпилептическим припадкам, соответствующим по механизмам клинике соответствующих состояний у человека. Эти крысы являются модельным объектом при изучении патогенеза эпилепсии человека и при разработке эффективных методов лечения.

Наиболее интересны с медицинской точки зрения такие аллогенные аномалии развития человека, генетические механизмы развития которых хорошо изучены. Пример - синдром Ваарденбурга, тип 2. У человека это результат доминантной мутации гена *Mitf*, расположенного в коротком плече третьей хромосомы и в норме экспрессирующегося в процессе эмбрионального развития в пигментных клетках глаз, волосяных фолликулов и в клетках внутреннего уха. Мутация этого гена приводит к развитию глухоты, уменьшению размеров глазных яблок и появлению депигментированных участков кожи и волосяного покрова. Сходная картина наблюдается у мышей, имеющих соответствующую мутацию гена *Mitf*, совпадающего с человеческим геном как по нуклеотидной последовательности, так и по функциям (рис. 13.24, в).

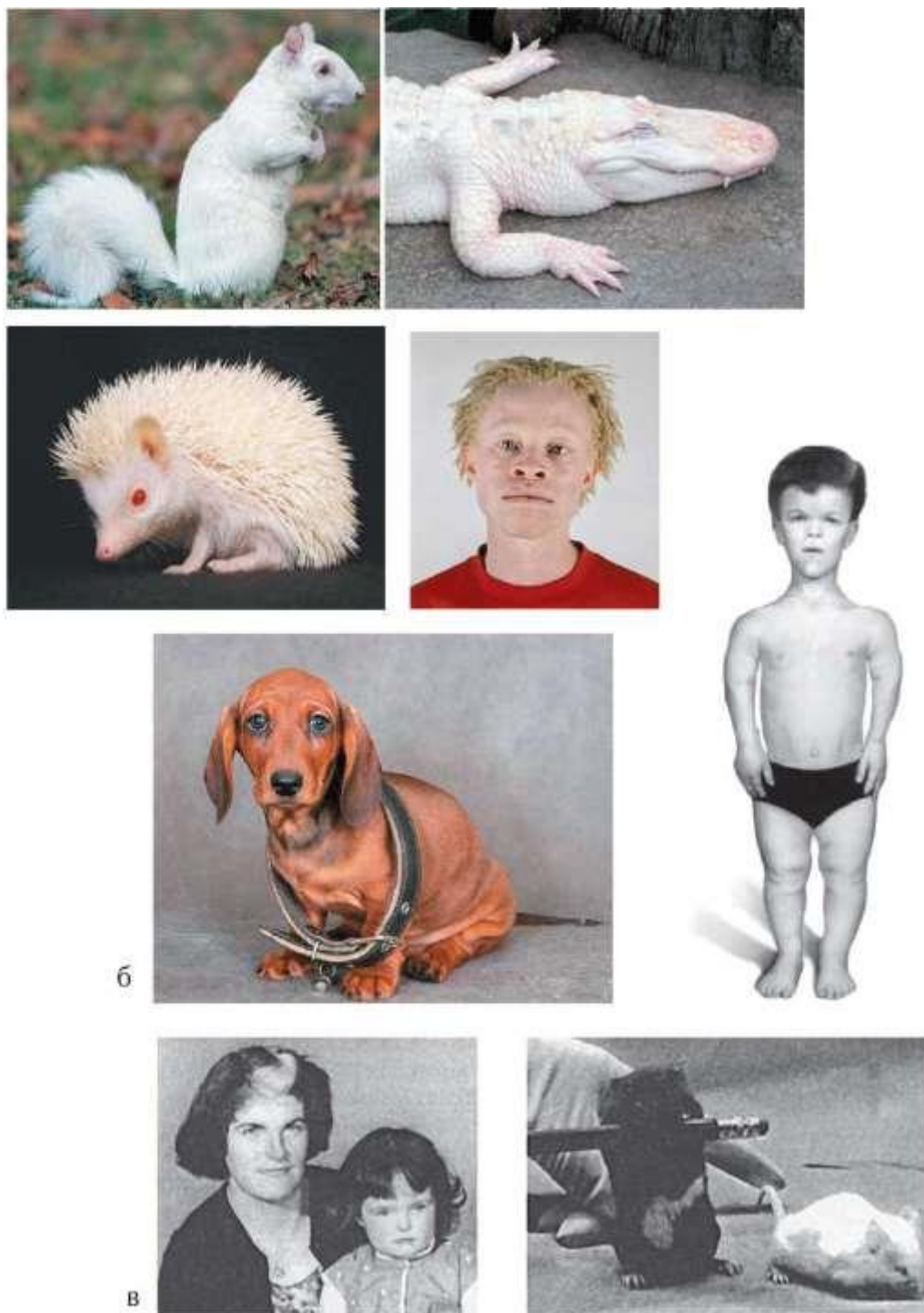


Рис. 13.24. Аллогенные аномалии развития: а - альбинизм у белки, крокодила, ежа и мальчика негроидной расы; б - ахондроплазия у человека и собаки; в - синдром Ваарденбурга у человека и мыши

Мутация гена *Kit* у человека и мышей регулирующего пролиферацию и миграцию клеток нервного гребня, а также клеток-предшественников гамет и гемоцитобластов, приводит к возникновению стерильности, анемии, депигментации участков кожи и волосяного покрова. Эти симптомы сопровождаются глухотой и нарушением иннервации органов пищеварительного тракта. Точная диагностика и изучение генетических и морфогенетических механизмов возникновения аллогенных состояний представляют большой интерес и практически важны потому, что дают возможность использования лабораторных животных с соответствующими признаками в качестве экспериментальных моделей для изучения патогенеза, клинической картины и лечения их у человека.

### **13.4. ОРГАНИЗМ КАК ЦЕЛОЕ В ИСТОРИЧЕСКОМ И ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ. СООТНОСИТЕЛЬНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ОРГАНОВ**

Рассмотренные выше филогенетические преобразования отдельных биологических структур протекают в эволюционирующих группах организмов как целостных системах. Устойчивые взаимозависимости органов и систем, проявляющиеся в филогенезе, называют координациями.

Механизмы соотносительных преобразований биологических структур в филогенезе различны, в связи с чем выделяют три их группы: биологические, динамические и топографические.

Биологические координации наблюдаются между структурами, непосредственно не связанными ни по функциям, ни по месту положения. Основным связующим звеном между ними являются адаптации к определенным условиям обитания. Так, у большинства эндопаразитов (см. п. 18.6) сильно развиты половая система и органы прикрепления к телу хозяина, но при этом недоразвиты органы чувств и опорно-двигательный аппарат. Млекопитающие, обитающие на деревьях, обычно имеют стереоскопическое зрение и сильно развитый мозжечок. Позвоночные, которые дышат кислородом, растворенным в воде, имеют хвостовой плавник, жабры, слабо развитый передний мозг; их гемоглобин способен связываться с кислородом при низком его парциальном давлении в среде. Все позвоночные, имеющие матку, обладают также совершенной системой терморегуляции и выкармливают свое потомство молоком.

Динамические координации выражаются во взаимном соответствии структур, связанных функционально. Тесные динамические координации имеются, например, между органами кровеносной и дыхательной систем. Так, животные, дышащие легкими, имеют трехли или четырехкамерное сердце и два круга кровообращения. Степень развитости нервных центров всегда соответствует интенсивности функционирования иннервируемых органов. Например, строение органа обоняния и обонятельные доли мозга у млекопитающих высоко развиты, в то время как у птиц примитивное строение периферической части обонятельного анализатора соответствует малым размерам обонятельных долей мозга. Это связано с тем, что в ориентации млекопитающих обоняние играет первостепенную роль, а для птиц оно не имеет большого значения.

Топографические координации проявляются между структурами, связанными друг с другом пространственно. Так, для каждого типа животного царства характерен своеобразный общий план строения, выражающийся в определенном взаимном расположении основных органов и систем. Например, у всех представителей типа Хордовые на спинной стороне тела развивается нервная трубка, под ней лежат хорда, пищеварительная трубка и брюшной кровеносный сосуд, а по бокам тела - производные мезодермы (см. п. 13.5.4).

Все типы координаций характеризуются высокой степенью устойчивости. Так, хордовые животные, известные с конца протерозойской эры, сохранили неизменным общий план строения до настоящего времени, на протяжении более 500 млн лет. Феномен паразитизма возник значительно раньше появления хордовых, и поэтому комплекс адаптаций к паразитическому образу жизни (см. п. 18.6) является еще более древним. Длительно существуют и другие, более частные координации, возникающие вместе с появлением новых таксономических или экологических групп организмов.

Ведущие филогенетические координации - биологические, поскольку именно их в первую очередь контролирует естественный отбор.

Высокая устойчивость филогенетических координаций обеспечивается целостностью онтогенеза каждой конкретной особи, развитие всех биологических

структур которой протекает в строгом взаимном соответствии. Такое соответствие структур развивающегося организма в онтогенезе называют онтогенетическими корреляциями. Яркий пример онтогенетических корреляций - изменения пропорций тела человека на протяжении детского и подросткового периодов развития. Одновременно с увеличением массы тела и его линейных размеров растет и достигает функциональной зрелости головной мозг. Однако этот процесс может протекать с разной скоростью в зависимости как от условий жизни, так и от генетической конституции организма. Обычно к возрасту 6-7 лет ребенок становится способным к усвоению школьной программы, но некоторым детям обучаться в школе в этом возрасте оказывается слишком сложно, в то время как другим - слишком легко и поэтому неинтересно. Для определения степени готовности к обучению в школе на Филиппинских островах применяется очень простой, так называемый филиппинский тест, разработанный эмпирически. Готовность к школе определяется с помощью этого теста по способности ребенка достать рукой ухо на противоположной стороне головы, держа руку при этом во фронтальной плоскости (рис. 13.25). Ребенок, не достающий рукой до уха, считается еще не готовым к усвоению школьной программы. Конечно, длина руки или ширина головы сами по себе не могут быть критериями зрелости, однако данный тест показывает соотношение разных биологических параметров, то есть учитывает целостность развивающегося организма как сложной морфофункциональной системы.

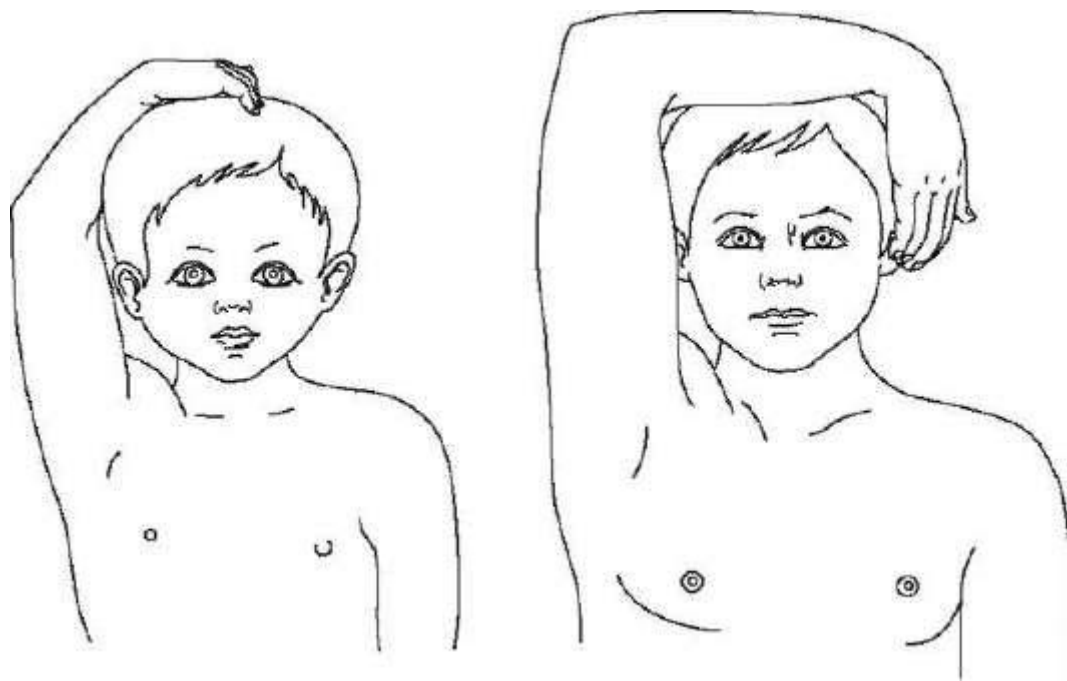


Рис. 13.25. Филиппинский тест

Различают онтогенетические геномные, эргонические и морфогенетические корреляции.

Геномные корреляции обеспечиваются целостностью генетической конституции развивающегося организма. Ведущие механизмы геномных корреляций - генный баланс генотипа, сцепленное наследование генов, различные формы взаимодействия генов, а также плеио-тропность. Так, генные системы, регулирующие процессы пролиферации и избирательной гибели клеток на различных этапах органогенеза (см. п. 8.2.1, 8.2.4), приводят к аллометрическому росту органов (см. п. 8.3.3), благодаря чему появляются, например, удлинённый клюв, шея и задние конечности у большинства болотных птиц, длинная шея и ноги у жирафа, а также различия в пропорциях тела у мужчин и женщин.

Эргонические корреляции обусловлены функциональной взаимозависимостью органов и частей организма. Они возникают на более поздних стадиях развития, когда

органы начинают функционировать, и проявляются, например, в соответствии между степенью развитости мышцы, костных выступов, к которым она прикрепляется, и интенсивностью ее кровоснабжения. К такого рода корреляциям относят также соответствие вторичных половых признаков развитию гонад.

Морфогенетические корреляции возникают между органами, пространственно связанными между собой. Они основаны либо на феномене эмбриональной индукции (см. п. 8.2.6), либо на общности эмбриональных закладок органов. Эти корреляции проявляются уже на ранних стадиях онтогенеза, когда еще отсутствуют функциональные связи между формирующимися органами. Так, зачаток хорды обуславливает развитие нервной трубки на спинной стороне зародыша и дифференцировку скелетогенной ткани внутренних частей сомита - склеротома - в хрящ или кость, а глазной бокал (вырост переднего мозга) - формирование хрусталика при морфогенезе глаза.

Второй вариант можно проиллюстрировать формированием, миграцией и дифференцировкой клеток переднего отдела нервного гребня зародыша позвоночных. При нарушении этих процессов возникает устойчивый комплекс признаков: гипокальциемия как результат недоразвития паращитовидных желез, гипоплазия зубной железы и снижение продукции Т-лимфоцитов, дефекты дифференцировки артерий, отходящих от сердца, низко расположенные уши, микростомия, расщелина твердого нёба, нарушение сращения верхней губы, недоразвитие слуховых косточек. Анализ механизмов регуляции нормального морфогенеза производных нервного гребня показал, что в их основе лежит генетический механизм: контроль клеточной миграции и дифференцировки в этой области зародыша осуществляет небольшая группа генов, расположенная у человека в концевом участке длинного плеча хромосомы 11. Действительно, делеция этого участка хромосомы 11 приводит к развитию комплекса перечисленных признаков.

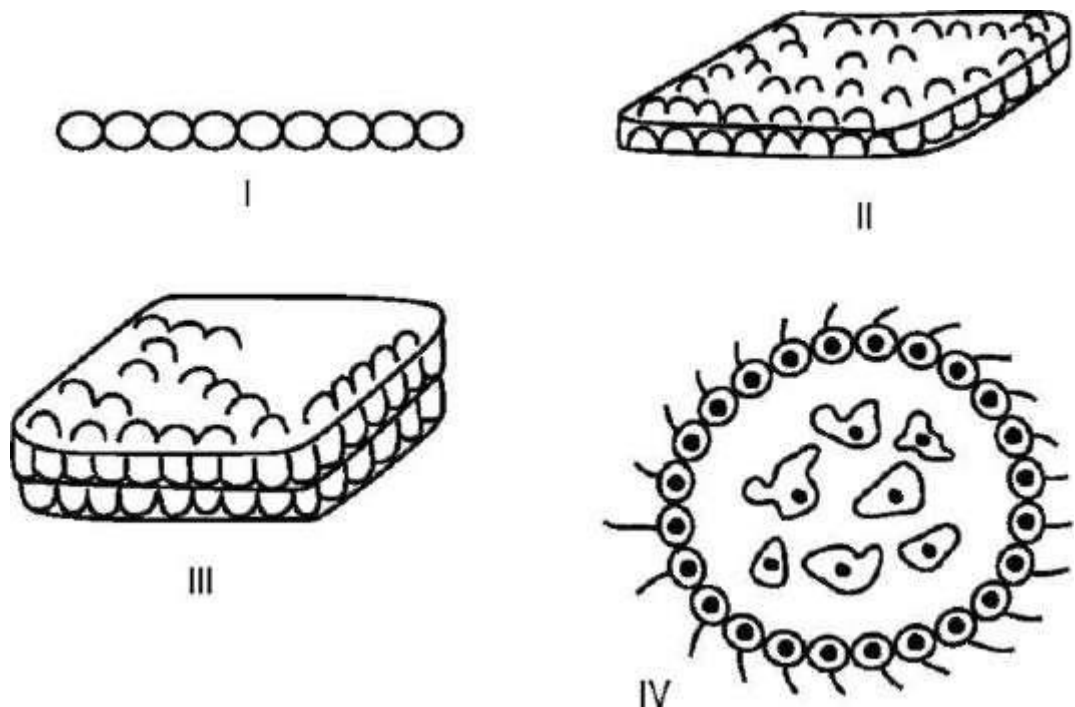


Рис. 13.26. Варианты объединения клеток в надклеточные образования: I - нитевидная колония клеток; II - колония в виде однослойного пласта клеток; III - двуслойная колония; IV - сферический многоклеточный организм, построенный из клеток разных типов



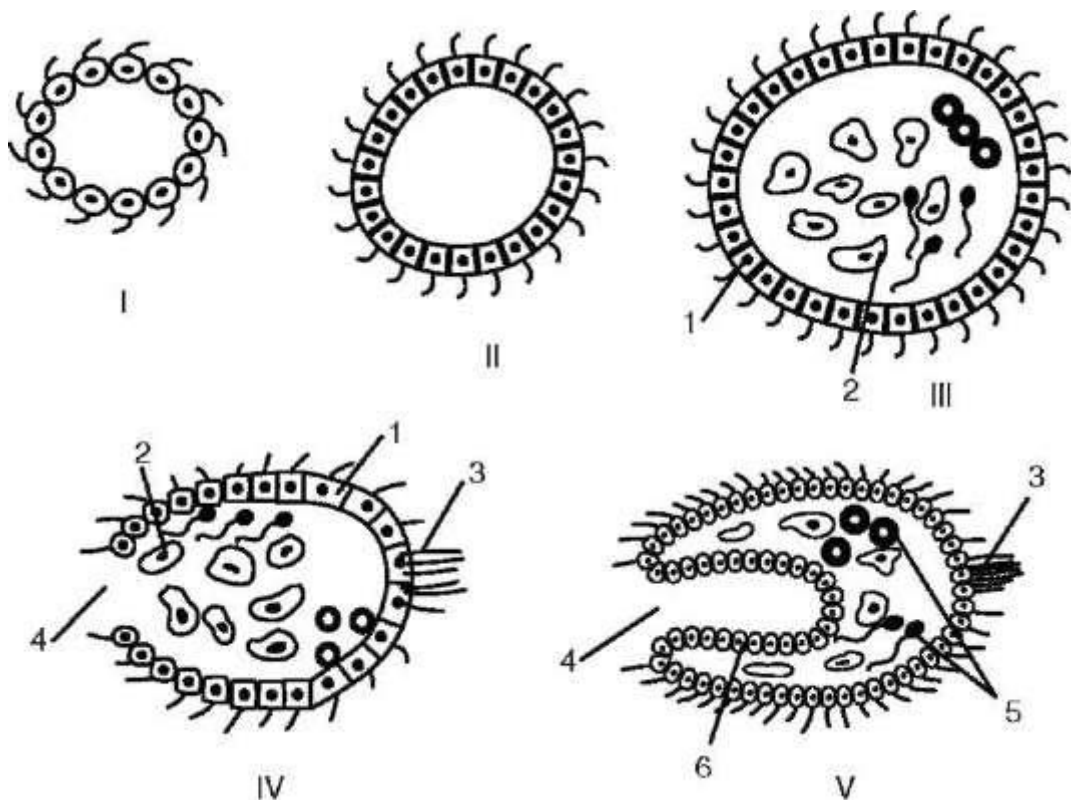


Рис. 13.27. Этапы происхождения многоклеточности: I, II - сферические колонии жгутиковых; III-V - фагоцителлы разной степени сложности; 1 - кинобласт; 2 - рыхлый фагоцитобласт; 3 - скопление чувствительных клеток на переднем конце тела; 4 - ротовое отверстие; 5 - половые клетки; 6 - эпителизованный фагоцитобласт

Из этого следует, что ведущие корреляции в онтогенезе - геномные. В конечном счете, именно они лежат в основе других корреляций, значение которых на протяжении онтогенеза меняется. Это связано с первичностью изменений генотипа в процессе филогенеза.

Система корреляций и сама подвергается эволюционным преобразованиям. В процессе эволюции видоизменяются вначале более частные корреляции, в то время как наиболее общие могут воспроизводиться в конкретных онтогенезах очень длительное время. В результате в ходе исторического развития происходит как отбор наиболее общих корреляций, имеющих значение при любых перестройках организма и в различных условиях обитания (общий план строения, соответствие между степенью развитости нервного центра и иннервируемыми органами), так и накопление локальных корреляций частного значения, формирующихся у организмов разных видов и отражающих специфику их образа жизни.

Корреляции общего значения обуславливают преемственность формообразовательных процессов в череде поколений организмов данного типа организации, а частные корреляции - многообразие конкретных форм жизни.

Между филогенетическими координациями и онтогенетическими корреляциями имеется теснейшая связь. Очевидно, что корреляции существуют и воспроизводятся в поколениях благодаря тому, что на протяжении предшествующей эволюции органов они преобразовывались скоординированно. С другой стороны, филогенетические координации в последующей эволюции организмов будут реализовываться благодаря воспроизведению онтогенетических корреляций в ходе индивидуального развития конкретных особей. Таким образом, в виде соотношения корреляций и координаций проявляется диалектическое единство онто-и филогенеза как целостного процесса исторического развития живого.

И это естественно, потому что существовать и эффективно размножаться, производя жизнестойкое потомство, способны только наиболее гармонично построенные и функционирующие организмы, прошедшие жесткий контроль естественного отбора в процессе предшествовавшей эволюции. Именно поэтому перед их потомками открываются пути дальнейшей прогрессивной или адаптивной эволюции, когда особенности их организации, унаследованные от предков, будут вновь подвергнуты контролю действия эволюционных факторов.

Сопоставление конкретных форм соотносительных преобразований органов приводит к выводу о том, что морфогенетические корреляции и топографические координации точно так же, как эргонтические корреляции и динамические координации, взаимно обуславливают друг друга. В паре геномные корреляции - биологические координации также обнаруживается соответствие.

Осознание целостности и взаимообусловленности индивидуального и исторического развития необходимо врачу в связи с тем, что соотносительное преобразование биологических структур лежит в основе нормального развития организма человека, а нарушение даже одного незначительного компонента развивающейся системы может повлечь за собой возникновение целого комплекса нарушений в других ее элементах. С этим связано то, что практически все врожденные пороки развития, а также многочисленные генные болезни характеризуются не отдельными патологическими признаками, а синдромами, представляющими собой комплексы симптомов, связанных между собой процессом формирования.

Сердце у всех позвоночных закладывается на ранних этапах развития кпереди от глотки под челюстной дугой. В его морфогенезе участвует глотка как эмбриональный индуктор. Если это свойство глотки нарушено, то сердце может задержаться на двух- и трехкамерном уровне развития, при этом может быть нарушено и его перемещение в грудную область - шейная эктопия сердца (см. п. 14.4). Эти явления - результат нарушений морфогенетических корреляций в развитии шейной области. Часто этот порок развития сопровождается нарушением отходящих от сердца сосудов (персистирование общего эмбрионального ствола, двух дуг аорты и т.д.) и недоразвитостью легких.

В возникновении данных аномалий ведущим механизмом выступает нарушение эргонтических корреляций сердце-сосуды-легкие. Первичным нарушением в описанном комплексе признаков является, вероятно, нарушение генетического контроля эмбриональной индукции, описанное ранее (см. п. 8.2.6). Таким образом, приведенный пример иллюстрирует взаимоотношение разных форм соотносительных преобразований органов при формировании сложного комплекса патологических признаков, имеющих в целом атавистическую природу.

Пример нарушения чисто геномных корреляций - синдром Дауна. Увеличение доз генов хромосомы 21 или ее части сопровождается нарушением генного баланса, что приводит к формированию тяжелой умственной отсталости, ослаблению тонуса мышц, аномалиям мозгового черепа и мягких частей лица, светлой пигментации волос и глаз.

Кроме филогенетических координаций, подкрепляемых в каждом поколении онтогенетическими корреляциями, целостность развивающегося организма отражают и такие соотносительные преобразования органов, как субституция и гетеробатмия.

Субституция - это такое эволюционное преобразование, при котором один орган замещается другим, выполняющим обычно ту же функцию с большей интенсивностью. При этом наблюдается развитие этих органов в разных направлениях. Один обычно подвергается редукции, другой - эволюционирует прогрессивно. Так, хорда замещается позвоночником и превращается в рудиментарное образование, а первичные хрящевые челюсти позвоночных заменяются вторичными костными (см. п. 14.2.1). Это

примеры гомотопной субституции, когда новый орган возникает на месте старого. При гетеротопной субституции заменяющий орган находится на новом месте. Так, функцию печени как органа кроветворения берет на себя красный костный мозг. Выделительную функцию у рыб и земноводных выполняет туловищная почка, а у пресмыкающихся и млекопитающих - тазовая.

Гетеробатмия - эволюционное преобразование, при котором в одной группе организмов обнаруживается разный уровень эволюционной продвинутости и специализации разных частей одного и того же органа, разных органов одной и той же системы или разных частей организма. Примером может быть человек, головной мозг которого за короткое время антропогенеза претерпел колоссальные морфофизиологические изменения, в то время как пищеварительная система соответствует уровню развития других приматов.

Механизм гетеробатмий - изменение регуляции скорости роста и развития разных органов и систем в данной группе организмов, зависящее от мутаций системных регуляторных генов, контролирующих интенсивность элементарных клеточных процессов развития - пролиферации, миграции, дифференцировки. Нередко при гетеробатмиях происходит и изменение направления развития биологических структур.

Гетеробатмия, наблюдающаяся внутри одной и той же системы органов в разных филогенетических группах, обуславливает феномен компенсации функций, благодаря которому одни и те же экологические задачи решаются разными способами. Так, грызуны и копытные млекопитающие питаются одинаковой растительной пищей, но у первых наиболее выраженные адаптации к растительности проявляются в строении зубов и морфофизиологии слюнных желез, в то время как вторые на фоне примитивной зубной системы имеют высокоспециализированный желудок и кишечник. Явления гетеробатмии и, следовательно, компенсации функций имеют огромное эволюционное значение в связи с тем, что в организме, даже вступившем на путь узкой специализации, всегда остаются органы и системы относительно мало специализированные, которые при меняющихся условиях могут еще прогрессивно развиваться, раскрывая перед такими филогенетическими группами новые адаптивные возможности.

Кроме перечисленных форм соотносительных преобразований биологических структур у живых организмов не меньшее значение в прогрессивном филогенезе имеют и системные перестройки онтогенеза в целом. Они разнообразны, нередко разнонаправленны, но их результат обычно - дальнейшая рационализация индивидуального развития, приводящая к оптимизации адаптаций к новым условиям среды, а значит и филогенеза в будущем.

Важное направление эволюционных преобразований онтогенеза - развитие с метаморфозом. Оно дает возможность представителям одного вида на разных стадиях их жизненного цикла осваивать разные среды обитания или источники питания, что приводит к снижению конкурентных взаимоотношений между ними. Такое развитие характерно для большинства беспозвоночных, почти для всех видов, ведущих паразитический образ жизни, известно оно и у позвоночных - у многих рыб, и особенно у земноводных.

Даже такое незначительное изменение, как увеличение количества желтка в яйце, обычно приводит к удлинению эмбрионального периода развития, что называется эмбрионизацией. При этом зародыш развивается дольше и обычно под защитой яйцевых оболочек, а иногда и внутри материнского организма. Он проходит при этом периоды развития, соответствующие собственно эмбриональному и личиночному. После выхода из яйца в этом случае не происходит существенных перестроек организма и наблюдается прямое развитие, т.е. без метаморфоза. Такое развитие характерно для пресмыкающихся, птиц и яйцекладущих млекопитающих. Некоторые земноводные,

обитающие в засушливых областях, в своем развитии лишены стадии головастика и развиваются также без метаморфоза. Максимальная эмбрионизация произошла в развитии плацентарных млекопитающих. При этом у них также полностью отсутствует период свободного личиночного развития, а плодовитость резко снижена, в то время как выживаемость потомства очень высока. Личиночному периоду развития у них соответствуют предплодный и плодный периоды. При этом у них очень рано формируются провизорные органы, обеспечивающие их полноценное развитие, связывая их с организмом матери и создавая максимально благоприятные условия внутри матки. Метаморфоз у них отсутствует, но ему соответствуют изменения, наблюдаемые в момент рождения (отбрасывание зародышевых оболочек, существенные перестройки кровообращения и характера дыхания), а также в первые дни после него (зарастание пупочных сосудов, отпадение пуповины).

Другим изменением онтогенеза, имеющим эволюционное значение, является неотения. Оно состоит в исчезновении взрослого периода развития и достижении половозрелости на ранних стадиях, соответствующих личиночным или плодным. Наиболее ярко неотения выражена у ряда хвостатых земноводных, которые на протяжении всей жизни сохраняют жаберное дыхание, а легкие их при этом остаются недоразвитыми. Их кожные покровы и кровеносная система по строению соответствуют личиночным стадиям развития, в то время как половая система вполне развита. Такие эволюционные преобразования этой группы животных дает им возможность эффективно осваивать водную среду обитания наряду с рыбами. Считается, что элементы неотенической эволюции сыграли роль в происхождении бескилевых бегающих птиц (страусов и казуаров), у которых в эмбриогенезе на самых ранних стадиях развития прекращается рост не только передних конечностей, но и грудины. Вероятно, неотенический путь эволюции имел место и в происхождении человека. Действительно, пропорции тела взрослого человека: соотношение размеров головы, туловища и конечностей у него по сравнению с другими видами высших приматов существенно ближе к пропорциям человеческого зародыша.

Фетализация - такие изменения строения и функционирования развивающихся структур зародыша, при которых во взрослом организме сохраняются некоторые, иногда очень важные черты, характерные для плодного периода развития. Примерами могут быть обилие хрящевой ткани в скелете современных земноводных, а у человека - форма ушной раковины и особенности волосяного покрова, сохраняющие черты плодного периода внутриутробного развития. Как эмбрионизация, так и фетализация позволяют организмам избавиться от специализированных особенностей взрослой формы, оказавшихся невыгодными для организма при изменении условий внешней среды или при ее смене.

У ряда насекомых и паразитических червей своеобразной адаптацией является такое эволюционное преобразование онтогенеза, как педогенез, или способность к размножению на личиночных стадиях развития. Пример - размножение путем партеногенеза личинок паразитических сосальщиков в организме промежуточного хозяина - брюхоногого моллюска. Эта особенность резко повышает плодовитость паразита, а кроме того полностью снимает конкуренцию между личинками и половозрелыми особями, обитающими в разных хозяевах.

Перечисленные комплексные эволюционные преобразования онтогенеза, лежащие в основе дальнейших филогенетических изменений и приводящие к снижению зависимости организма от разнообразных факторов среды, могут быть объединены общим термином - автономизация онтогенеза.

### 13.5. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Важным шагом в эволюции многоклеточных животных стало возникновение тканей. У двухслойных животных имеются варианты эпителиальной ткани, а появление третьего зародышевого листка, мезодермы, обеспечивает возможность дифференцировки мышечной, соединительной тканей и скелета, а также многоклеточных половых желез, в которых созревающие гаметы оказываются надежно защищены от неблагоприятных воздействий среды. Практически все трехслойные животные ведут активно подвижный образ жизни, благодаря чему приобретают билатеральный тип симметрии.

Следующий этап прогрессивной эволюции - сегментация тела, возникающая параллельно и независимо как у первичноротых, так и у вторичноротых. Она привела к дальнейшей активации двигательной функции организмов. В обеих группах поэтому закономерно появляется скелет: наружный хитиновый у первично- и внутренний - осевой в виде хорды или позвоночного столба, черепа и скелета подвижных конечностей - у вторичноротых (рис. 13.28).

Вместе с тем у трехслойных животных с интенсивным обменом веществ, активно перемещающихся с помощью мышц, возникают проблемы с выведением большого количества продуктов диссимиляции из тканей - производных мезодермы, в то время как эктодермальные и энтодермальные клетки выделяют их за счет диффузии соответственно либо наружу, либо в просвет пищеварительной полости. Поэтому именно у трехслойных впервые появляется и прогрессивно эволюционирует выделительная система.

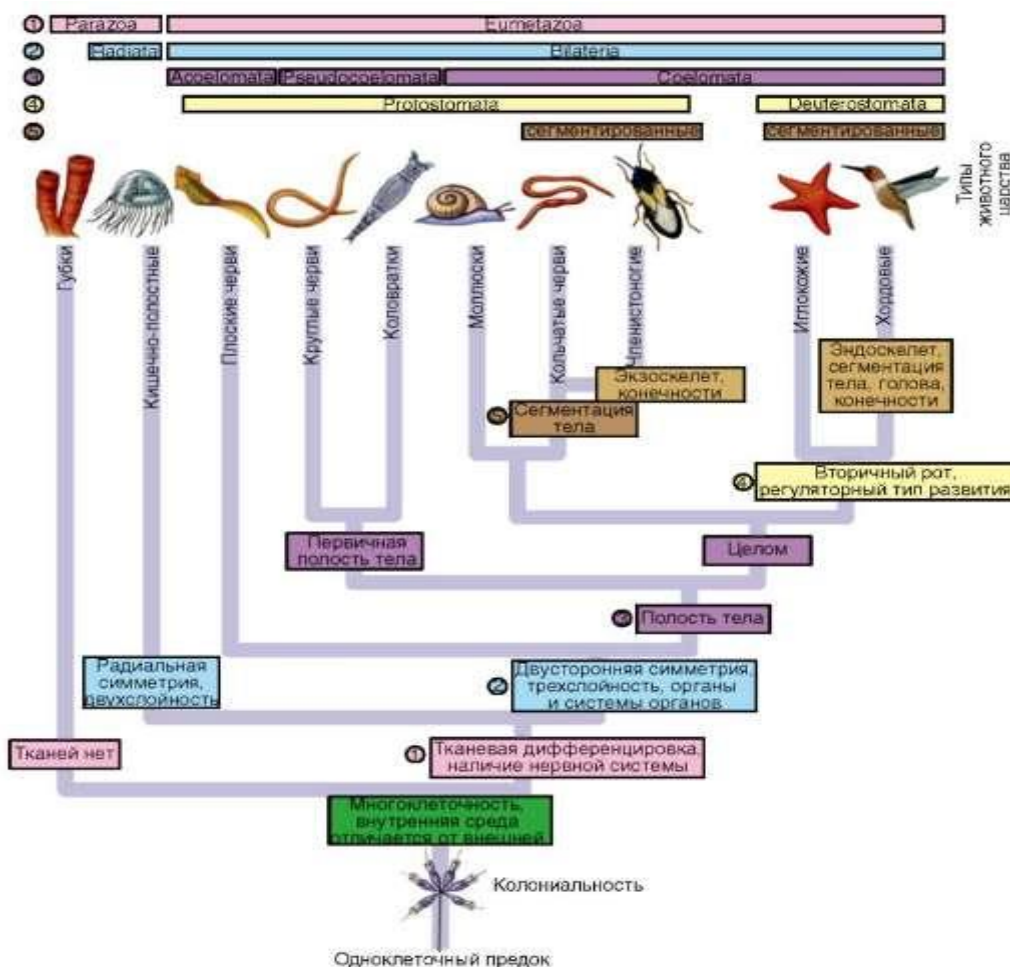


Рис. 13.28. Главные направления эволюции групп в животном царстве. Возможные филогенетические связи основных современных групп животных и узловые морфологические преобразования, сопровождающие их происхождение

Следующий значительный этап эволюции животных - возникновение вторичной полости тела, или целома, первоначально функционирующего как гидростатический скелет, а также выполняющего половую и выделительную функции в связи с тем, что продукты диссимиляции и половые клетки попадают в целом и только потом выделяются наружу (см. п. 14.5). Первичная полость тела низкоорганизованных многоклеточных не имеет собственной стенки, а целом имеет стенку мезодермальной природы.

Существенный этап дальнейшей эволюции многоклеточных - возникновение регуляторного типа эмбрионального развития (см. пп. 8.3.1 и 8.3.2), в результате которого в развивающемся зародыше доминирует целостность морфогенетических процессов над их составляющими. Благодаря этому зародыш развивается относительно автономно в соответствии со своей генетической программой и способен компенсировать даже серьезные повреждения. Организмы, характеризующиеся такими особенностями, относят к группе вторичноротых, в отличие от первичноротых, у которых эмбриональное развитие протекает по мозаичному типу (см. п. 8.3.1). Наиболее крупные систематические группировки в царстве Животные называют типами. За период существования жизни на Земле их было не менее 35. К настоящему времени некоторые из них вымерли; сейчас на Земле обитают животные 26 типов.

Интересно, что к концу протерозойской эры (2,7 млрд лет назад) на Земле уже существовали представители всех типов животного мира и основные узловые моменты в прогрессивной эволюции животных ими были пройдены. Число классов животного мира в этот период на Земле было больше, чем в настоящее время.

Существование разнообразных живых организмов на Земле на протяжении около 3 млрд лет, а также возникновение человека как биосоциального существа определяет в настоящее время картину современного органического мира.

### 13.5.1 ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА ХОРДОВЫЕ

При отсутствии твердого скелета у многих многоклеточных опорную функцию выполняет полость тела, заполненная жидкостью - так называемой гидроскелет. Возникновение плотного внутреннего опорного стержня - хорды стало важным ароморфозом, дав возможность животным активно перемещаться как в поисках пищи, так и спасаясь от хищников. В генотипе многих беспозвоночных имеется ген *Brachyury*, принимающий участие в контроле развития осевых структур. Он обнаружен и у Хордовых, в морфогенезе которых он также контролирует развитие осевого скелета и структур, связанных с ним.

Наиболее древние представители хордовых известны с раннего Кембрия. Изучение генетического материала современного человека по сравнению с представителями низших хордовых позволяет сделать вывод о том, что геном ланцетника существенно меньше человеческого, и в нем около 21 900 генов, кодирующих белки. У человека этих генов 25-30 тыс. В процессе прогрессивной эволюции хордовых изменения генома затрагивали большей частью регуляторные последовательности, а не структурные гены.

МГЭ составляют у ланцетника 30%, а у человека - 50%. Многие структурные гены ланцетника находятся в тех же участках генома и в соответствующих локусах хромосом, что и у человека. Так, 17 крупных фрагментов хромосом человека и ланцетника почти идентичны. В человеческом геноме те области, которые соответствуют 17 фрагментам хромосом ланцетника, составляют существенную часть.

Хордовые представляют собой наиболее высокоорганизованный тип в животном мире. Их общие черты перечислены ниже.

- Внутренний осевой скелет представлен хордой, которая присутствует в эмбриогенезе у всех представителей типа, а у высших дополняется, а затем и замещается позвоночником.

- Над хордой расположена центральная нервная система в виде нервной трубки с полостью - невроцелем.

- В боковых стенках глотки находятся жаберные щели, соединяющие ее полость с внешней средой. У рыб и некоторых земноводных они сохраняются в течение всей жизни, у высших хордовых - только в эмбриональном периоде.

- Задняя часть тела представлена хвостовым отделом. При этом в отличие от других многоклеточных животных анальное отверстие хордовых не имеет терминального расположения. Эта особенность хордовых особенно отчетливо заметна на зародышевых стадиях развития.

- Тело построено метамерно. У низших хордовых и у зародышей высших сегментация распространяется на все системы органов, у высших ярко выражена только в эмбриональном периоде. Позже она частично сохраняется только в опорно-двигательном аппарате, нервной и кровеносной системах.

- Органами поддержания равновесия и движения являются конечности, причем у низших хордовых большее значение имеют непарные, а у высших - парные.

Общий план строения хордовых представлен на рис. 13.29. На спинной стороне расположена нервная трубка, под ней - хорда или заменяющий ее позвоночник. Глубже находится пищеварительная трубка с развивающейся из нее дыхательной системой, а под ней - вентральный пульсирующий кровеносный сосуд или сердце. По бокам от нервной трубки и хорды лежат сомиты, а по бокам от кишки - спланхнотомы, внутри которых расположен целом.

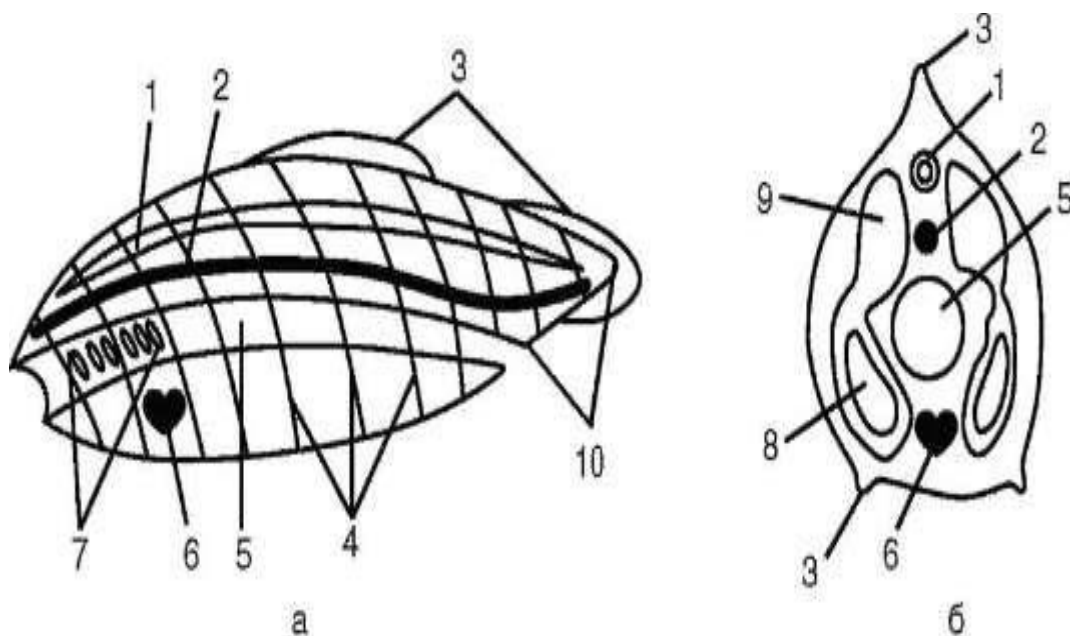


Рис. 13.29. Общий план строения хордового животного: а - вид сбоку; б - поперечный срез; 1 - нервная трубка; 2 - хорда; 3 - непарные и парные конечности; 4 - сегменты тела; 5 - пищеварительная трубка; 6 - пульсирующий кровеносный сосуд или сердце на вентральной стороне тела; 7 - жаберные щели в глотке; 8 - целом; 9 - сомит; 10 - хвостовой отдел тела

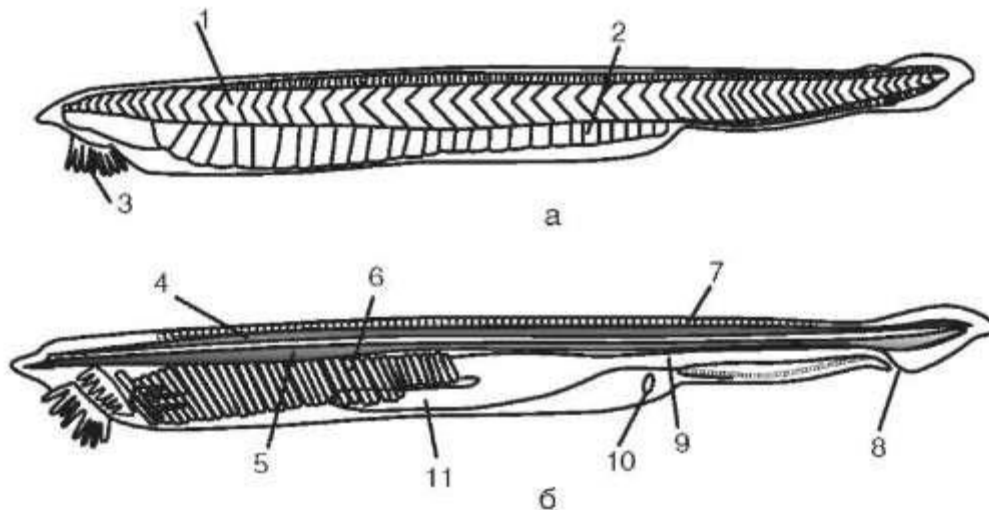
### 13.5.2. СИСТЕМАТИКА ТИПА ХОРДОВЫЕ

Из четырех подтипов хордовых - Полухордовые *Hemichordata*, Личиночно-хордовые *Urochordata*, Бесчерепные *Acrania* и Позвоночные *Vertebrata* - остановимся на двух последних, имеющих отношение к прогрессивному направлению в эволюции этого типа животных.

Подтип Бесчерепные состоит лишь из одного класса - Головохордовые *Cephalochordata*, к которому относится ланцетник; подтип Позвоночные включает следующие классы: Круглоротые *Cyclostomata*, Хрящевые рыбы *Chondrichthyes*, Костные рыбы *Osteichthyes*, Земноводные *Amphibia*, Пресмыкающиеся *Reptilia*, Птицы *Aves* и Млекопитающие *Mammalia*.

### 13.5.3. ПОДТИП БЕСЧЕРЕПНЫЕ ACRANIA

Характерная особенность животных этого подтипа, представителем которого является ланцетник *Branchiostoma lanceatum* (рис. 13.30), - малоподвижный придонный образ жизни и пассивное питание за счет фильтрации воды. Тело ланцетника полупрозрачно, покрыто однослойным цилиндрическим эпителием. Дерма развита слабо. Хорда тянется от головного до хвостового конца, а нервная трубка замкнута на спинной стороне неполно. В ней расположены светочувствительные глазки Гессе, обеспечивающие ланцетнику лишь восприятие света и темноты.





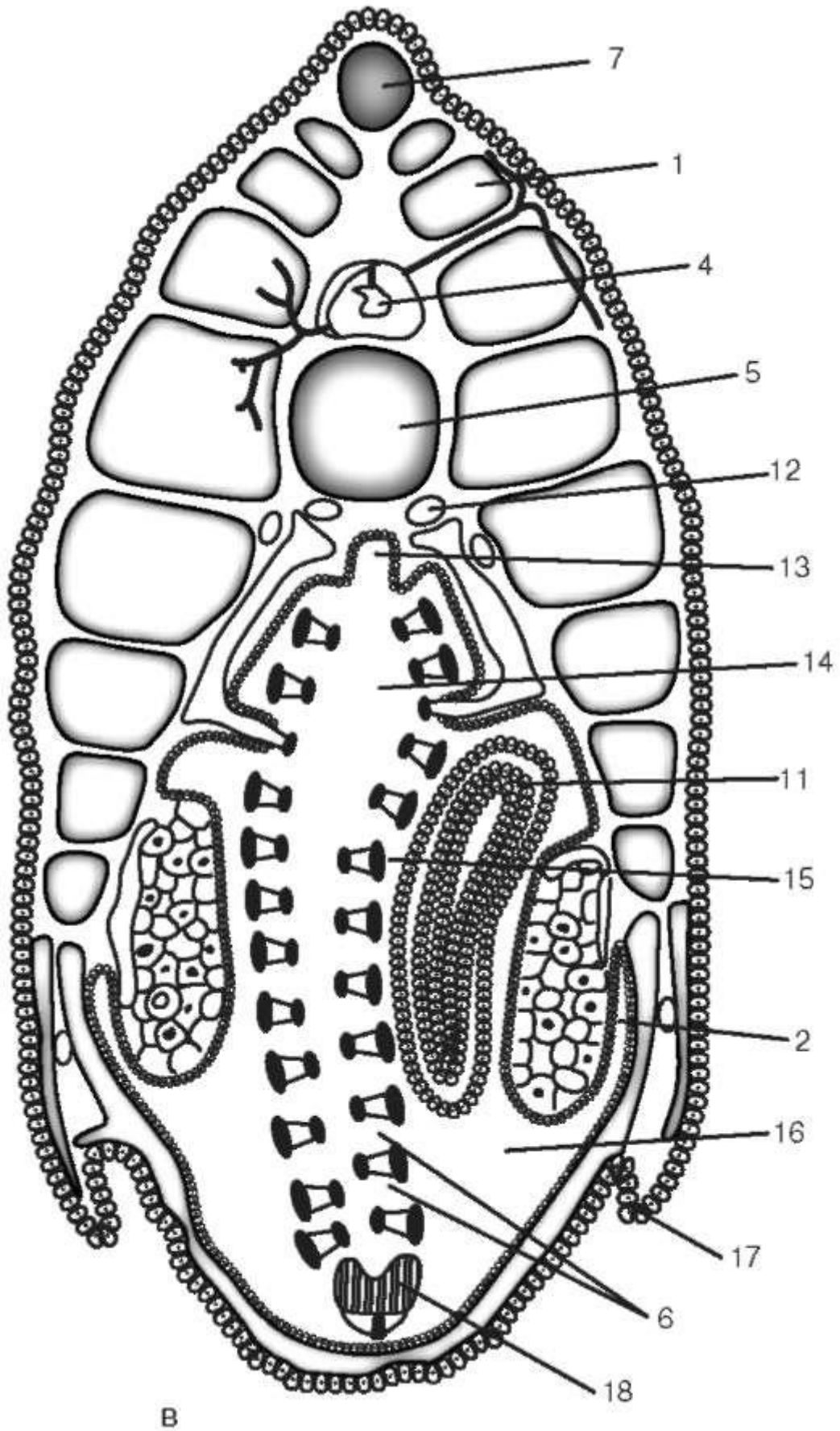


Рис. 13.30. Строение ланцетника: а - общий вид; б - сагиттальный срез; в - поперечный срез: 1 - миомер; 2 - гонада; 3 - щупальца предротовой воронки; 4 - спинной

мозг; 5 - хорда; 6 - жаберные щели; 7 - лучи (камеры) спинного плавника; 8 - анальное отверстие; 9 - кишечник; 10 - атри-опор; 11 - печеночный вырост; 12 - корень спинной аорты; 13 - наджаберная бороздка; 14 - глотка; 15 - жаберная перегородка; 16 - атриальная полость; 17 - метаплевральная складка; 18 - эндостиль

Около половины длины пищеварительной трубки составляет глотка, которая начинается позади ротовой полости и пронизана более чем 100 парами жаберных щелей, ведущих в околожаберную полость. Последняя открывается во внешнюю среду на брюшной стороне тела. Кишка в передней ее части снабжена печеночным выростом, гомологичным печени других хордовых, и заканчивается анальным отверстием. При поступлении воды через рот в глотку и далее в околожаберную полость осуществляется как оттеживание взвешенных в воде пищевых частиц, так и газообмен в кровеносных сосудах межжаберных перегородок.

Кровеносная система замкнута. Имеется один круг кровообращения, функцию сердца выполняет пульсирующая брюшная аорта.

Органы выделения - метамерно расположенные на межжаберных перегородках нефридии, состоящие из воронок, которые собирают продукты диссимиляции из целома и выводят их в околожаберную полость.

Метамерно организованы и половые железы, выделяющие гаметы по мере их созревания также в околожаберную полость и далее во внешнюю среду вне зависимости от наличия поблизости половозрелых организмов противоположного пола.

Данные сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии позволяют сделать вывод о том, что предками бесчерепных были мелкие свободноплавающие двустороннесимметричные существа с сегментированной мускулатурой и с небольшим числом жаберных щелей, открывающихся наружу. Так же, как и у ланцетника, питание их было пассивным и осуществлялось за счет фильтрации воды через жаберные щели, а половые продукты периодически выбрасывались в воду. Эти первичные бесчерепные дали начало двум ветвям в эволюции хордовых. Представители одной из них перешли к придонному образу жизни. От них произошли предки современных бесчерепных. Другая ветвь характеризовалась усилением двигательной активности. Арогенная эволюция в этой ветви хордовых привела к формированию подтипа Позвоночные.

#### 13.5.4. ПОДТИП ПОЗВОНОЧНЫЕ *VERTEBRATA*

Основные особенности образа жизни позвоночных - их активные перемещения в пространстве, обеспечивающие им эффективное разыскивание пищи и представителей противоположного пола при размножении. Это достигается следующими ароморфными чертами их организации: усовершенствованный опорно-двигательный аппарат (сегментированный позвоночник взамен хорды); конечности с собственными мышцами и скелетом; дифференцировка головы с черепом, содержащим головной мозг (состоит из пяти отделов); развитые органы чувств. Интенсификации обмена веществ способствует выделение специализированных органов дыхания - жабр или легких, а также дифференцировка сердца из брюшного кровеносного сосуда. Выведение продуктов диссимиляции осуществляется специализированным компактным органом - почкой. Половые продукты выделяются гонадами позвоночных только в период размножения в момент встречи особей противоположных полов (рис. 13.31).

Уникальная особенность эмбрионального развития подтипа Позвоночные - формирование нервного гребня в процессе замыкания нервной трубки на стадии первичного органогенеза. В его состав входят нейроэктодермальные клетки, образующие так называемую эктомезенхиму, и обладающие способностью к активной миграции и почти неограниченными потенциями к дифференцировке. Из них развиваются хрящевые и

костные элементы лицевого черепа, мимические мышцы, спинальные нервные ганглии, а также узлы вегетативной нервной системы, пигментные клетки кожи, клетки мозгового вещества надпочечников, элементы слухового анализатора, дентин зубов и много других структур. В связи с этим некоторые исследователи предлагают относить позвоночных не к трехслойным, а к четырехслойным животным, считая нервный гребень аналогом зародышевого листка.

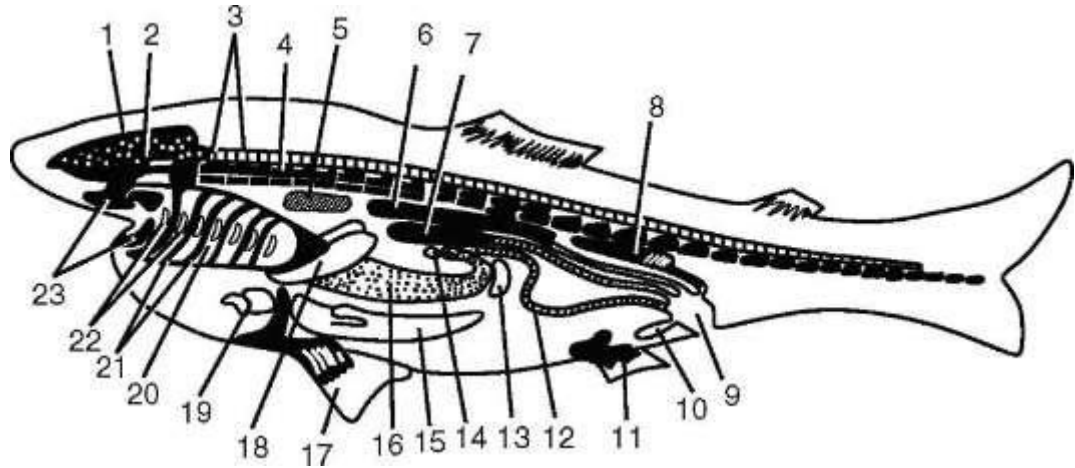


Рис. 13.31. Строение позвоночного челюстноротого животного: 1 - череп; 2 - головной мозг; 3 - позвоночник; 4 - спинной мозг; 5 - головная почка; 6 - туловищная почка; 7 - половая железа с протоком; 8 - тазовая почка; 9 - клоака; 10 - мочевой пузырь; 11 - задняя парная конечность; 12 - кишка; 13 - селезенка; 14 - поджелудочная железа; 15 - печень; 16 - желудок; 17 - передняя парная конечность; 18 - легкое; 19 - сердце; 20 - глотка; 21 - жаберные дуги; 22 - жаберные щели; 23 - челюсти

Появление нервного гребня у позвоночных связывают с дубликацией у их предковых форм гомеозисных Нох-генов *Distalless*, которые первоначально принимали участие в регуляции формирования структур, выступающих за пределы тела. У современных членистоногих эти гены определяют развитие зачатков конечностей. Их мутации у позвоночных приводят к комплексным нарушениям морфогенеза лицевой части черепа и мимических мышц, зубов, вестибулярного аппарата и слуха. Мутация *KII* приводит к нарушению пролиферации и миграции клеток не только нервного гребня, но и клеток-предшественников половых и клеток крови. У высших позвоночных при этом наблюдается стерильность, анемия, нарушение пигментации кожи и волос, а также дефект иннервации производных пищеварительной трубки и слухового анализатора.

Семь перечисленных выше классов типа позвоночных фактически являются ступенями, соответствующими поэтапному повышению уровня организации в этом филогенетическом стволе эволюционного дерева животного мира (рис. 13.32).

Класс Круглоротые *Cyclostomata* - наиболее архаичный среди позвоночных. Представители его смогли дожить до настоящего времени в основном благодаря переходу к паразитическому образу жизни. Представители - миноги и миксины. Главная их особенность - неподвижность рта, которая обусловлена особым строением жаберных дуг, выполняющих только функцию опоры для глотки. Имеются непарные спинные и хвостовые плавники.

Активизация питания - поиск и захват пищи - важнейшее аро-морфное приобретение надкласса Рыбы *Pisces*. Благодаря этому в отличие от бесчелюстных Круглоротых рыбы и все более высокоорганизованные позвоночные относятся к группе Челюстноротые *Gnathostomata*. Челюсти возникли в результате преобразования передних жаберных дуг (см. п. 14.2.1). Кроме того, у рыб прогрессивно развиваются парные

конечности с собственным скелетом, а у наиболее высокоорганизованных из них - и плавательный пузырь, выполняющий гидростатические функции.

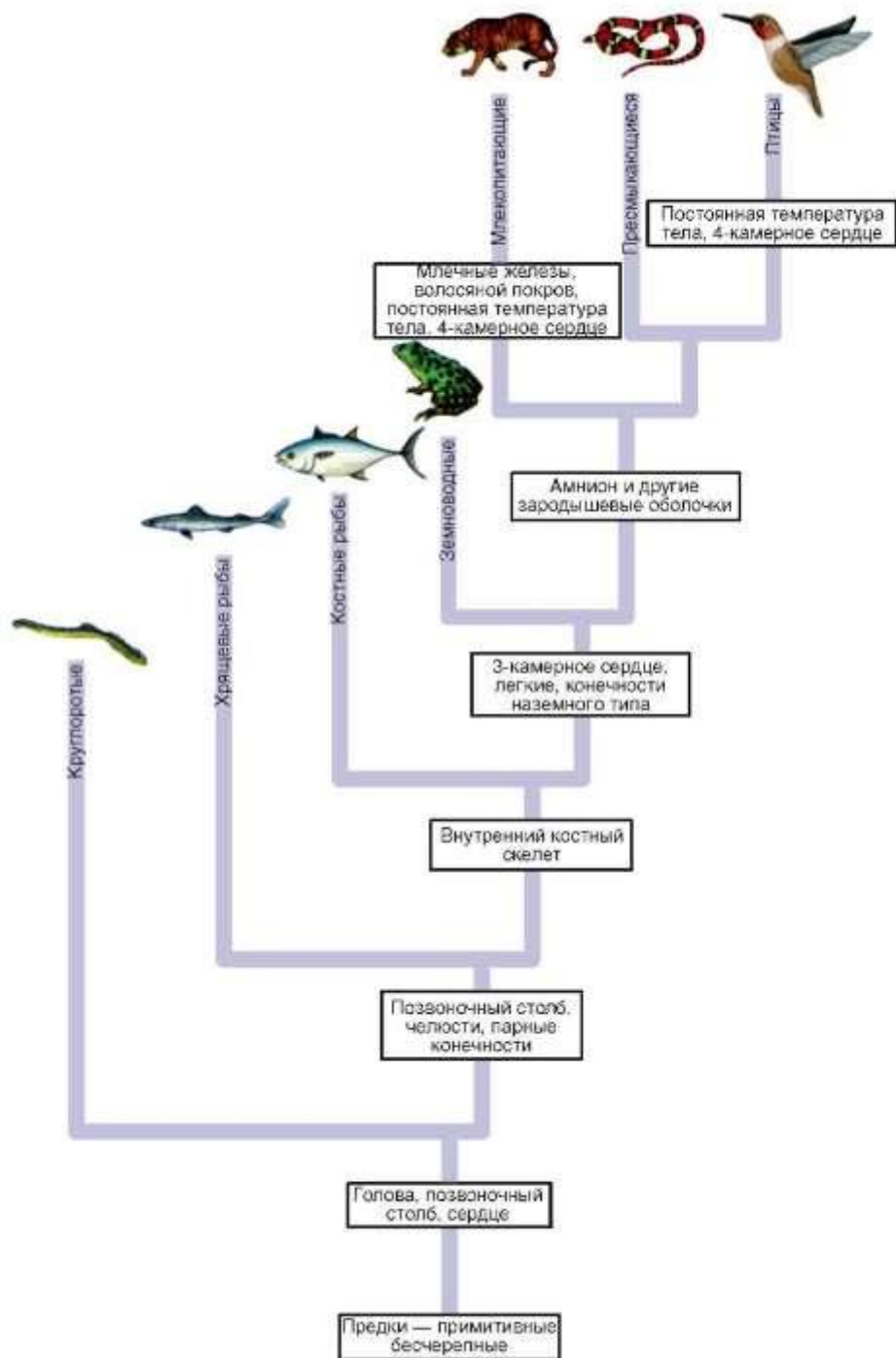


Рис. 13.32. Узловые моменты в прогрессивной эволюции позвоночных

Следующий этап в прогрессивной эволюции позвоночных - выход на сушу, обеспечивающийся дифференцировкой четырех парных конечностей и утратой у земноводных значения хвостового плавника как органа движения. В связи с этим земноводные вместе с более прогрессивными позвоночными объединяются в группу Четвероногие *Tetrapoda*. Выход на сушу сопровождается преобразованием плавательного пузыря в легкие и появлением в связи с этим двух кругов кровообращения и 3-камерного сердца.

Пресмыкающиеся *Reptilia* успешно преодолели барьер влажности. Они имеют сухую кожу, предохраняющую организм от высыхания, и стали независимыми от водной

среды даже при размножении, приобретая способность к внутреннему оплодотворению и откладке яиц с плотными оболочками и запасами жидкости. Амниотическая оболочка их зародышей, формирующаяся в ходе эмбриогенеза, создает благоприятные условия для их развития вне зависимости от влажности окружающей среды. Поэтому пресмыкающихся вместе с птицами и млекопитающими относят к группе Амниоты *Amniota*, или Первичноназемные животные.

Ключевая адаптация птиц и млекопитающих - их теплокровность, илигомойотермность, обеспечивающая резкий биологический прогресс этих классов благодаря независимости от климатических факторов среды. Эти классы объединяются в группу Гомойотермные.

Интересно, что птицы появились существенно позже ранних млекопитающих и имеют с ними большое количество общих признаков. В то же время млекопитающие представляют собой более обособленную группу, сохранившую и развившую некоторые черты, более близкие к земноводным, а не к пресмыкающимся.

Наконец, Плацентарные млекопитающие *Placentalia* характеризуются внутриутробным эмбриональным развитием, в еще меньшей степени, чем у пресмыкающихся, зависящим от окружающей среды. Выкармливание потомства молоком значительно повышает шансы на выживание.

Кроме того, преимущественное развитие в центральной нервной системе коры больших полушарий переднего мозга обеспечивает кардинальное усложнение поведения на фоне превалирования условных рефлексов над безусловными и формирования сложных инстинктов. Особенности биологической организации класса Млекопитающие *Mammalia* и отряда Приматы *Primates* стали предпосылкой происхождения человека именно в рамках этого отряда.

### Вопросы для самоконтроля

1. Что означает термин макроэволюция?
2. Определите следующие понятия: уровень организации, аро- и алло-генез, филетическая, дивергентная и конвергентная эволюция, биологический, морфофизиологический и неограниченный прогресс.
3. Является ли онтогенез кратким и сжатым повторением предшествующего филогенеза?
4. Объясните, какими путями происходит эволюция индивидуального развития.
5. Охарактеризуйте общие закономерности морфофункциональных преобразований биологических структур.
6. Дайте определения атавистических и аллогенных пороков развития.
7. Что называется онтогенетическими корреляциями и филогенетическими координациями? Каково значение понимания этих феноменов для практического врача?
8. Что означают термины «градуализм» и «сальтационизм»?
9. Какова роль мобильных генетических элементов в процессе эволюции?
10. Каково значение экологических кризисов в эволюционном процессе?
11. Каково значение в эволюции НОХ-генов?
12. Какое значение в эволюции могут иметь изменения места положения в геноме мобильных генетических элементов?
13. Имеют ли эволюционное значение мутации в некодирующих последовательностях нуклеотидов генома?

14. Каково значение хромосомных и геномных перестроек в процессе видообразования?
15. Что называется парамутациями и могут ли они играть роль в эволюции?
16. В чем заключается блочный принцип эволюционных преобразований?
17. Как связаны друг с другом процессы онто- и филогенеза?
18. Что представляют собой филэмбриогенезы и какие их формы известны?
19. Объясните термины «аллогенные» и «атавистические» аномалии развития. Чем они сходны и в чем их отличия?
20. По каким признакам человек относится к типу Хордовые?

## **Глава 14. ФИЛОГЕНЕЗ СИСТЕМ ОРГАНОВ ХОРДОВЫХ**

Филогенез систем органов хордовых рассмотрен в соответствии с прогрессивным направлением эволюции этого типа животных от подтипа Бесчерепные до класса Млекопитающие. Организация систем органов класса Птицы не описана в связи с тем, что птицы произошли от пресмыкающихся значительно позже млекопитающих и являются боковой ветвью эволюции хордовых.

### **14.1. НАРУЖНЫЕ ПОКРОВЫ**

Покровы любых животных всегда выполняют функцию восприятия внешних раздражений, а также защищают тело от вредных воздействий среды. Интенсификация первой функции покровов приводит в процессе эволюции многоклеточных животных к возникновению нервной системы и органов чувств. Интенсификация второй функции также сопровождается дифференцировкой. Кроме того, характерно расширение функций, в результате чего кожа как орган защиты участвует также в газообмене, терморегуляции и выделении, выкармливании потомства. Это связано с усложнением строения слоев кожи, появлением и дальнейшим преобразованием многочисленных придатков и желез.

У всех хордовых кожа имеет двойное - экто- и мезодермальное - происхождение. Из эктодермы развивается эпидермис, из мезодермы - дерма. Для бесчерепных характерна слабая степень дифференцированности обоих слоев кожи. Эпидермис однослойный цилиндрический, содержащий одноклеточные слизистые железы, дерма рыхлая, содержит небольшое количество соединительнотканых клеток.

В подтипе Позвоночные эпидермис становится многослойным, причем в нижнем слое клетки постоянно размножаются, а в верхних слоях - дифференцируются, гибнут и слущиваются. В дерме появляются соединительнотканые волокна, придающие покровам прочность. Кожа образует придатки, многообразные в зависимости от образа жизни и уровня организации, а также железы, выполняющие различные функции.

У рыб в эпидермисе железы одноклеточные. Как и у ланцетника, они выделяют слизь, облегчающую движения в воде. Тело рыб покрыто чешуей, имеющей разное строение в зависимости от их систематического положения. Чешую хрящевых рыб называют плакоидной. Она имеет форму шипа и состоит из дентина, покрытого снаружи эмалью (рис. 14.1). Дентин мезодермального происхождения, он образуется за счет функционирования соединительнотканых клеток, выпячивающихся наружу в виде сосочка. Эмаль, представляющая собой более твердое, чем дентин, неклеточное вещество, формируется сосочком эпидермиса и покрывает плакоидную чешую снаружи.

Вся поверхность тела хрящевых рыб, а также ротовая полость, слизистая оболочка которой происходит из эктодермы, покрыты плакоидной чешуей. Естественно, что функции чешуи в ротовой полости связаны с захватом и удержанием пищи, поэтому они сильно увеличены и являются зубами. У костных рыб чешуя иного типа. Она имеет вид тонких круглых костных пластинок, покрытых тонким слоем эпидермиса. Костная чешуя развивается полностью за счет дермы, но по происхождению связана с примитивной плакоидной.

Кожа примитивных вымерших земноводных - стегоцефалов - соответствовала покровам рыб и тоже была покрыта чешуей. Современные амфибии имеют тонкую гладкую кожу без чешуи, принимающую участие в газообмене. Этому способствует наличие большого числа многоклеточных слизистых желез, секрет которых постоянно увлажняет покровы и обладает бактерицидными свойствами. Некоторые кожные железы ряда земноводных дифференцировались в органы-продуценты токсинов, защищающих их от врагов (см. п. 23.1).

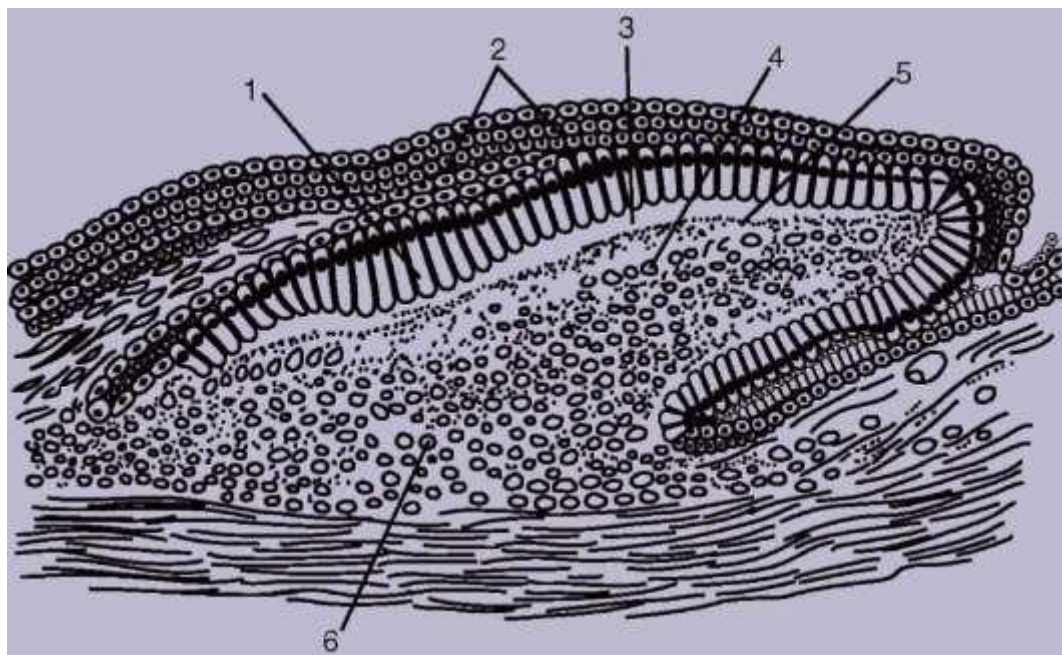


Рис. 14.1. Закладка плакоидной чешуи: 1 - клетки-эмалеобразователи; 2 - эпидермис; 3 - эмаль; 4 - склеробласты-дентинообразователи; 5 - дентин; 6 - сосочек дермы

Пресмыкающиеся, перешедшие полностью к наземному существованию, имеют сухую кожу, не участвующую в дыхании. Верхний слой эпидермиса ороговеет. Роговые чешуйки у некоторых рептилий тонки и эластичны, у других - сливаются вместе, образуя, как у черепах, мощный роговой панцирь. Большинство пресмыкающихся по мере роста линяют, сбрасывая периодически свой роговой покров. Современные пресмыкающиеся не имеют кожных желез.

Кожные покровы млекопитающих построены наиболее сложно в связи с выполнением ими многообразных функций. Характерны различные производные кожи: волосы, когти, рога, копыта, а также потовые, сальные и молочные железы. Более примитивные млекопитающие - насекомоядные, грызуны и некоторые другие - наряду с волосным покровом сохранили также роговые чешуи на хвосте. Волосы у них растут в промежутках между чешуйками, группами по 3-7. У более прогрессивных млекопитающих, утративших чешуи, сохраняется такое же расположение волос (рис. 14.2), покрывающих практически все тело, кроме некоторых участков, например подошв и ладоней у человека.

Волосы многих млекопитающих дифференцированы на типичные, служащие для терморегуляции, и большие, или вибриссы, основания которых связаны с чувствительными нервными окончаниями. У большинства млекопитающих вибриссы расположены в области рта и носа, у приматов они редуцированы в связи с усилением осязательной функции передних конечностей, у многих яйцекладущих и сумчатых - разбросаны по всему телу. Это может свидетельствовать о том, что волосяной покров предков млекопитающих первично выполнял осязательные функции, а затем, по мере увеличения количества волос, стал принимать участие в терморегуляции. В онтогенезе человека закладывается большее количество волосяных зачатков, но к концу эмбриогенеза наступает редукция большинства из них.

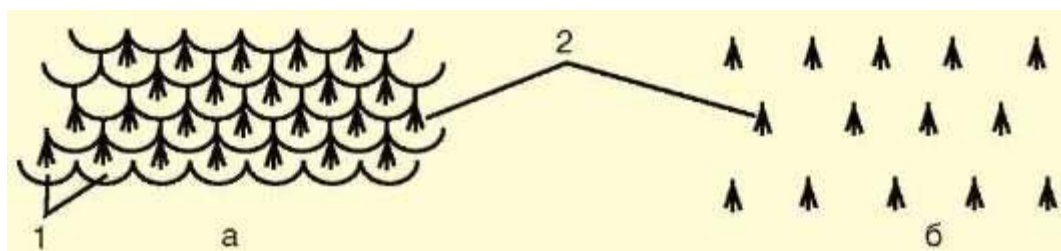


Рис. 14.2. Расположение волос у млекопитающих: а - на хвосте грызунов; б - на других участках тела; 1 - роговые чешуйки; 2 - группы волос, расположенные в шахматном порядке

Потовые железы млекопитающих гомологичны кожным железам амфибий. Их секрет может быть слизистым, содержать белки и жир. Некоторые потовые железы дифференцировались у ранних млекопитающих в млечные железы. У яйцекладущих (утконос, ехидна) млечные железы сходны с потовыми по строению и развитию. По краям развивающегося соска молочной железы можно обнаружить последовательные переходы от типичных потовых к млечным железам (рис. 14.3). Количество млечных желез и сосков коррелирует с плодовитостью (от 25 до одной пары), но в эмбриогенезе всех млекопитающих на брюшной поверхности закладываются «млечные линии», тянущиеся от подмышечной впадины до паха. Впоследствии на этих линиях дифференцируются соски, большая часть которых затем подвергается редукции и исчезает (рис. 14.4). Так, в эмбриогенезе человека закладывается вначале пять пар сосков, а впоследствии остается лишь одна.

Сальные железы образуются в коже только у млекопитающих. Их секрет, смазывая волосы и поверхность кожи, придает им несмачиваемость и эластичность.



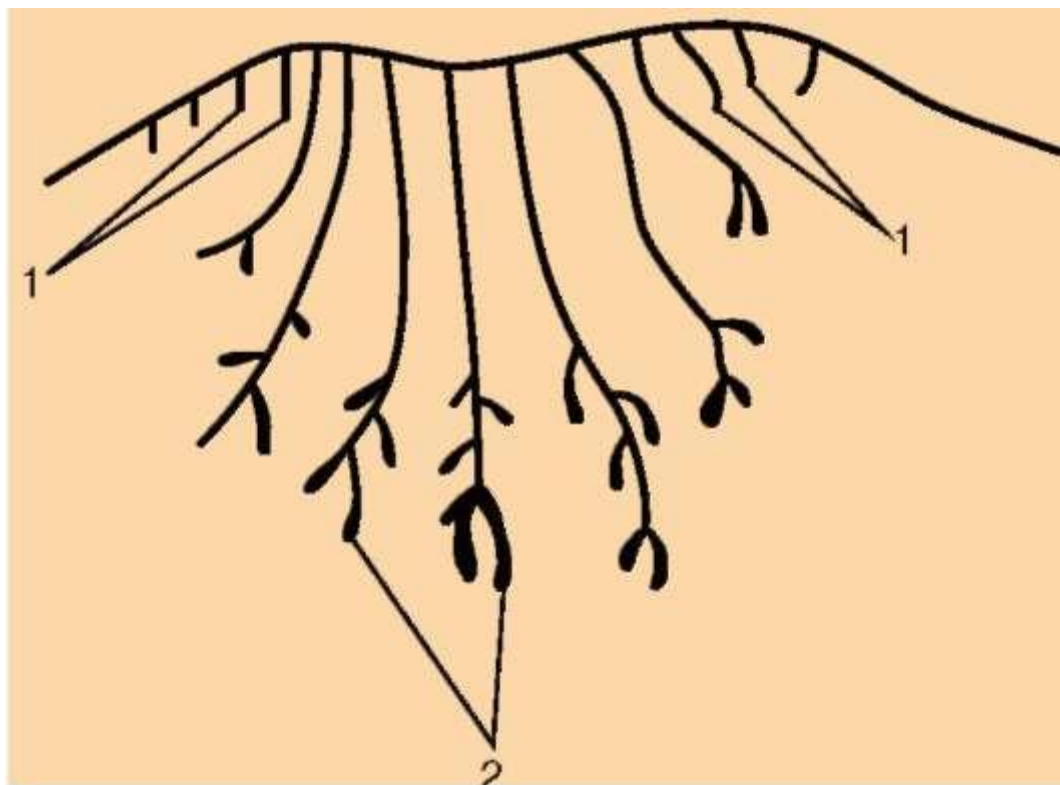


Рис. 14.3. Строение развивающегося соска млекопитающего. Виден постепенный переход от потовых (1) к млечным (2) железам

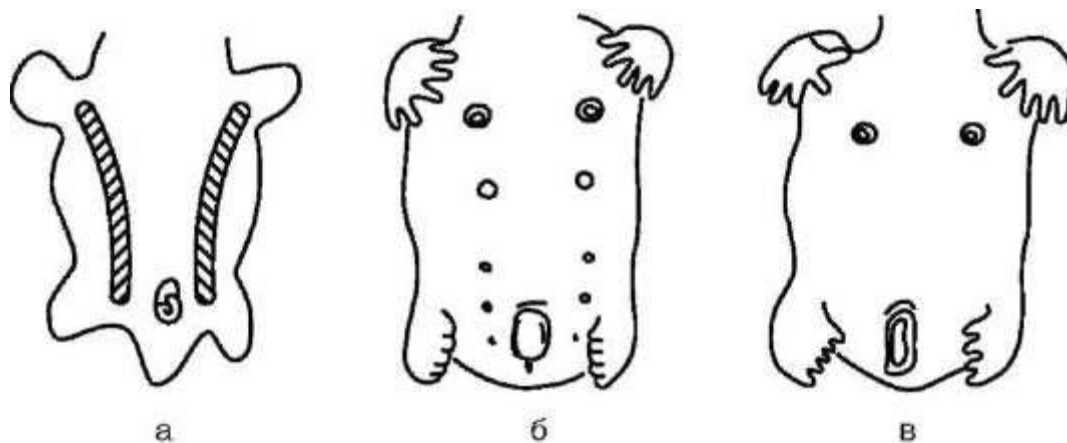


Рис. 14.4. Закладка и развитие млечных желез у зародыша человека: а - зародыш в возрасте 5 нед (видны млечные линии); б - дифференцировка пяти пар сосков; в - зародыш в возрасте 7 нед

Онтогенез покровов и придатков кожи млекопитающих и человека отражает их эволюцию по типу архаллаксиса. Действительно, ни зачатки роговых чешуй, характерных для пресмыкающихся, ни более ранние формы придатков кожи в их эмбриогенезе не рекапитулируют. При этом на стадии вторичного органогенеза развиваются сразу зачатки волосяных фолликулов. Нарушения раннего онтогенеза кожных покровов человека могут вызвать возникновение некоторых малосущественных атавистических пороков развития (рис. 14.5): гипертрихоз (повышенное оволосение), полителию (увеличенное число сосков), полимастию (увеличенное число млечных желез). Все они связаны с нарушением редукции избыточного числа этих структур и отражают эволюционную связь человека с наиболее близкими предковыми формами - млекопитающими. Именно поэтому у человека и других млекопитающих невозможно рождение потомства с атавистическими признаками кожных покровов, характерными для более отдаленных предков. Один из

самых известных признаков недоношенности новорожденных - повышенное оволосение кожи. Вскоре после рождения избыточные волосы обычно выпадают, а их фолликулы редуцируются.



Рис. 14.5. Атавистические аномалии развития покровов у человека: а - гипертрихоз; б – полимастия

## 14.2. ОПОРНО-ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ

Филогенез двигательной функции лежит в основе прогрессивной эволюции животных. Поэтому уровень их организации в первую очередь зависит от характера двигательной активности, которая определяется особенностями организации опорно-двигательного аппарата, претерпевшего в типе Хордовые большие эволюционные преобразования в связи со сменой сред обитания и изменения форм локомоции. Действительно, водная среда у животных, не имеющих наружного скелета, предполагает однообразные движения за счет изгибов всего тела, в то время как жизнь на суше более способствует их перемещению с помощью конечностей.

Рассмотрим в отдельности эволюцию скелета и мышечной системы.

### 14.2.1. СКЕЛЕТ

У хордовых скелет внутренний. По строению и функциям подразделяется на осевой, скелет конечностей и головы.

#### 14.2.1.1. Осевой скелет

В подтипе Бесчерепные имеется только осевой скелет в виде хорды. Она построена из сильно вакуолизированных клеток, плотно прилегающих друг к другу и покрытых снаружи общими эластической и волокнистой оболочками. Упругость хорде придают тургорное давление ее клеток и прочность оболочек. Хорда закладывается в онтогенезе всех хордовых и выполняет у более высокоорганизованных животных не столько опорную, сколько морфогенетическую функцию, являясь органом, осуществляющим эмбриональную индукцию.

На протяжении всей жизни у позвоночных хорда сохраняется только у круглоротых и некоторых низших рыб. У всех остальных животных она редуцируется. У человека в постэмбриональном периоде сохраняются рудименты хорды в виде *nucleus pulposus* межпозвоночных дисков. Сохранение избыточного количества хордального материала при нарушении его редукции чревато возможностью развития у человека опухолей - хордом, возникающих на его основе.

У всех позвоночных хорда постепенно вытесняется позвонками, развивающимися из склеротомов сомитов, и функционально заменяется позвоночным столбом. Это один из выраженных примеров гомотопной субституции органов (см. п. 13.4). Формирование позвонков в филогенезе начинается с развития их дуг, охватывающих нервную трубку и становящихся местами прикрепления мышц. Начиная с хрящевых рыб, обнаруживается окрящевание оболочки хорды и разрастание оснований позвонковых дуг, в результате чего формируются тела позвонков. Тело каждого позвонка образуется из остеогенной ткани склеротомов двух соседних сомитов таким образом, что передняя половина каждого позвонка развивается из задней части переднего сомита, а задняя - из передней части заднего. Срастание верхних позвонковых дуг над нервной трубкой образует остистые отростки и позвоночный канал, в который заключена нервная трубка (рис. 14.6).

Замещение хорды позвоночным столбом - более мощным органом опоры, имеющим сегментарное строение, - позволяет увеличить общие размеры тела и активизирует двигательную функцию. Дальнейшие прогрессивные изменения позвоночного столба связаны с тканевой субституцией - заменой хрящевой ткани на костную, начиная с костных рыб, а также с дифференцировкой его на отделы.

У рыб только два отдела позвоночника: туловищный и хвостовой. Это связано с перемещением их в воде за счет изгибов тела.

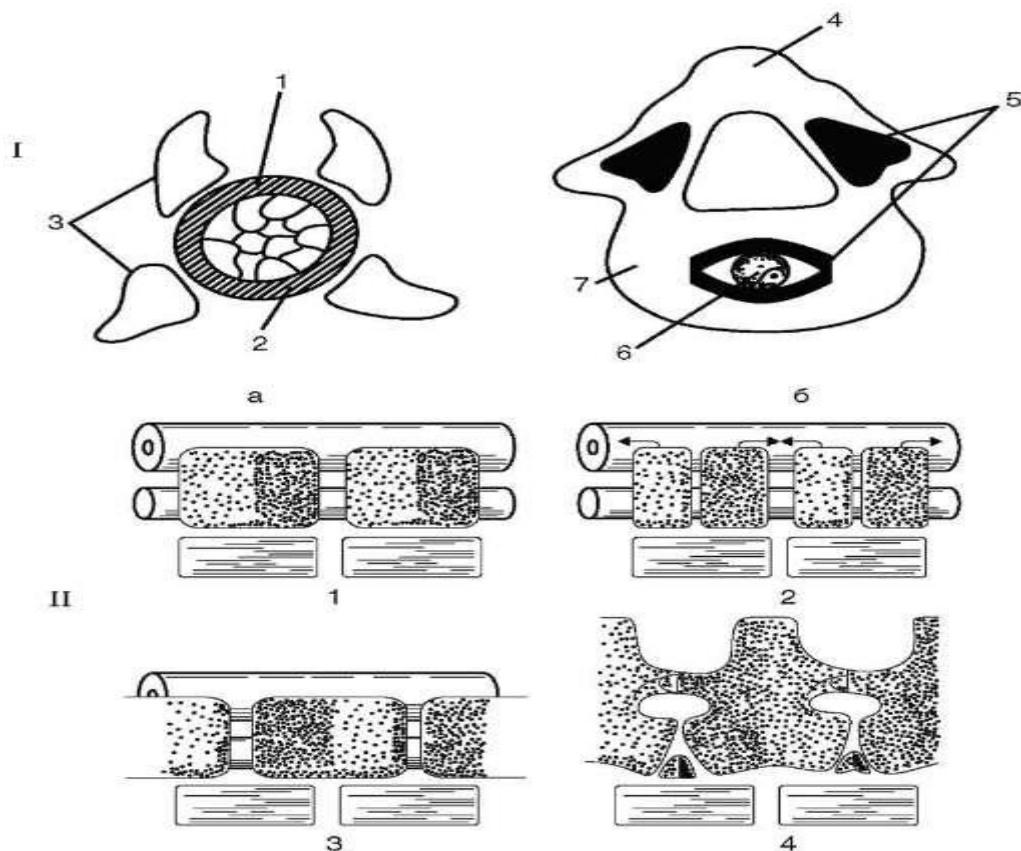


Рис. 14.6. Развитие позвонков у позвоночных: I - фронтальная проекция: а - ранний этап; б - последующая стадия; 1 - хорда; 2 - оболочка хорды; 3 - верхние и нижние позвонковые дуги; 4 - остистый отросток; 5 - зоны окостенения; 6 - рудимент хорды; 7 -

хрящевое тело позвонка; II - боковая проекция: 1 - сегменты дорзальной мезодермы; 2 - парные закладки тел позвонков в каждом сегменте; 3 - формирование тел позвонков за счет сращения их зачатков из соседних сегментов; 4 - тела позвонков, сформированные из парных зачатков соседних сегментов

Земноводные приобретают также шейный и крестцовый отделы, представленные каждый одним позвонком. Первый обеспечивает большую подвижность головы, а второй - опору задним конечностям.

У пресмыкающихся удлиняется шейный отдел позвоночника, первые два позвонка которого подвижно соединены с черепом и обеспечивают большую подвижность головы. Появляется поясничный отдел, еще слабо отграниченный от грудного, а крестец состоит уже из двух позвонков.

Млекопитающие характеризуются стабильным числом позвонков в шейном отделе, равным 7. В связи с большим значением в движении задних конечностей крестец образован 5-10 позвонками. Поясничный и грудной отделы четко отграничены друг от друга.

У рыб все туловищные позвонки несут ребра, не срастающиеся друг с другом и с грудиной. Они придают телу устойчивую форму и обеспечивают опору мышцам, изгибающим тело в горизонтальной плоскости. Эта функция ребер сохраняется у всех позвоночных, совершающих змеевидные движения, - у хвостатых земноводных и пресмыкающихся, поэтому у них ребра также располагаются на всех позвонках, кроме хвостовых.

У пресмыкающихся часть ребер грудного отдела срастается с грудиной, формируя грудную клетку, а у млекопитающих в состав грудной клетки входит 12-13 пар ребер.

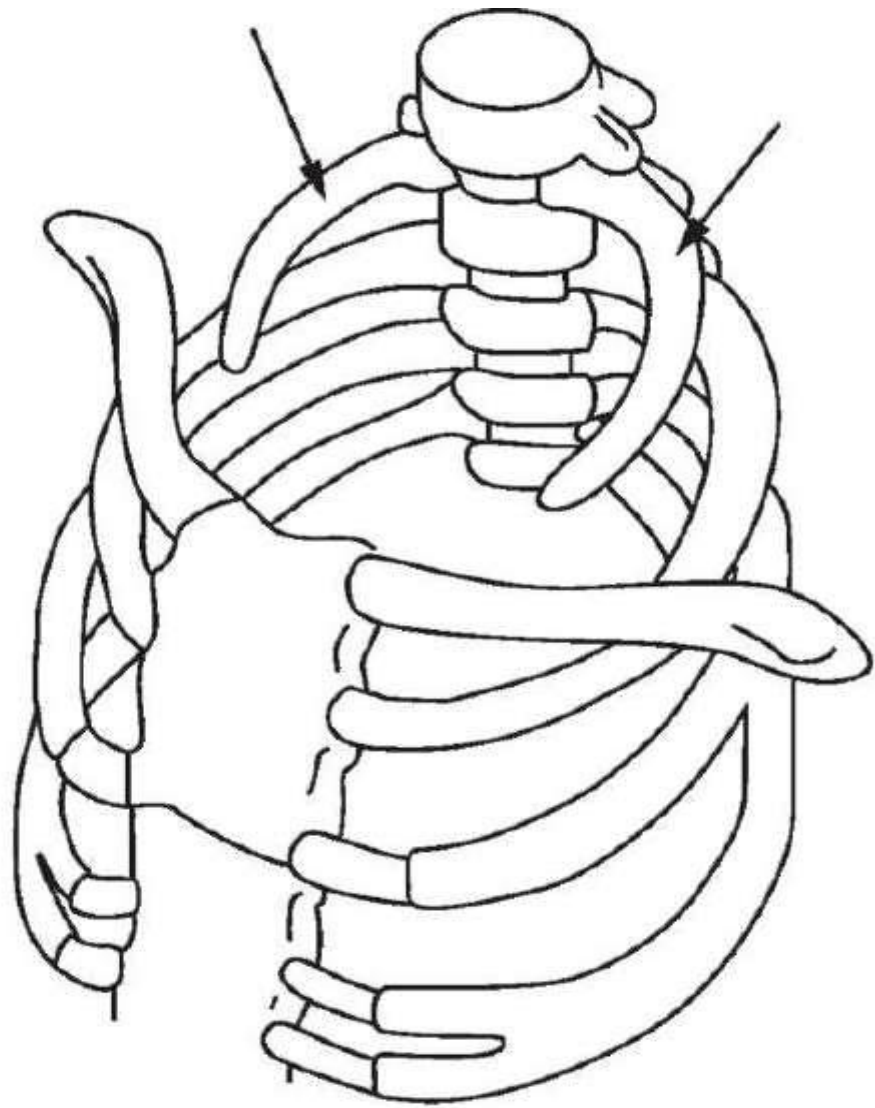
Онтогенез осевого скелета человека рекапитулирует основные филогенетические стадии его становления: в периоде нейруляции закладывается хорда, заменяющаяся впоследствии хрящевым, а затем и костным позвоночником. На шейных, грудных и поясничных позвонках развивается по паре ребер, после чего шейные и поясничные ребра редуцируются, а грудные срастаются спереди друг с другом и с грудиной, формируя грудную клетку.

Нарушение онтогенеза осевого скелета у человека может выразиться в таких атавистических пороках развития, как несрастание остистых отростков позвонков, в результате чего формируется *spina bifida* - дефект позвоночного канала. При этом часто через дефект выпячиваются мозговые оболочки и образуется спинномозговая грыжа (рис. 14.7).

Нарушение сращения парных зачатков тел позвонков, развивающихся из двух соседних сомитов, приводит к формированию так называемых *hemivertebrae*, или полупозвонков.

В возрасте 1,5-3 мес зародыш человека обладает хвостовым отделом позвоночника, состоящим из 8-11 позвонков. Нарушение их редукции объясняет возможность возникновения такой известной аномалии осевого скелета, как персистирование хвоста.

Нарушение редукции шейных и поясничных ребер лежит в основе их сохранения в постнатальном онтогенезе.



а



б

Рис. 14.7. Аномалии развития осевого скелета: а - рудиментарные шейные ребра (показаны стрелками); б - несращение остистых отростков позвонков в поясничной и крестцовой областях. Спинномозговая грыжа (фото)

#### 14.2.1.2. Скелет головы

Продолжением осевого скелета спереди является осевой, или мозговой, череп, служащий для защиты головного мозга и органов чувств. Рядом с ним развивается висцеральный, или лицевой, череп, образующий опору передней части пищеварительной трубки. Обе части черепа развиваются по-разному и из разных зачатков. На ранних этапах эволюции и онтогенеза они не связаны между собой, но позже эта связь возникает.

В задней части осевого черепа в процессе развития обнаруживаются следы сегментации, поэтому считают, что он представляет собой результат слияния друг с другом закладок передних позвонков. В состав мозгового черепа включаются также закладки хрящевых капсул мезен-химального происхождения, окружающие органы слуха, обоняния и зрения. Кроме того, часть мозгового черепа (лежащая впереди от турецкого седла), не имеющая сегментации, развивается, по-видимому, как новообразование в связи с увеличением размеров переднего мозга.

Филогенетически мозговой череп прошел три стадии развития: перепончатую, хрящевую и костную.

У круглоротых он практически весь перепончатый и не имеет передней, несегментированной, части.

Череп хрящевых рыб почти полностью хрящевой, причем включает в себя как заднюю, первично сегментированную, часть, так и переднюю.

У костных рыб и остальных позвоночных осевой череп становится костным за счет процессов окостенения хряща в области его основания (основная, клиновидная, решетчатая кости) и за счет возникновения покровных костей в верхней его части (теменные, лобные, носовые кости). Кости осевого черепа в процессе прогрессивной эволюции претерпевают олигомеризацию. Об этом свидетельствует появление большого числа зон окостенения и последующее слияние их вместе при формировании таких костей, как лобная, височная и др. Широко известны у человека такие аномалии мозгового черепа, как наличие межтеменных, а также двух лобных костей с метопическим швом между ними (рис. 14.8). Никакими патологическими явлениями они не сопровождаются и поэтому обнаруживаются обычно случайно после смерти.

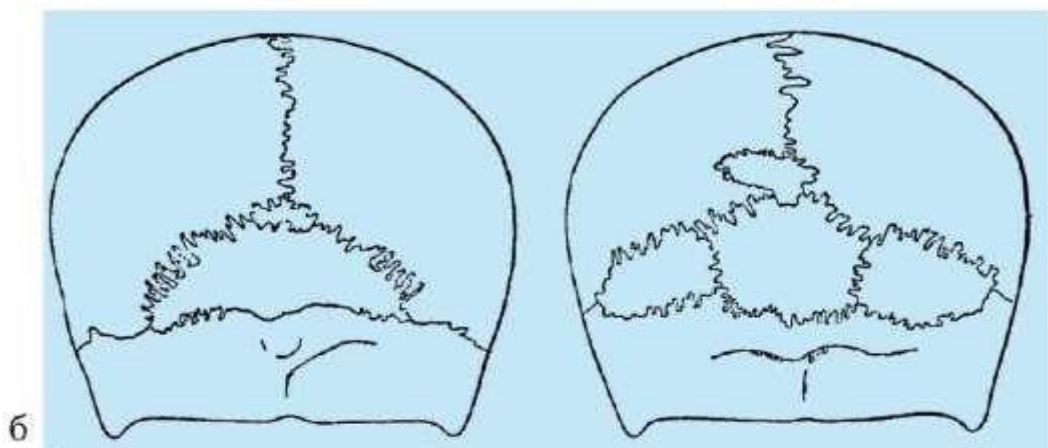
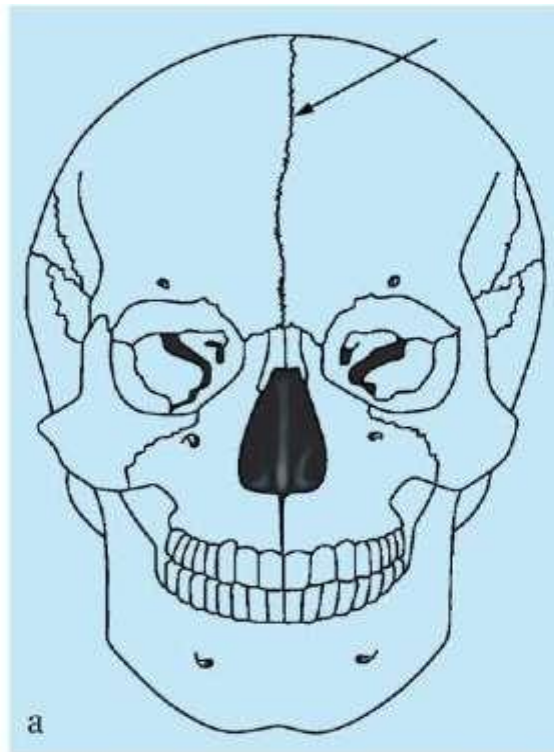


Рис. 14.8. Аномалии развития мозгового черепа человека: а - череп с метопическим швом; б - черепа людей с добавочными костями в затылочной области

Дефект сращения теменных костей мозгового черепа называется *cranium bifidum*. При этом у новорожденного почти всегда наблюдается грыжа головного мозга.

Висцеральный череп впервые появляется также у низших позвоночных. Он формируется из мигрирующих клеток передней части нервного гребня, то есть из мезенхимы эктодермального происхождения, которая группируется в виде сгущений, имеющих форму дужек, в промежутках между жаберными щелями глотки. Первые две дужки получают особенно сильное развитие и дают начало челюстной и подъязычной дугам взрослых животных. Следующие дуги в числе 4-5 пар выполняют опорную функцию для жабр и называются жаберными (рис. 14.9, а). Предпосылка таких изменений судьбы клеток нервного гребня - их освобождение от участия в формировании сегментарных чувствительных спинальных ганглиев, отсутствующих в головном отделе тела позвоночных. Кроме того, именно у них при образовании переднего отдела нервной трубки формируется особенно обширная масса клеток нервного гребня.

У хрящевых рыб впереди челюстной дуги располагаются обычно еще 1-2 пары предчелюстных дуг, имеющих рудиментарный характер. Это свидетельствует о том, что у

предков позвоночных имелось большее число висцеральных дуг, чем 6 или 7, а их дифференцировка происходила на фоне олигомеризации.

Челюстная дуга состоит из двух хрящей. Верхний называют нёбно-квадратным, он выполняет функцию первичной верхней челюсти. Нижний, или меккелев, хрящ - первичная нижняя челюсть. На вентральной стороне глотки меккелевы хрящи соединены друг с другом таким образом, что челюстная дуга кольцом охватывает ротовую полость. Вторая висцеральная дуга с каждой стороны состоит из гиомандибулярного хряща, сращенного с основанием мозгового черепа, и гиоида, соединенного с меккелевым хрящом. Таким образом, у хрящевых рыб обе первичные челюсти соединены с осевым черепом через вторую висцеральную дугу, в которой гиомандибулярный хрящ выполняет роль подвески к мозговому черепу. Такой тип соединения челюстей и осевого черепа называют гиостильным. У костных рыб начинается замещение первичных челюстей вторичными, состоящими из накладных костей - челюстной и предчелюстной сверху и зубной внизу. Нёбно-квадратный и меккелев хрящи при этом уменьшаются в размерах и смещаются кзади. Гиомандибулярный хрящ продолжает выполнять функции подвески, поэтому череп остается гио-стильным. Земноводные в связи с переходом к наземному существованию претерпели значительные изменения висцерального черепа. Жаберные дуги частично редуцируются, а частично, меняя функции, входят в состав хрящевого аппарата гортани. Челюстная дуга своим верхним элементом - нёбно-квадратным хрящом - срастается полностью с основанием мозгового черепа, и череп становится, таким образом, ау-тостильным. Гиомандибулярный хрящ, сильно редуцированный и освобожденный от функции подвески, располагаясь в области первой жаберной щели внутри слуховой капсулы, взял на себя функцию слуховой косточки - столбика, - передающей звуковые колебания от наружного к внутреннему уху.

I



II

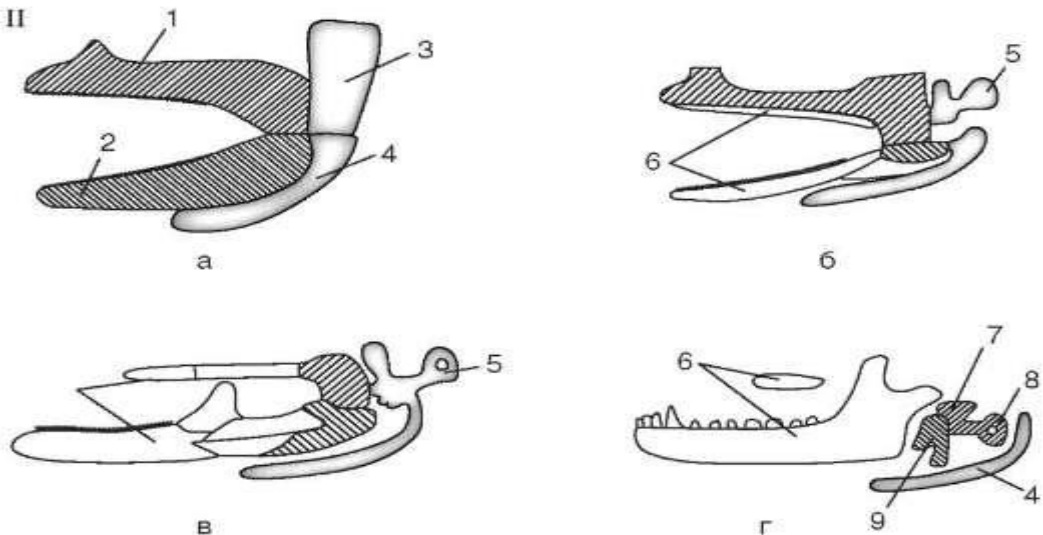




Рис. 14.9. Происхождение и строение висцерального черепа позвоночных: I - передний конец тела гипотетического предка (1) и современной хрящевой рыбы; II - эволюция двух первых висцеральных жаберных дуг позвоночных и происхождение челюстей и слуховых косточек: а - хрящевая рыба; б - земноводное; в - пресмыкающееся; г - млекопитающее: 1 - небно-квадратный хрящ; 2 - меккелев хрящ; 3 - гиомандибулярный хрящ; 4 - гиоид; 5 - столбик; 6 - накладные кости вторичных челюстей; 7 - наковаленка; 8 - стремечко; 9 - молоточек; гомологичные образования обозначены соответствующей штриховкой; в - строение среднего и внутреннего уха: 1 - пресмыкающего; 2 - млекопитающего

Висцеральный череп пресмыкающихся также аутостилен. Для челюстного аппарата характерна более высокая степень окостенения, чем у земноводных. Часть хрящевого материала жаберных дуг входит в состав не только гортани, но и трахеи.

Нижняя челюсть млекопитающих сочленяется с височной костью сложным суставом, позволяющим не только захватывать пищу, но и совершать сложные жевательные движения.

Одна слуховая косточка - столбик, характерная для земноводных и пресмыкающихся, уменьшаясь в размерах, превращается в стремечко, а рудименты небно-квадратного и меккелева хрящей, полностью выходящие из состава челюстного аппарата, преобразуются соответственно в наковаленку и молоточек. Таким образом, создается единая функциональная цепь из трех слуховых косточек в среднем ухе, характерная только для млекопитающих (рис. 14.9, б, в).

Рекапитуляция основных этапов филогенеза висцерального черепа происходит и в онтогенезе человека. Нарушение дифференцировки элементов челюстной жаберной дуги в слуховые косточки - механизм формирования такого порока развития среднего уха, как расположение в барабанной полости только одной слуховой косточки - столбика, что соответствует строению звукопередающего аппарата земноводных и пресмыкающихся.

#### 14.2.1.3. Скелет конечностей

У хордовых выделяются непарные и парные конечности. Непарные (спинные, хвостовой и анальный плавники) являются основными органами передвижения у бесчерепных, рыб и в меньшей степени у хвостатых амфибий. У рыб возникают также парные конечности - грудные и брюшные плавники, на базе которых впоследствии развиваются парные конечности наземных четвероногих животных.

Подробнее рассмотрим происхождение и эволюцию парных конечностей .

У личинок рыб, а также у современных бесчерепных вдоль тела с обеих сторон тянутся боковые кожные складки, называемые метаплевральными (рис. 14.10). Они не имеют ни скелета, ни собственной мускулатуры, выполняя пассивную роль - стабилизацию положения тела и увеличение площади брюшной поверхности, облегчающие перемещение в водной среде. Вероятно, у предков рыб, переходящих к более активному образу жизни, в этих складках появились мышечные элементы и хрящевые лучи, связанные с сомитами по происхождению и поэтому расположенные метамерно. Такие складки, приобретя подвижность, могут выполнять роль рулей глубины, однако для изменения положения тела в пространстве большее значение имеют их передние и задние отделы, как наиболее удаленные от центра тяжести. Поэтому эволюция шла по пути интенсификации функций крайних отделов и ослабления функций центральных частей.

В результате из передних отделов складок развились грудные, а из задних - брюшные плавники (см. рис. 14.10). Не исключено, что формированию только двух пар конечностей на боковых сторонах тела предшествовал распад сплошных складок на ряд парных плавников, большее значение из которых также имели передние и задние. Об этом

свидетельствует существование ископаемых остатков древнейших низкоорганизованных рыб с многочисленными парными плавниками (рис. 14.11). За счет слияния оснований хрящевых лучей возникли плечевой и тазовый пояса. Дистальные их участки дифференцировались в скелет свободных конечностей.

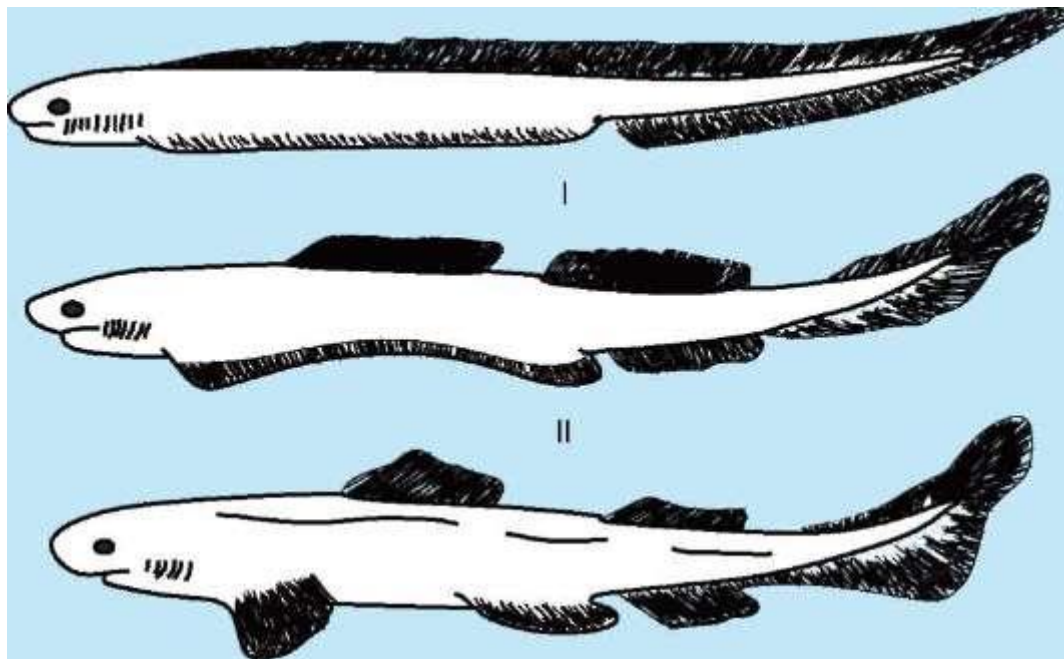


Рис. 14.10. Формирование передних и задних парных конечностей из мета-плевральных складок: I-III - гипотетические этапы эволюции

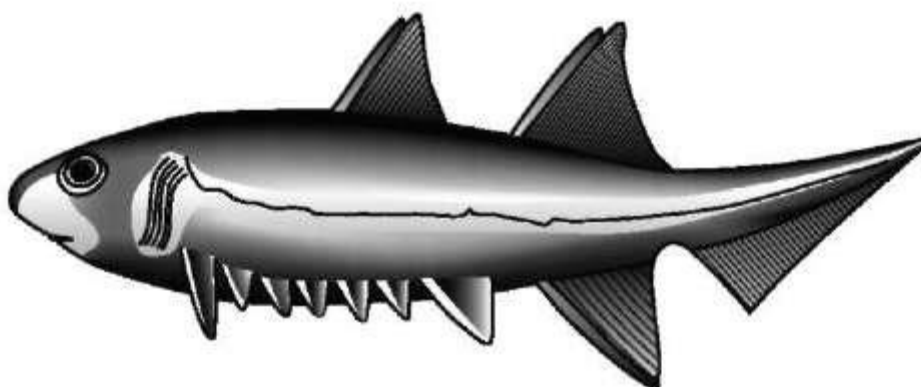


Рис. 14.11. Древняя акулообразная рыба с многочисленными парными конечностями

У большинства рыб в скелете парных плавников выделяют проксимальный отдел, состоящий из небольшого числа хрящевых или костных пластинок, и дистальный, в состав которого входит большое число расположенных радиально сегментированных лучей. С поясами конечностей плавники соединены малоподвижно. Они не могут служить опорой телу при передвижении по дну или суше. У кистеперых рыб скелет парных конечностей имеет иное строение. Общее число их костных элементов уменьшено, и они имеют более крупные размеры. Проксимальный отдел состоит только из одного крупного костного элемента, соответствующего плечевой или бедренной костям передних или задних конечностей. Далее следуют две более мелкие косточки, гомологичные локтевой и лучевой или большой и малой берцовым костям. На них опираются 7-12 радиально расположенных лучей. В соединении с поясами конечностей у такого плавника участвуют только гомологи плечевой или бедренной костей, поэтому плавники кистеперых рыб

оказываются активно подвижными (рис. 14.12, а, б) и могут использоваться не только для изменения направления движения в воде, но и для перемещения по твердому субстрату.

Жизнь этих рыб в мелких пересыхающих водоемах в девонском периоде способствовала отбору форм с более развитыми и подвижными конечностями. Наличие у них добавочных органов дыхания (см. п. 14.3.4) стало второй предпосылкой выхода на сушу и возникновения других адаптации к наземному существованию, результатом чего стало происхождение земноводных и всей группы *Tetrapoda*. Первые их представители - стегоцефалы - обладали семи-, шести или пятипалыми конечностями, сохраняющими сходство с плавниками кистеперых рыб (см. рис. 14.12, в). В скелете запястья сохранено правильное радиальное расположение костных элементов в 3-4 ряда, в пясти располагается 7-5 костей, а далее также радиально лежат фаланги 7-5 пальцев. Интересно, что у всех Тетрапод в развитии передних парных конечностей принимает участие один и тот же ген *Tbx5*. Он экспрессируется в почках будущих конечностей в раннем эмбриональном развитии, производя специфический белок *T-box*, регулирующий транскрипцию ряда структурных генов, участвующих в контроле морфогенеза. Дифференцировку задних конечностей контролирует ген *Tbx4*. Различные формы конечностей таких наземных позвоночных, как пресмыкающиеся, птицы или человек, развиваются в зависимости от того, с какими конкретно генами взаимодействует фактор *T-box* (рис. 14.13).

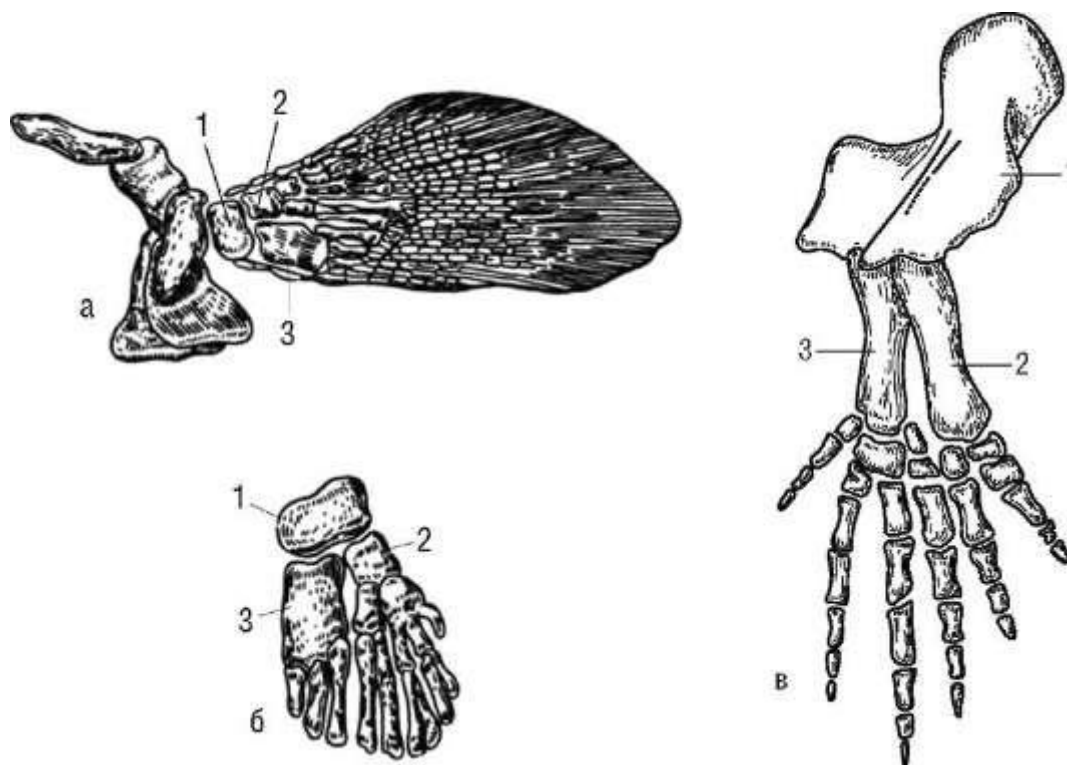
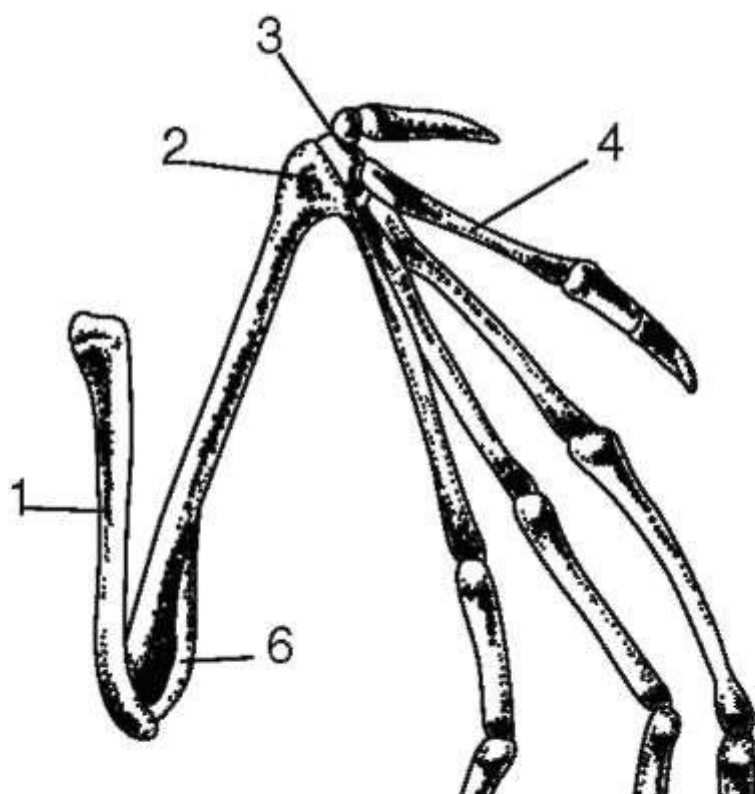
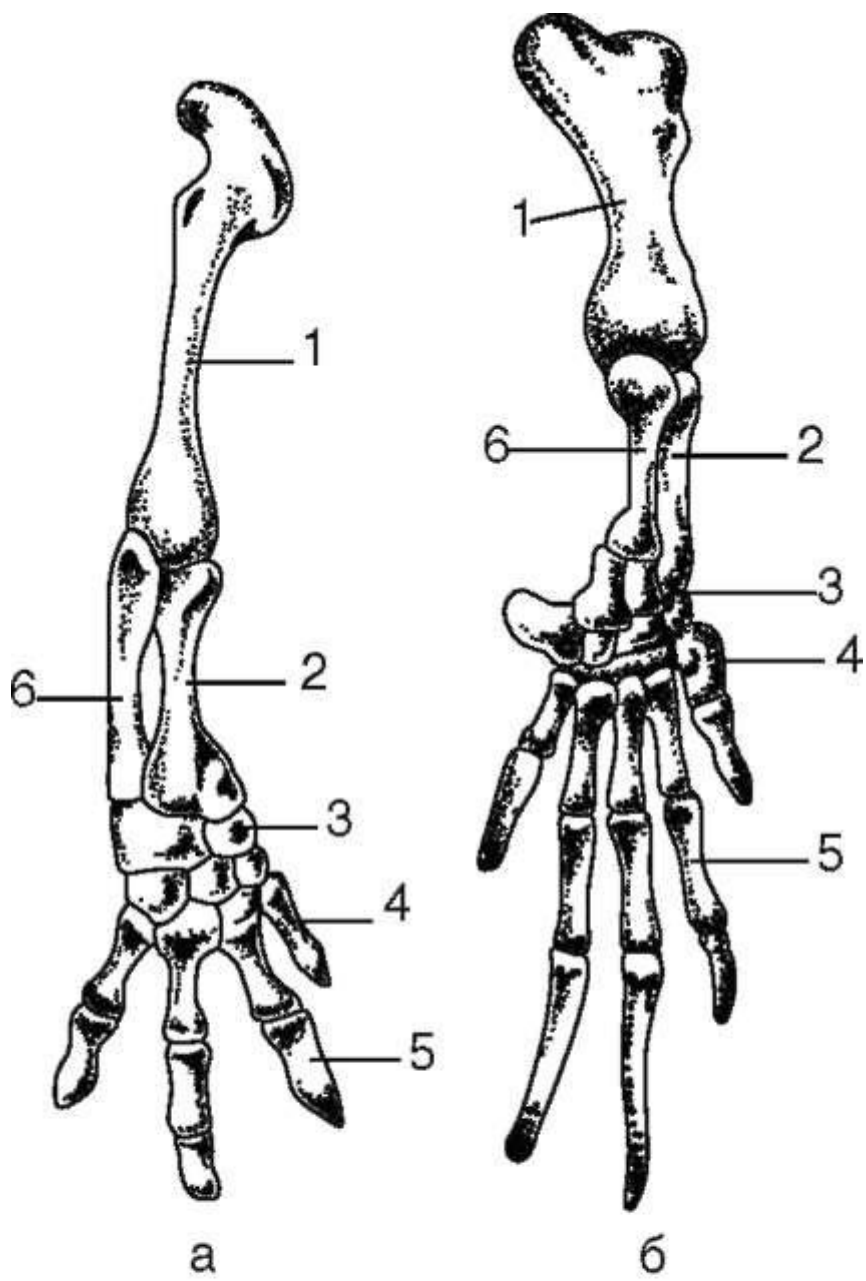


Рис. 14.12. Скелет передней конечности кистеперой рыбы (а), его основание (б) и скелет передней лапы стегоцефала (в): 1 - плечевая кость; 2 - локтевая кость; 3 - лучевая кость

У современных земноводных число пальцев в конечностях равно пяти или происходит их олигомеризация до четырех.

Дальнейшее прогрессивное преобразование конечностей выражается в увеличении степени подвижности соединений костей, в уменьшении числа костей в запястье сначала до трех рядов у амфибий и затем до двух - у пресмыкающихся и млекопитающих. Параллельно уменьшается также и число фаланг пальцев. Характерно также удлинение проксимальных отделов конечности и укорочение дистальных.



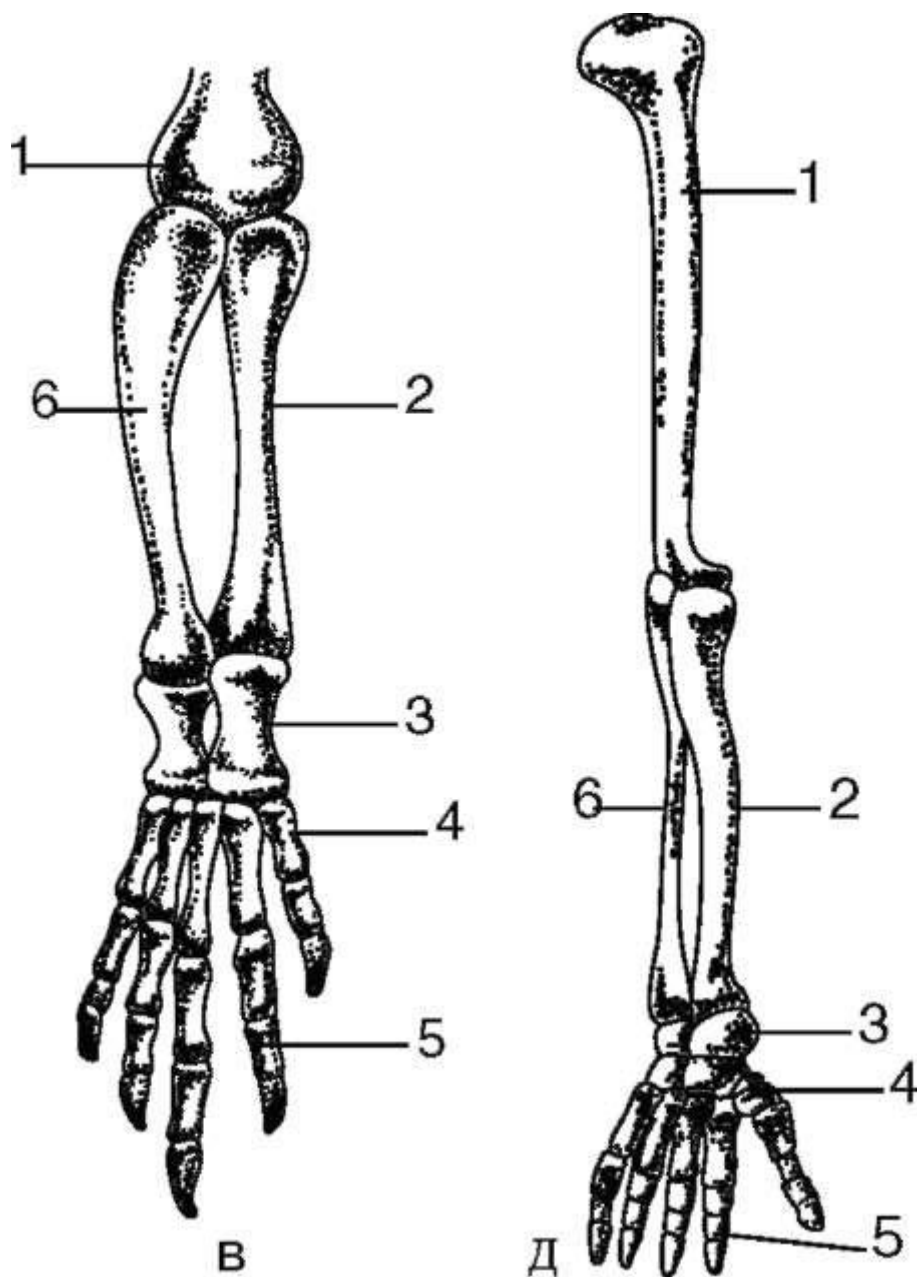


Рис. 14.13. Скелет передней конечности наземных позвоночных: а - лягушка; б - саламандра; в - крокодил; г - летучая мышь; д - человек; 1 - плечевая кость; 2 - лучевая кость; 3 - кости запястья; 4 - кости пясти; 5 - фаланги пальцев; 6 - локтевая кость

Расположение конечностей в ходе эволюции также меняется. Если у рыб грудные плавники находятся на уровне первого позвонка и обращены в стороны, то у наземных позвоночных в результате усложнения ориентации в пространстве появляется шея и возникает подвижность головы, а у пресмыкающихся и особенно у млекопитающих в связи с приподнятием тела над землей передние конечности перемещаются кзади и ориентируются не горизонтально, а вертикально. То же касается и задних конечностей.

Многообразие условий обитания, предоставляемых наземным образом жизни, обеспечивает многообразие форм передвижения: прыжки, бег, ползание, полет, рытье, лазание по скалам и деревьям, а при возвращении в водную среду - и плавание. Поэтому у наземных позвоночных можно встретить как почти неограниченное многообразие конечностей, так и их полную вторичную редукцию, причем многие сходные адаптации конечностей в разнообразных средах многократно возникали конвергентно. Однако в процессе онтогенеза у большинства наземных позвоночных проявляются общие черты в развитии конечностей: закладка их зачатков в виде малодифференцированных складок,

формирование в кисти и стопе вначале шести или семи зачатков пальцев, крайние из которых вскоре редуцируются и в дальнейшем развивается только пять (рис. 14.14).

В онтогенезе человека возможны многочисленные нарушения, ведущие к формированию врожденных пороков развития конечностей атактического плана. Наиболее распространенная аномалией такого рода - полидактилия, или увеличение числа пальцев. Различают несколько форм этой аномалии. Одна и наиболее частая из них - развитие добавочных пальцев на латеральных сторонах ладони перед большим пальцем, либо за мизинцем. Она называется соответственно пре- и постаксиальной. Эта аномалия наследуется как аутосомно-доминантный признак, и является результатом нарушения редукции и дальнейшим развитием закладок дополнительных пальцев, характерных в норме для далеких предковых форм. Интересно, что у классических представителей собак породы бриар (французская овчарка) породным признаком является наличие семи пальцев на задних конечностях, причем оба дополнительных пальца расположены преаксиально. В связи с доминантностью наследования этого признака в процессе искусственного отбора он мог быстро закрепиться и широко распространиться у всех особей породы. Другая или аксиальная полидактилия, характеризуется развитием дополнительного среднего пальца. Она связана с мутацией регуляторной последовательности ДНК, контролирующей функцию гомеозисного гена *Sonic-hedgehog*, определяющего осевое строение конечностей позвоночных. Крайне редкая форма аномалии - полидактилия, сопровождающаяся изодактилией, при которой отсутствует дифференцировка пальцев. Она может сопровождаться синдактилией - полным или неполным сращением пальцев (рис. 14.15 и 14.16). В основе формирования синдактилии лежит нарушение избирательной клеточной гибели в межпальцевых промежутках. Известен также феномен полифалангии, характеризующийся увеличением числа фаланг, обычно большого пальца. В основе его возникновения - развитие трех фаланг в первом пальце, как это в норме наблюдается у пресмыкающихся и земноводных с недифференцированными пальцами конечностей. Двусторонняя полифалангия наследуется аутосомно-доминантно.

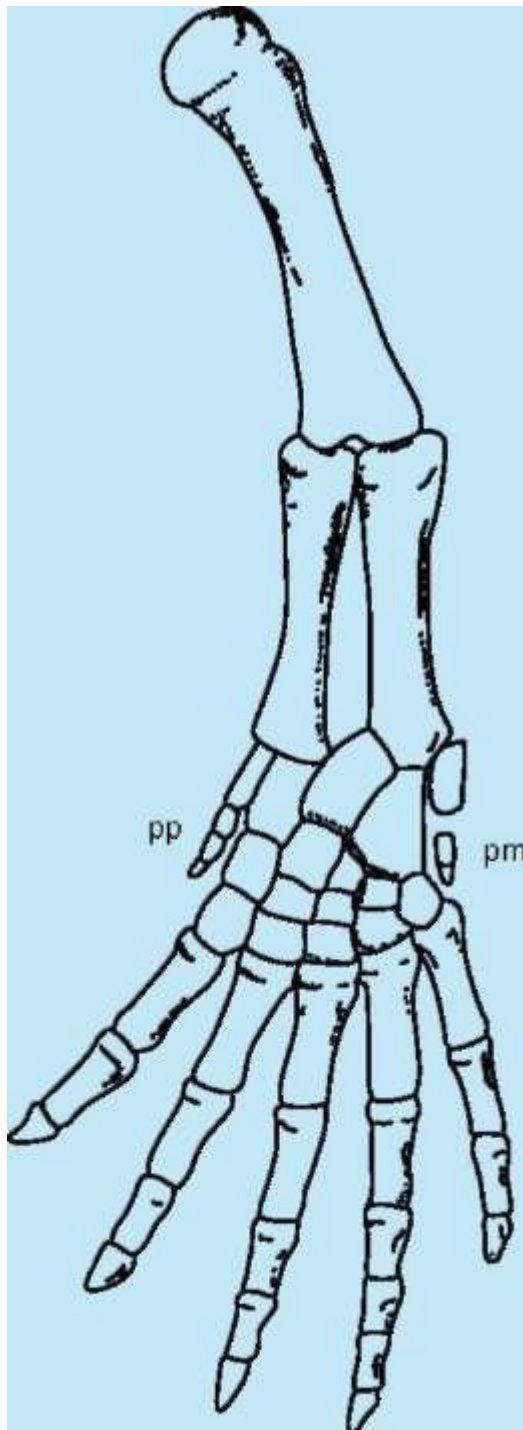


Рис. 14.14. Строение развивающейся конечности позвоночного: pp - *prepollex*; pm - *postminimus* - рудиментарные закладки дополнительных пальцев

Интересно, что в эмбриогенезе высших позвоночных рекапитулирует не только строение конечностей предков, но и процесс их гетеротопии. Так, у человека верхние конечности закладываются на уровне 3-4-го шейных позвонков, а нижние - на уровне поясничных позвонков. В это же время конечности получают иннервацию из соответствующих отделов спинного мозга. Гетеротопия конечностей сопровождается формированием шейного, поясничного и крестцового нервных сплетений, нервы которых связаны с одной стороны с теми сегментами спинного мозга, из которых они вырастали в момент формирования конечностей, а с другой - с конечностями, переместившимися на новое место (рис. 14.17; см. также п. 14.2.2.2).



Рис. 14.15. Латеральная (параксиальная) полидактилия у человека

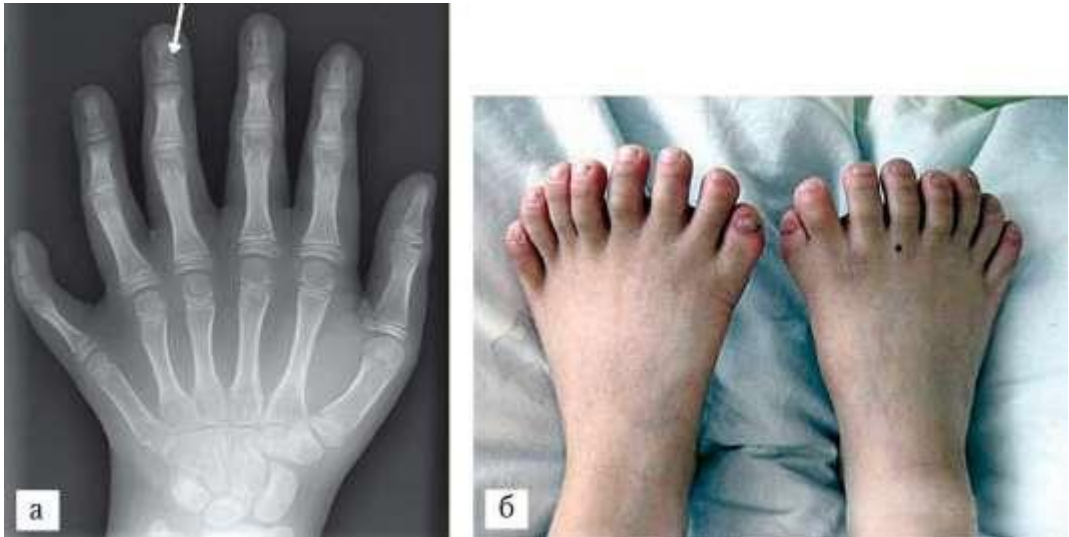


Рис. 14.16. Редкие формы полидактилии у человека: а - аксиальная (стрелкой показан дополнительный средний палец); б - полидактилия, сопровождающаяся изодактилией на нижних конечностях

Серьезный порок развития - нарушение гетеротопии пояса верхних конечностей из шейной области на уровень 1-2-го грудных позвонков. Эту аномалию называют болезнью Шпренгеля или врожденным высоким стоянием лопатки (рис. 14.18). Она выражается в том, что плечевой пояс с одной либо с двух сторон находится выше нормального положения на несколько сантиметров. В связи с тем, что такое нарушение часто сопровождается аномалиями ребер, грудного отдела позвоночника и деформацией лопаток, следует думать, что механизмы его возникновения - не только нарушение перемещения зародышевых структур, но и обусловленное этим нарушение морфогенетических корреляций (см. п. 13.4).



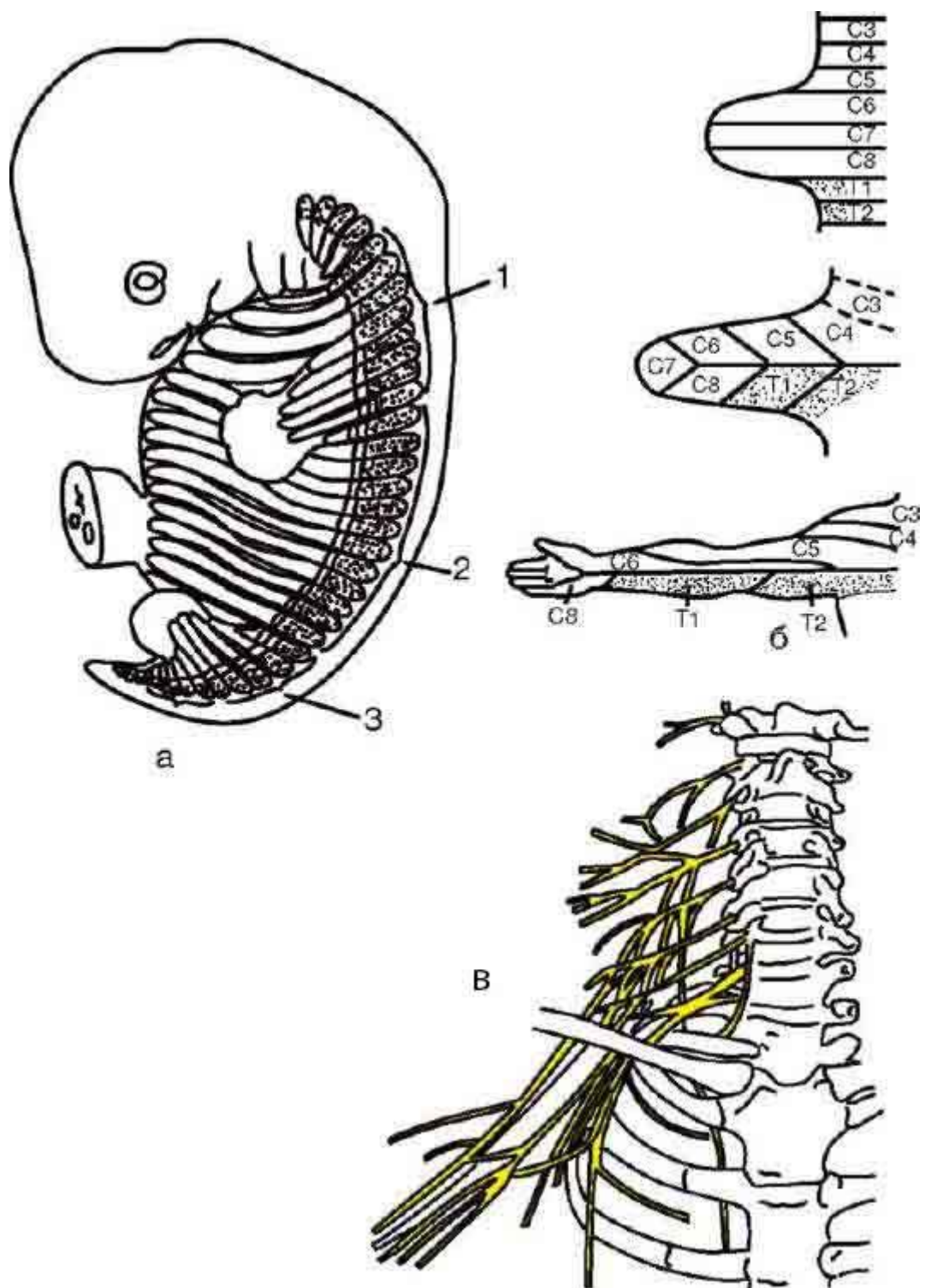


Рис. 14.17. Формирование передних конечностей, их гетеротопия и иннервация в онтогенезе человека: а - вращение шейных миотомов в формирующуюся переднюю конечность зародыша; б - развитие кожной иннервации руки; в - расположение шейного и плечевого сплетений, участвующих в иннервации руки: 1 - шейные миотомы; 2 - грудные миотомы; 3 - поясничные миотомы; буквами С и Т, обозначены шейные и грудные сегменты



Рис. 14.18. Болезнь Шпренгеля (пояснения в тексте)

Сравнительно-анатомический обзор эволюции скелета хордовых свидетельствует о том, что скелет человека полностью гомологичен опорному аппарату предковых и родственных форм. Поэтому многие пороки его развития у человека можно объяснить родством млекопитающих с пресмыкающимися, земноводными и рыбами. Однако в процессе антропогенеза появились такие особенности скелета, которые характерны лишь для человека и связаны с его пря-мохождением и трудовой деятельностью. К ним относят:

- изменения стопы, переставшей выполнять хватательную функцию, выражающиеся в потере способности к противопоставлению большого пальца и появлению ее сводов, служащих для амортизации при ходьбе;
- изменения позвоночного столба - его S-образный изгиб, обеспечивающий пластичность движений в вертикальном положении;
- изменения черепа - резкое уменьшение его лицевой части и увеличение мозговой, смещение большого затылочного отверстия кпереди, увеличение сосцевидного отростка и сглаживание затылочного рельефа, к которому прикрепляются мышцы шеи и выйная связка;
- специализация верхних (передних) конечностей как органа труда и выключение их из локомоции. Так, на руки человека приходится от 7 до 9% массы тела, а на ноги - 32-38%, в то время как у африканских человекообразных обезьян передние конечности составляют 14-16%, а задние - около 18%;
- появление подбородочного выступа нижней челюсти в связи с развитием членораздельной речи.

Перечисленные особенности имеют характер анаболий и девиаций.

Несмотря на то что становление анатомо-морфологических особенностей скелета у человека, по-видимому, завершено, адаптации к прямохождению у него имеют, как и все адаптации вообще, относительный характер. Так, при большой физической нагрузке возможно смещение позвонков или межпозвонковых дисков. Человек, перейдя к прямохождению, утратил способность к быстрому бегу и передвигается значительно медленнее большинства четвероногих животных.

Естественно, что в ходе внутриутробного развития черты скелета, характеризующие человека как уникальный биологический вид, формируются на конечных его этапах либо даже, как, например, S-образная форма позвоночника, в раннем постнатальном периоде развития. Фактически это анаболии, возникшие в ходе филогенеза приматов. Поэтому атавистические аномалии скелета, связанные с задержками развития признаков, характерных только для человека, встречаются чаще всего. Они практически не снижают жизнеспособность, но дети, обладающие ими, нуждаются в ортопедической коррекции, гимнастике и массаже. К таким аномалиям относят легкие формы врожденного плоскостопия, косолапости, узкую грудную клетку, отсутствие подбородочного выступа и некоторые другие.

#### 14.2.2. МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА

У представителей типа Хордовые мускулатура подразделяется по характеру развития и иннервации на соматическую и висцеральную.

Соматическая мускулатура развивается из миотомов и иннервируется нервами, волокна которых выходят из спинного мозга в составе брюшных (передних) корешков спинномозговых нервов. Висцеральная мускулатура развивается из других участков мезодермы и иннервируется нервами вегетативной нервной системы. Вся соматическая мускулатура поперечнополосатая, а висцеральная может быть как поперечнополосатой, так и гладкой (рис. 14.19).

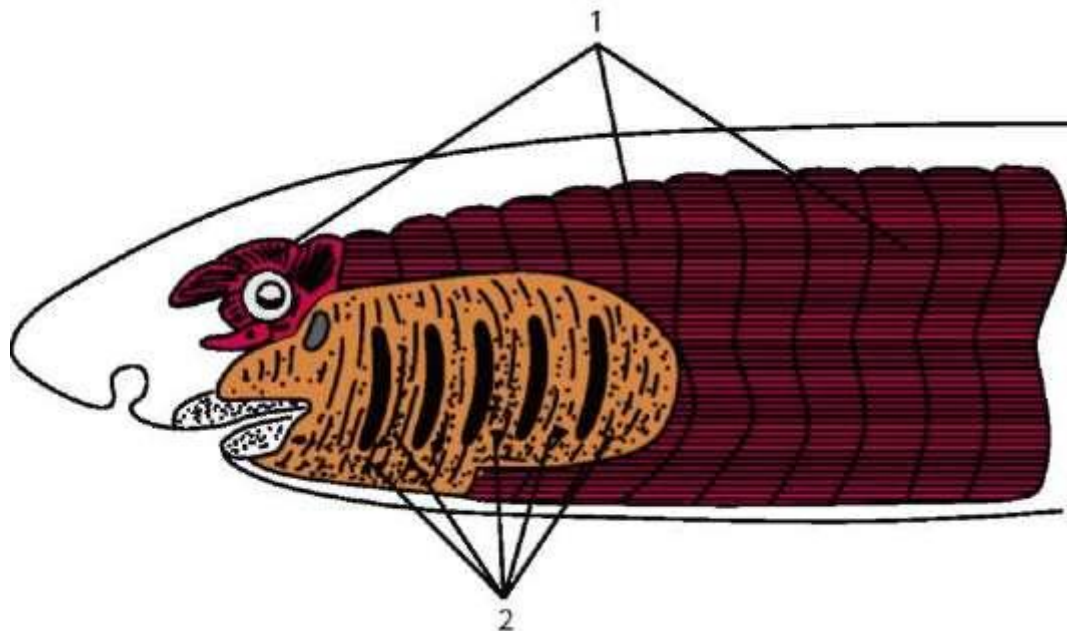


Рис. 14.19. Соматическая и висцеральная мускулатура позвоночных: 1 - соматическая мускулатура, развивающаяся из миотомов; 2 - висцеральная мускулатура жаберной области

#### 14.2.2.1. Висцеральная мускулатура

Наиболее существенные изменения претерпела висцеральная мускулатура, связанная с висцеральными дугами передней части пищеварительной трубки. У низших позвоночных большая часть этой мускулатуры представлена общим сжимателем висцерального аппарата - *m. constrictor superficialis*, покрывающим всю область жаберных дуг со всех сторон. В области челюстной дуги эта мышца иннервируется тройничным нервом (V), в области подъязычной дуги - лицевым (VII), в области первой жаберной дуги - языкоглоточным (IX), наконец, ее часть, лежащая каудальнее, - блуждающим нервом (X). В связи с этим все производные соответствующих висцеральных дуг и мышц, связанных с ними, иннервируются впоследствии у всех позвоночных перечисленными нервами.

В передней части сжимателя обособляется крупная мускульная масса, обслуживающая челюстной аппарат. Позади висцерального аппарата дифференцируется трапециевидная мышца *m. trapezius*, отдельными пучками прикрепляющаяся к последним жаберным дугам и переднему краю спинного отдела плечевого пояса. Часть поверхностного сжимателя в области подъязычной дуги у пресмыкающихся разрастается, охватывает шею снизу и с боков и образует сжиматель шеи *m. sphincter colli*. У млекопитающих эта мышца делится на два слоя: глубокий и поверхностный. Глубокий сохраняет прежнее название, а поверхностный называется *platysma myoides* и располагается подкожно. Эти две мышцы разрастаются на всю область головы и дают начало сложной системе лицевой подкожной мускулатуры, которую у приматов и человека называют мимической. Поэтому вся мимическая мускулатура иннервируется так же, как и мышца, из которой она происходит, - лицевым нервом.

Мышцы собственно жаберного аппарата с утратой жаберного дыхания редуцируются, но отдельные их элементы сохраняются в виде мышц подъязычного аппарата, глотки и гортани. Трапециевидная мышца полностью теряет связь с жаберным аппаратом и становится исключительно мышцей плечевого пояса. Часть ее у млекопитающих отходит от сосцевидного отростка черепа и прикрепляется к ключице и грудице, обособляется - грудино-ключично-сосцевидная мышца *m. sternocleidomastoideus*. Иннервирующая эту мышцу задняя часть блуждающего нерва становится самостоятельным черепным нервом X пары, добавочным - *n. accessorius*.

Основные этапы филогенеза висцеральной мускулатуры жаберной области рекапитулируют в эмбриогенезе млекопитающих, в том числе человека. Знание этих рекапитуляций позволяет объяснить сложность иннервации мышц лица и шеи, объединенных с ними общностью происхождения.

#### 14.2.2.2. Соматическая мускулатура

##### 14.2.2.2-а. Мускулатура головы

У всех позвоночных животных в процессе эмбриогенеза нижние концы миотомов образуют выросты в вентральном направлении, охватывающие полость тела снаружи и срастающиеся по центральной линии на брюшной стороне. Таким образом, закладки соматической мускулатуры становятся сегментарными не только на дорсальной стороне в связи с сегментацией сомитов, но и на вентральной. В миотомах и в их вентральных отростках идет образование продольных мускульных волокон.

Миотомы, лежащие на головном конце тела, распадаются на мезенхиму и образуют зачатки отдельных мышц. Из первого миотома головы формируются верхняя внутренняя и нижняя прямая и нижняя косая мышцы глаза, иннервируемые глазодвигательным нервом *n. oculomotorius* (III пара). Из второго миотома - верхняя косая мышца, иннервируемая блоковым нервом *n. trochlearis* (IV пара); а из третьего - наружная прямая мышца, получающая иннервацию ототводящего нерва *n. abducens* (VI пара).

Задние миотомы головы, образующие мощные вентральные отростки, распространяющиеся вокруг висцеральной мускулатуры глоточной области, образуют подъязычную мускулатуру, которая у рыб слабо дифференцирована, а начиная с земноводных распадается на *m. sternohyoideus*, *m. omohyoideus* и *m. geniohyoideus*. У наземных позвоночных за счет последней мышцы формируется собственная мускулатура языка - *m. genioglossus* и *m. hyoglossus*. Вся подъязычная мускулатура иннервируется подъязычным нервом *n. hypoglossus*, который у амниот становится типичным черепным нервом.

#### 14.2.2.2-б. Мускулатура туловища и конечностей

У бесчерепных, а также у рыб вся мускулатура туловища состоит из ряда мышечных сегментов, или миомеров, правой и левой сторон, которые вместе образуют так называемые боковые мышцы. Каждый миомер развивается из миотома одного сомита и иннервируется первоначально двигательной ветвью одного спинномозгового нерва. Миомеры отделены друг от друга миосептами - соединительнотканными перегородками. Такой же перегородкой, идущей продольно, боковая мышца разделена на спинную и брюшную мышцы. Уже у рыб направление пучков мышечных волокон в миомерах начинает изменяться на разной глубине мышечного слоя. Эта дифференцировка значительно более выражена у наземных позвоночных и приводит у них к постепенному обособлению различных слоев брюшной и спинной мускулатуры. В результате этого возникают сложные группы мышц, от первоначальной четкой метамерии которых остаются только следы в виде глубоких мышц спины и шеи, связывающих друг с другом соседние позвонки. Значение спинной мускулатуры наземных позвоночных снижается в связи с передвижением большинства из них с помощью конечностей, а брюшные мышцы претерпевают смену функций: первоначально принимающие участие в перемещениях тела, они у пресмыкающихся и млекопитающих служат для изменения объема грудной и брюшной полостей в процессе дыхания.

Мускулатура парных плавников рыб закладывается в виде ряда мускульных почек, вырастающих от вентральных концов миотомов. Каждая из этих почек подразделяется на два мышечных зачатка, вырастающих в основание закладки плавника с его спинной и брюшной сторон. Первые функционально становятся мышцами, отводящими плавник, вторые - приводящими. У наземных позвоночных из мышечного зачатка, гомологичного отводящей мышце плавника, развивается группа разгибателей пятипалой конечности, а из зачатка ее антагонистов - группа сгибателей. В пределах каждой группы идет дифференцировка на поверхностные и глубокие мышечные пучки, становящиеся самостоятельными мышцами. В целом мышцы наземных позвоночных, гомологичные мышцам плавников рыб, образуют первичную мускулатуру конечностей. Она иннервируется нервами плечевого и пояснично-крестцового сплетений, образованных в процессе перемещения поясов конечностей в ходе эмбриогенеза (см. п. 14.2.1).

При дальнейшей дифференцировке миотомов грудной клетки развивается группа мышц, приводящая в движение сам плечевой пояс, или вторичная мускулатура. К ней относят широчайшую мышцу спины, большую и малую грудные, а также зубчатую мышцы. Они иннервируются непосредственно спинномозговыми нервами сегментов спинного мозга, расположенных каудальнее тех его участков, которые осуществляют иннервацию первичной мускулатуры. Задняя пара конечностей не имеет вторичной мускулатуры в связи с тем, что гетеротопия тазового пояса по отношению к позвоночнику в процессе эволюции менее выражена. Изменение среды обитания и характера движений позвоночных привело к усилению и обособлению большого числа мышц, обслуживающих конечности, и к относительной редукции собственно мышц туловища. Такие мышцы, как грудные, широчайшая мышца спины и трапецевидная, в значительной мере покрывают туловищную мускулатуру и даже частично вытесняют ее функционально.

### 14.3. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ И ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМЫ

Уникальная особенность организации хордовых - филогенетическая, эмбриогенетическая, а также функциональная связь пищеварительной и дыхательной систем. Действительно, только у хордовых дыхательная система развивается на базе пищеварительной и на первых этапах эволюции функционирует совместно с ней. Так, у ланцетника, сохранившего в значительной степени черты организации предковых форм, специализированных органов дыхания нет, а дыхательную функцию выполняет глотка - передняя часть пищеварительной трубки, пронизанная сквозными отверстиями - жаберными щелями, главной функцией которых является фильтрация воды. Челюстного аппарата у ланцетника нет, и активно питаться он не может. Поэтому источник его питания - взвесь органических частиц в воде, которые задерживаются жаберными перегородками, прилипая к слизи, обильно выделяемой железистыми клетками глотки. Постоянный ток свежей воды через глотку способствует газообмену в кровеносных сосудах, расположенных в жаберных перегородках. На капилляры эти сосуды не распадаются, что свидетельствует о второстепенности дыхательной функции глотки.

У более высокоорганизованных хордовых, начиная с рыб, пищеварительная и дыхательная функции осуществляются специализированными системами, объединенными анатомически общей полостью рта и глотки, а также развитием из общего энтодермального зачатка.

Тесная связь обеих систем в филогенезе определяется в первую очередь их топографическими и динамическими координациями, а развитие в онтогенезе - морфогенетическими и эргоническими корреляциями (рис. 14.20). Пищеварительная и дыхательная системы хордовых в эмбриогенезе закладываются вначале в виде прямой трубки, подразделяющейся на три участка. Переднюю ее часть, начинающуюся ротовым отверстием и заканчивающуюся переходом в глотку, называют *stomodeum*. Слизистая оболочка, выстилающая этот участок, эктодермального происхождения и в развитии связана с кожным эпидермисом и его производными (см. п. 14.1). Средняя часть трубки (кишки) начинается глоткой и заканчивается в том месте, где ее энтодермальная слизистая оболочка контактирует с эктодермальной слизистой оболочкой задней кишки, или *proctodeum*.

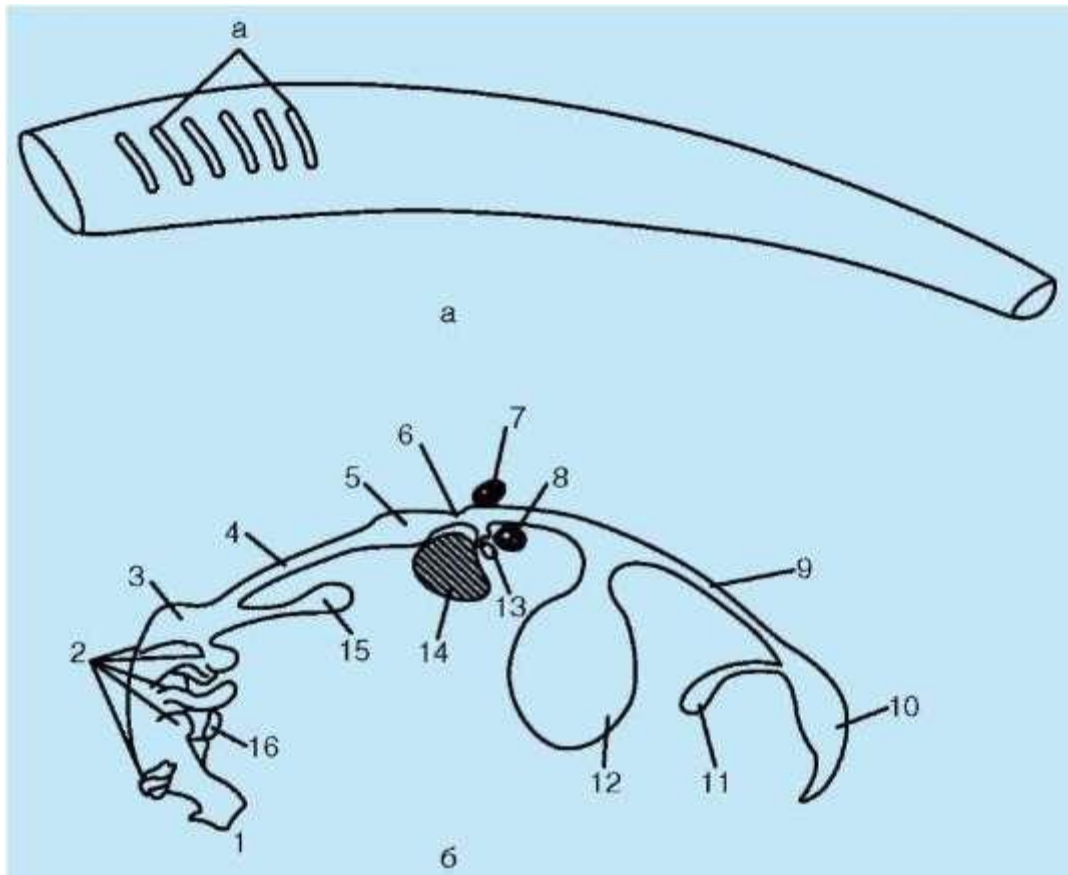


Рис. 14.20. Кишечная трубка позвоночных (а) и ее дифференцировка в эмбриогенезе человека (б): а - жаберные щели в глотке; 1 - ротовая полость; 2 - 1-5-й глоточные карманы; 3 - глотка; 4 - пищевод; 5 - желудок; 6 - двенадцатиперстная кишка; 7 - дорсальная поджелудочная железа; 8 - вентральная поджелудочная железа; 9 - тонкая кишка; 10 - клоака; 11 - мочевой пузырь; 12 - желточный мешок; 13 - желчный пузырь; 14 - печень; 15 - легкие; 16 - закладка щитовидной железы

### 14.3.1. РОТОВАЯ ПОЛОСТЬ

Рассмотрим вначале эволюцию ротовой полости и ее производных. У бесчерепных ротовая полость окружена предротовой воронкой со щупальцами и частично выстлана мерцательным эпителием, который вместе с таким же эпителием глотки создает постоянный ток воды в кишечную трубку, несущую пищевые частицы и кислород. Ротовое отверстие позвоночных окружено кожными складками - губами, которые становятся подвижными только у сумчатых и плацентарных млекопитающих в связи со вскармливанием детенышей молоком.

Крыша ротовой полости образована у рыб и земноводных основанием мозгового черепа, которое выполняет функцию твердого нёба.

Наружные ноздри большинства рыб не сообщаются с внешней средой и выполняют только обонятельную функцию. В группе так называемых хоановых рыб и земноводных появляются внутренние ноздри - хоаны, открывающиеся в ротовую полость непосредственно позади альвеолярной дуги верхней челюсти.

Хоаны земноводных открываются в их ротовую полость сразу позади альвеолярной дуги верхней челюсти. У пресмыкающихся объем ротовой полости увеличивается, и на верхнечелюстных и нёбных костях появляются горизонтальные складки, частично разделяющие ее на верхний, дыхательный, отдел и вторичную ротовую полость. Хоаны при этом несколько смещаются кзади. У млекопитающих наблюдается срастание этих

складок по средней линии таким образом, что возникает сплошное вторичное твердое нёбо, полностью отделяющее друг от друга ротовую полость и полость носа. Хоаны при этом открываются в носоглотку. Этим достигается независимость функций органов ротовой полости от процесса дыхания (рис. 14.21, а - в).

До 7-й недели эмбрионального развития человека дифференцировка области *stomodeum* отсутствует. К концу 8-й недели происходит формирование вторичного твердого нёба за счет срастания горизонтальных костных складок. При нарушении адгезии клеток обеих складок возможно незаращение твердого нёба - порок развития, известный под названием волчья пасть (рис. 14.21, г, д). Эта аномалия имеет атавистическую природу. Доказаны генетические механизмы ее возникновения. Она сопровождается рядом хромосомных синдромов, а также наследуется изолированно, причем с разной частотой у населения разных популяций. Так, в Японии частота «волчьей пасти» равна 2,1, а в Нигерии - 0,4 случая на 1000 рождений.

Зубы позвоночных связаны по происхождению с плакоидной чешуей хрящевых рыб (см. п. 14.1), у которых наблюдается непрерывный переход от типичных чешуй к зубам в ротовой полости (рис. 14.22). Зубы первоначально расположены во много рядов и покрывают всю слизистую оболочку ротовой полости, располагаясь у многих рыб даже на языке. У ряда земноводных зубы также расположены не только на альвеолярной дуге, но и на других костях, например на сошнике. У пресмыкающихся обнаруживается только один ряд зубов, причем так же, как у земноводных и рыб, дифференцировка их отсутствует. Такую зубную систему, в которой все зубы одинаковы, называют гомодонтной. У животных перечисленных классов зубы, как и плакоидные чешуи, могут многократно выпадать, сменяясь новыми поколениями. Многократную смену зубов называют полифиодонтизмом.

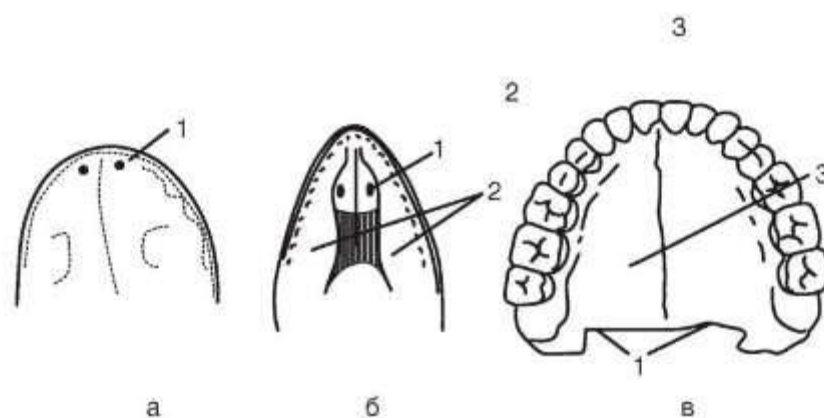




Рис. 14.21. Крыша ротовой полости у позвоночных: а - лягушка; б - ящерица; в - человек; г - неполная расщелина твердого нёба у человека; д - полная двусторонняя расщелина твердого нёба

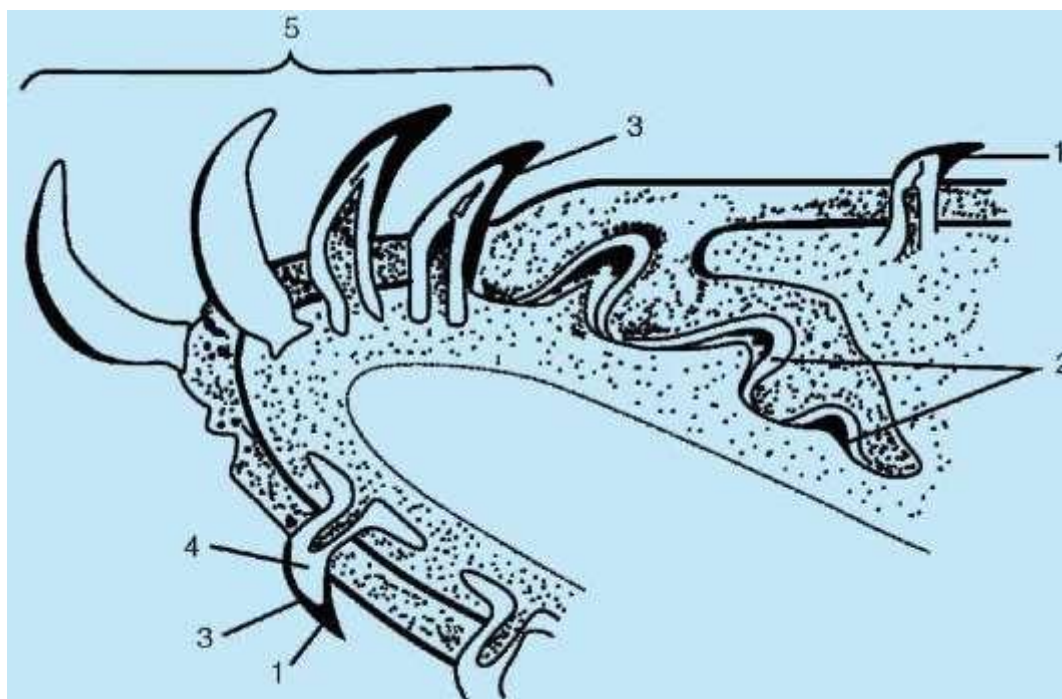


Рис. 14.22. Переход от плакоидной чешуи к зубам по краю ротового отверстия акулы: 1 - плакоидная чешуя; 2 - закладка новых зубов; 3 - эмаль; 4 - дентин; 5 - зубы

Зубы млекопитающих дифференцированы на резцы, клыки и коренные. Они выполняют различные функции. Такую зубную систему называют гетеродонтной. Если резцы, и в особенности клыки, млекопитающих еще весьма сходны с коническими зубами предков, то наибольшим эволюционным преобразованиям подверглись коренные зубы. Впервые они возникли у зверозубых ящеров начала мезозойской эры за счет расширения оснований зубов и появления дополнительных бугорков, а затем и увеличения жевательных поверхностей при их сглаживании. Общее число зубов у млекопитающих уменьшается; так, у высших приматов всего 32 зуба. У некоторых млекопитающих, например, неполнозубых, зубов существенно меньше. Зубы располагаются только на альвеолярных дугах челюстей, в ячейках. Основание зуба сужается, образуя корень.

Зубы человека по сравнению с другими приматами уменьшены в размерах, особенно клыки. Моляры имеют четырехбугорчатое строение. Зубная дуга округлой формы. В связи с дифференцировкой зубов увеличилась продолжительность их функционирования, в результате чего в онтогенезе сменяются только два их поколения: молочные и постоянные. Это явление называют дифиодонтизмом. В редких случаях и у человека в пожилом возрасте может наблюдаться прорезывание отдельных зубов третьего поколения.

У человека возможны атавистические аномалии зубной системы, связанные с нарушениями как дифференцировки зубов, так и с их числом. Редкая аномалия - гомодонтная зубная система, в которой все зубы имеют коническую форму. Более часто встречается такая патология, как трехбугорчатое строение коренных зубов. Нередко встречается прорезывание сверхкомплектных зубов в ряду или за его пределами, иногда даже на твердом нёбе (рис. 14.23). Это свидетельствует о том, что у человека возможно образование большего числа зубных зачатков, чем 32, как это в норме встречается у низших млекопитающих и представителей более отдаленных классов позвоночных. Свидетельство тенденции к дальнейшему уменьшению числа зубов у человека - то, что

нередко последние коренные зубы, так называемые «зубы мудрости», вообще не прорезываются, а если и прорезываются, то это происходит поздно - до 25 лет. Кроме того, эти зубы имеют явно рудиментарный характер, уменьшены в размерах и часто слабо дифференцированы.

На дне ротовой полости позвоночных располагается непарный выступ - язык, который у рыб представляет собой складку слизистой оболочки, лишённую мышц. Его движения осуществляются вместе с челюстями и подъязычной костью. У наземных позвоночных в языке располагаются мышцы, и они определяют его собственную подвижность. У пресмыкающихся и млекопитающих язык закладывается из трех зачатков: одного непарного и двух парных, лежащих спереди от первого.

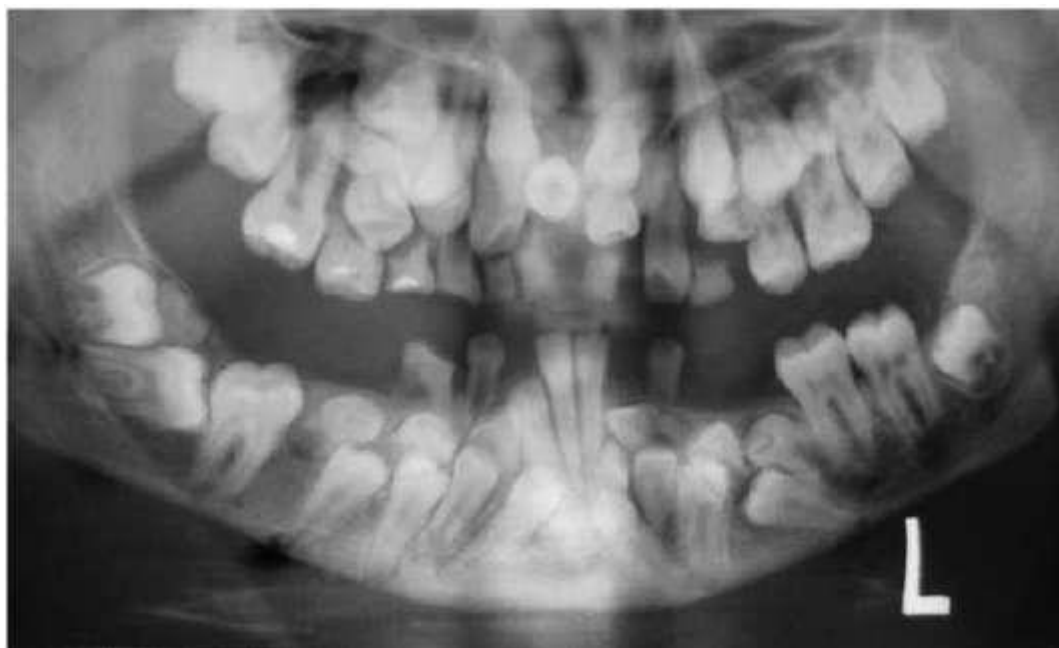


Рис. 14.23. Прорезывание сверхкомплектных зубов при клейдокраниальной дисплазии

Парные зачатки позже срастаются и дают начало телу языка. У большинства рептилий это срастание неполное, и язык раздвоен на конце. Весьма редким пороком развития языка у человека является раздвоенность его конца как результат несращения парных зачатков в эмбриогенезе.

Слюнные железы у рыб, заглатывающих пищу вместе с водой, отсутствуют и появляются только при переходе на сушу. Земноводные, обитающие на земле, имеют несколько слюнных желез, выделяющих только слизь. Слюна пресмыкающихся содержит уже и пищеварительные ферменты, а у некоторых змей - и токсины (см. п. 23.1). У млекопитающих слюнные железы многочисленны: это и мелкие - зубные, щечные, нёбные, язычные, гомологичные железам земноводных и пресмыкающихся, и крупные - подъязычные, подчелюстные и околоушные. Подъязычная и подчелюстная железы - результат дифференцировки подъязычной железы пресмыкающихся, околоушная - новое приобретение млекопитающих.

### 14.3.2. ГЛОТКА

Глотка - орган, выполняющий у всех хордовых две функции: дыхательную и пищеварительную. У ланцетника она пронизана множеством жаберных щелей (более 150 пар). У рыб 5-7 жаберных щелей закладываются как слепые парные выросты глотки - жаберные мешки. Навстречу им выпячиваются кожные покровы - жаберные карманы. В

месте их соприкосновения происходит прорыв тканей эктодермы кожи и энтодермы глотки, и возникают сквозные жаберные щели.

У личинок земноводных в глотке образуется четыре пары жаберных щелей, а у пресмыкающихся прорыв их происходит только в эмбриональном развитии; вскоре после этого они зарастают. У млекопитающих в эмбриогенезе начинается закладка глоточных мешков и жаберных карманов, которые в норме никогда не прорываются и не образуют жаберных щелей (рис. 14.24).

При нарушении эмбриогенеза во время закладки зачатков жаберных щелей они могут прорываться и даже сохраняться в постэмбриональном периоде у млекопитающих и человека. Эту аномалию называют латеральными свищами шеи. Они открываются на коже боковой поверхности шеи, а другим концом впадают в глотку. Если их полость имеет связь только с глоткой или открывается только на поверхности кожи, эти образования называются соответственно внутренними или наружными шейными синусами. Чаще встречается феномен под названием латеральные кисты шеи. Эта аномалия связана с сохранением в постнатальном развитии эмбрионального материала глоточных жаберных мешков или эктодермальных жаберных карманов, не связанных ни с полостью глотки, ни с внешней средой. Участки этих образований могут заполняться жидкостью, увеличиваться в размерах и обладают склонностью к малигнизации (рис. 14.25). Необходимы своевременная диагностика этих образований и их хирургическое удаление.

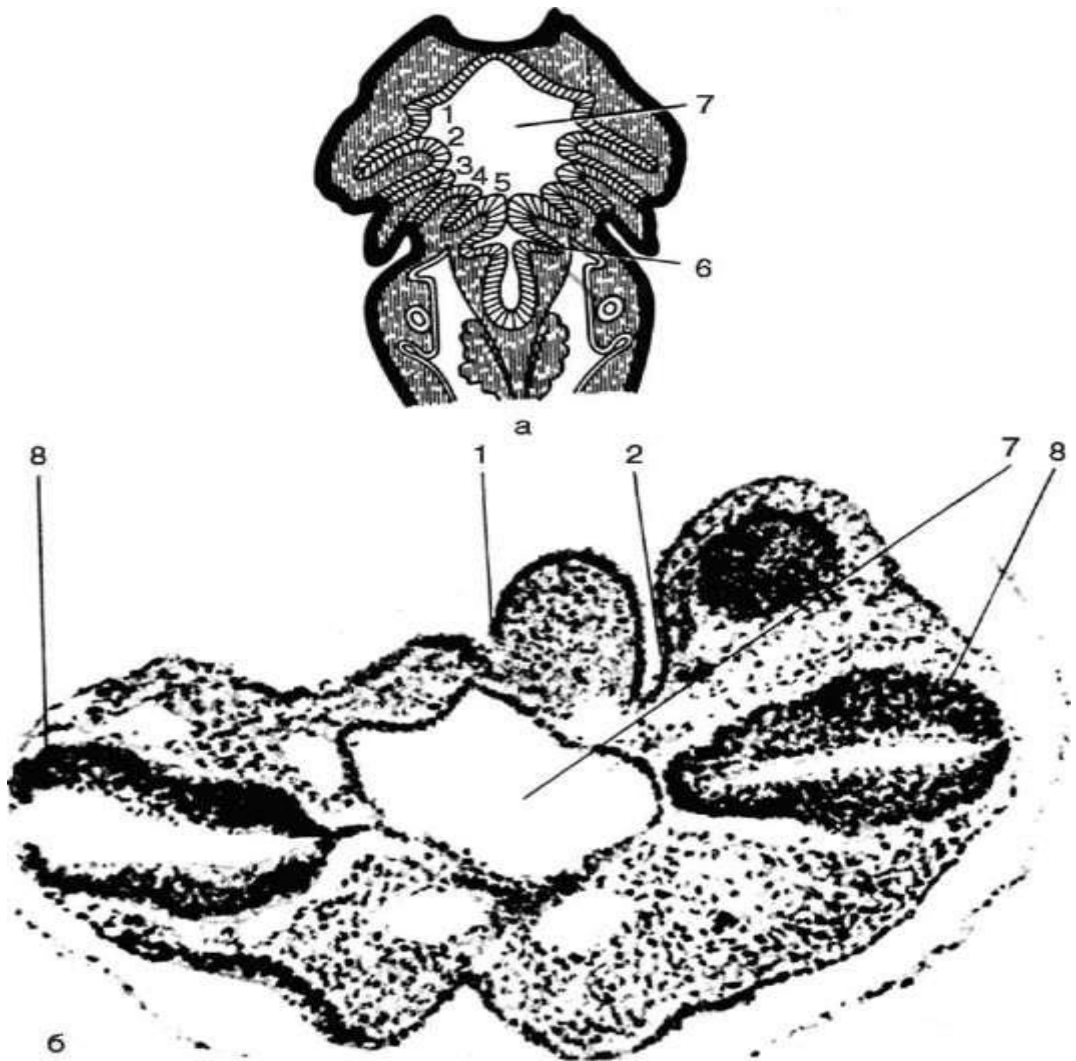


Рис. 14.24. Закладка жаберных щелей у позвоночных: а - фронтальный срез личинки тритона; б - срез через глотку зародыша мыши (головной конец зародыша сильно

изогнут, поэтому на фотографии видны два среза одной нервной трубки); 1-5 - жаберные карманы и жаберные щели; 6 - зачаток легкого; 7 - полость глотки; 8 - нервная трубка

Первая жаберная щель у всех наземных позвоночных, начиная с земноводных, в процессе формирования превращается в евстахиеву трубу, барабанную полость и наружный слуховой проход. Располагаясь топографически в зоне редукции первичных челюстей и подъязычной висцеральной дуги, преобразующихся в слуховые косточки, она меняет свои функции, включаясь в систему слухового анализатора (см. п. 14.2.1).

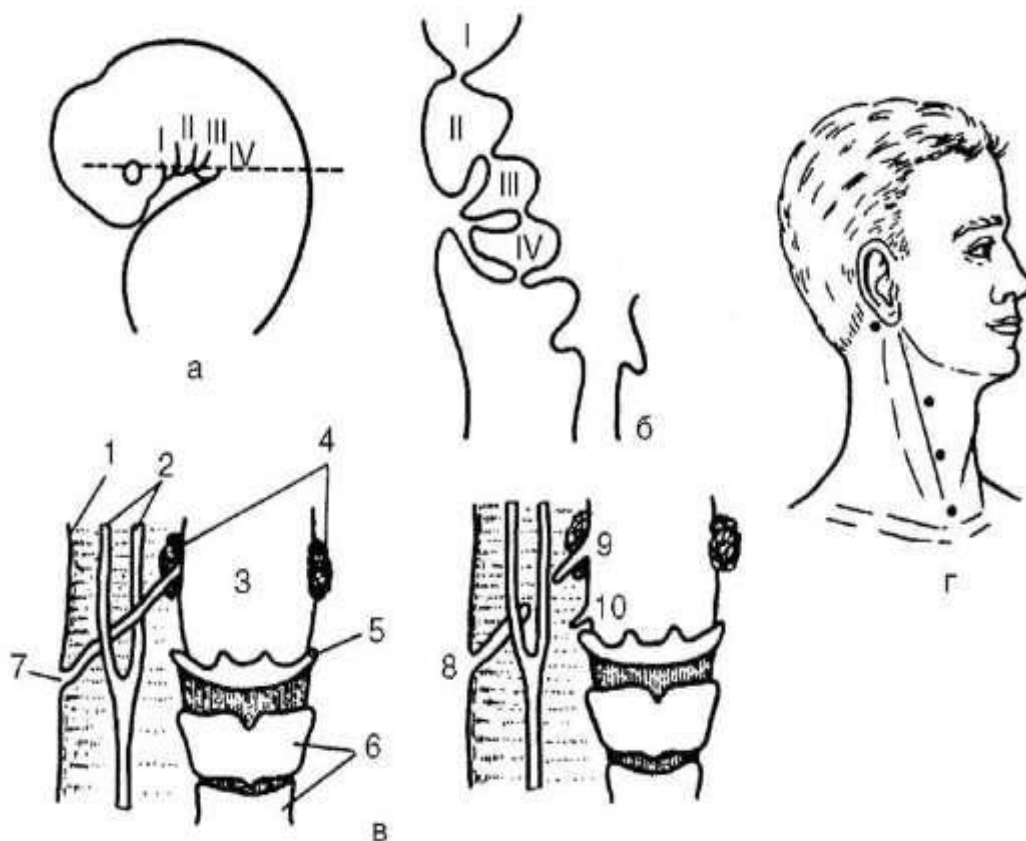


Рис. 14-25. Развитие области глотки и ее аномалии у человека: а - зародыш в возрасте 5 нед; б - тот же зародыш (срез через область глотки по пунктирной линии, изображенной на рис. а); в - схема латеральных свищей шеи; г - проекции наиболее часто встречающихся латеральных шейных свищей; I-IV - жаберные дуги; 1 - кожа; 2 - сонная артерия; 3 - глотка; 4 - нёбные миндалины; 5 - подъязычная кость; 6 - гортань; 7 - сквозной шейный свищ; 8-10 - несквозные свищи (внутренние и наружный шейные синусы)

### 14.3.3. СРЕДНЯЯ И ЗАДНЯЯ КИШКА

Кишечная трубка претерпевает в ходе филогенеза следующие прогрессивные преобразования: увеличение общей длины, дифференцировку на отделы и образование крупных многоклеточных желез.

Если длина этого отдела пищеварительной трубки ланцетника составляет примерно 1/3 длины тела, то у млекопитающих возможно превышение ее длины по отношению к телу в 10 раз и более. Этим достигается удлинение времени контакта пищевых частиц с ферментами пищеварения и увеличение всасывающей поверхности. На органном уровне это сопровождается появлением складчатости слизистой оболочки кишки, возникновением ворсинок и крипт. Кишечник ланцетника абсолютно не дифференцирован. В средней его части расположен печеночный вырост - простое слепое выпячивание брюшной стенки кишки, выстланное железистыми клетками.

Функционально этот вырост представляет собой зачаточную печень. Он является единственной многоклеточной железой пищеварительной системы ланцетника.

У рыб за глоткой следует короткий пищевод, затем желудок, слабо от него отграниченный. В кишечнике выделяются тонкий и толстый отделы, последний открывается анусом во внешнюю среду. В отличие от ланцетника у рыб хорошо развита печень, снабженная желчным пузырем. Поджелудочная железа у различных рыб построена по-разному. В некоторых случаях она представлена отдельными мелкими дольками в стенке кишечника, в мезентерии (брыжейке), рассеяна в ткани печени. Нередко уже у рыб она представляет собой компактный орган, включающий в себя как экзокринную часть, которая ответственна за синтез пищеварительных ферментов, так и эндокринную, которая выделяет гормоны, регулирующие углеводный обмен. Таким образом, у рыб наблюдаются все основные стадии эволюции сложной многоклеточной железы, структура и функции которой впоследствии принципиально практически не изменяются.

Единственное отличие пищеварительной трубки земноводных от трубки рыб - ее удлинение и впадение толстой кишки в клоаку.

Существенная особенность пищеварительной трубки пресмыкающихся - возникновение в ней слепой кишки. У большинства из них она зачаточна, но у некоторых развита весьма существенно. Слепая кишка - важное эволюционное приобретение пресмыкающихся, позволяющее им расширить рацион питания и использовать растительную пищу, переваривание которой сложно и требует участия симбиотических простейших и бактерий. Слепая кишка особенно богата микрофлорой, под действием которой осуществляются процессы брожения, позволяющие наиболее полно использовать пластические вещества растительного происхождения.

У млекопитающих за счет дальнейшей дифференцировки пищеварительного тракта, и в частности больших размеров слепой кишки, резко увеличивается разнообразие используемых продуктов питания и возникает пищевая специализация на травоядность и плотоядность; всеядность встречается редко, в частности в отряде приматов.

Задняя кишка плацентарных млекопитающих дифференцирована, клоака отсутствует и прямая кишка заканчивается анусом.

В онтогенезе человека рекапитулируют основные стадии филогенеза кишечной трубки и ее производных. Из пороков развития, связанных с задержкой эмбриогенеза, известны гипоплазии всей пищеварительной системы, укорочение кишки и недоразвитие любых ее отделов, а также печени и поджелудочной железы. В зависимости от степени недоразвития тяжесть аномалии может быть как незначительной, так и несовместимой с жизнью.

Клинический интерес представляет гетеротопия тканей поджелудочной железы в стенке тонкого кишечника или желудка. Иногда гетеротопированные фрагменты могут имитировать опухолевую трансформацию слизистой оболочки. По данным патологоанатомов, частота этой аномалии - от 0,6 до 5%. Механизм гетеротопии - нарушение клеточной миграции зачатков железы из стенки кишечной трубки.

Таков же механизм формирования другой редкой аномалии - гетеротопии печеночной ткани в стенку желудка или кишечника.

С недоразвитием и задержкой дифференцировки связана и такая аномалия, как персистирование клоаки, при которой мочеполовые пути и прямая кишка объединены. При нормальном развитии после 8-й недели эмбриогенеза клоака должна полностью дифференцироваться на прямую кишку, мочевыделительные и половые протоки.

#### 14.3.4. ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

Жабры - наиболее ранние специализированные органы дыхания, появляющиеся среди хордовых впервые у рыб. Они представляют собой тонкие складки слизистой оболочки глотки, лежащие на жаберных дугах, снабжаемые венозной кровью через жаберные артерии и распадающиеся здесь на капилляры.

Позади последней жаберной дуги у кистеперых рыб за счет выпячивания вентральной стороны глотки формируется парное образование - плавательный пузырь, который выполняет в первую очередь гидростатические функции, уравнивая тело рыбы в толще воды. Связь между ним и глоткой, имеющаяся в эмбриогенезе, не прерывается и позже, поэтому воздух при попадании в глотку может беспрепятственно проходить в плавательный пузырь. Эта морфофизиологическая особенность при изменении условий существования кистеперых рыб стала предпосылкой преобразования плавательного пузыря в легкие (рис. 14.26).

У земноводных, связанных по происхождению с кистеперы-ми рыбами, в личиночном состоянии функционируют жабры, а во взрослом - органами дыхания становятся легкие. В связи с отсутствием грудной клетки и диафрагмы воздух в них попадает из ротовой полости за счет глотательных движений, осуществляющихся подбородочно-подъязычной мышцей. Материал жаберных дуг, следующих за подъязычной дугой, частично редуцируясь, входит в состав хрящей гортани, которая, появляясь впервые у земноводных, является первым органом, относящимся к нижним дыхательным путям. Легкие начинаются непосредственно от гортани. Они крупноячеисты и имеют относительно малую дыхательную поверхность, в связи с чем газообмен в большей степени осуществляется через кожные покровы (см. п. 14.1).

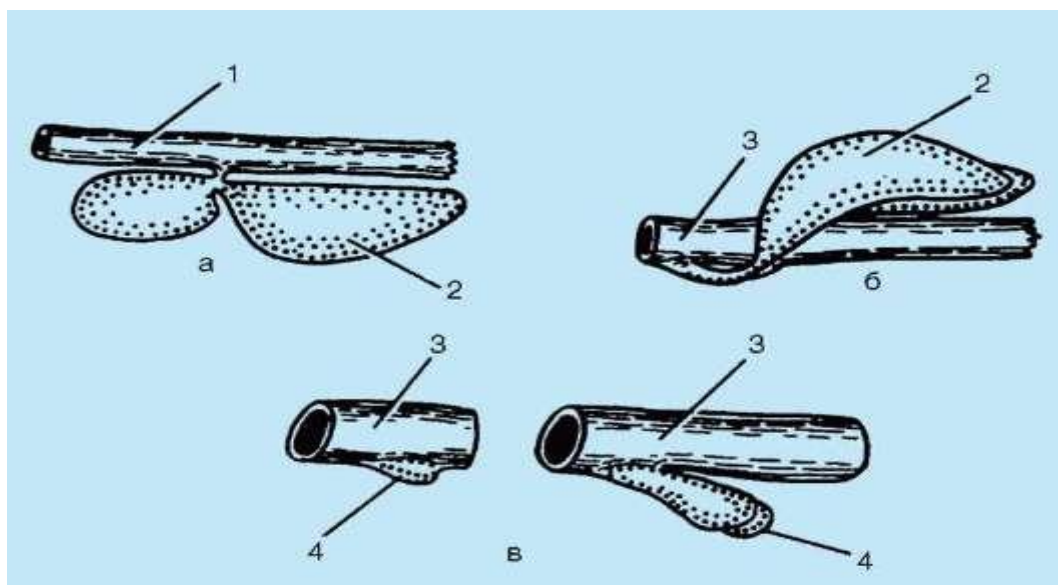


Рис. 14.26. Плавательный пузырь рыб (а - костной; б - кистеперой) и развитие легких у человека (в - ранние стадии): 1 - средняя кишка; 2 - плавательный пузырь; 3 - глотка; 4 - развивающиеся легкие

Пресмыкающиеся, вышедшие на сушу окончательно, имеют как верхние дыхательные пути (не полностью отграниченную от ротовой полости полость носа), так и нижние - гортань, трахею и бронхи. Их легкие мелкоячеисты, содержат многочисленные внутренние перегородки и обладают большой дыхательной поверхностью. Впервые появляется диафрагма, которая в дыхании принимает скорее пассивное участие, так как она либо лишена мышечных элементов, либо разделяет грудную и брюшную полости не полностью. Механизм дыхания основан на сокращении межреберных мышц, приводящих в движение грудную клетку.

У млекопитающих дыхательные пути, как и у предков, выстланы мерцательным эпителием. Они полностью отделены от пищеварительной системы и только перекрещиваются с ней в глотке. Бронхи многократно разветвляются, вплоть до бронхиол, ведущих в альвеолы - легочные пузырьки, имеющие в сумме огромную площадь поверхности (у человека до 90 м<sup>2</sup>). Основной мышцей, изменяющей объем грудной полости, становится диафрагма.

В эмбриогенезе человека отражается первоначальное единство пищеварительной и дыхательной систем. На этом основано формирование большой группы врожденных пороков развития пищевода и трахеи типа эзофаготрахеальных свищей (рис. 14.27). Нарушением альвеолярной дифференцировки легочной ткани могут быть объяснены дизонтогенетические бронхолегочные кисты - округлые полости в легких, отграниченные от окружающих тканей примитивно построенной стенкой недифференцированного бронха, а также кистозная гипоплазия (недоразвитие) легких (рис. 14.28). При этой патологии недоразвитыми оказываются целые доли легкого, которые представляют собой многочисленные полости, связанные с крупными бронхами и имеющие малую площадь поверхности. Газообмен в таких участках легких резко ослаблен. Широко известны также гипоплазии диафрагмы от небольших дефектов в ее куполе до полной аплазии. Последняя аномалия несовместима с жизнью и встречается обычно вместе с другими множественными пороками развития.

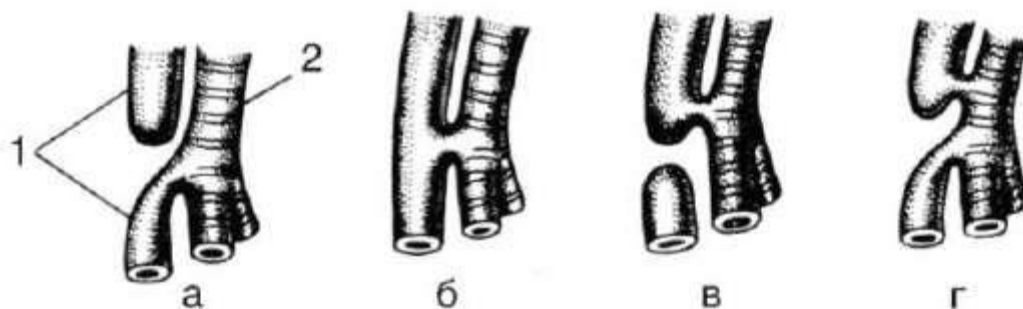


Рис. 14.27. Различные формы эзофаготрахеальных свищей (а - г): 1 - пищевод; 2 - трахея

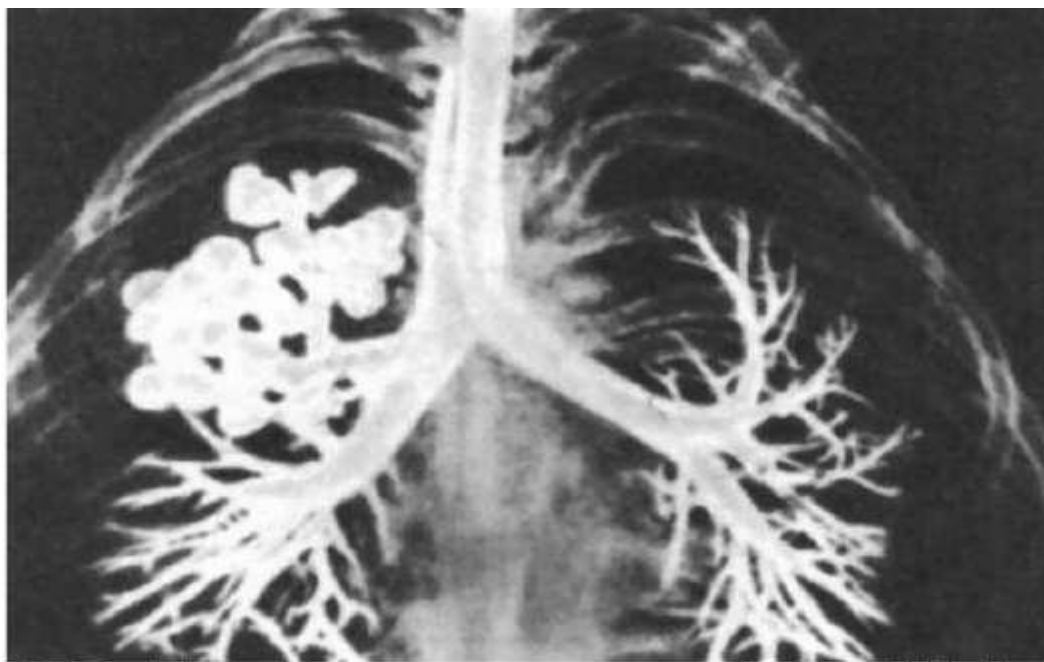


Рис. 14.28. Кистозная гипоплазия правого легкого. Контрастная рентгенограмма

#### 14.4. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

Необходимое условие существования высокоорганизованных крупных многоклеточных организмов - наличие жидкой подвижной внутренней среды, которая обеспечивает интеграцию организма в целостную систему, выполняя транспортные функции. Эти функции являются основными для кровеносной системы. Конкретная функция кровеносной системы зависит от того, что она транспортирует: питательные вещества, кислород, углекислый газ, другие продукты диссимиляции или гормоны. Кровеносная система всех хордовых замкнутая и состоит из двух основных артериальных сосудов: брюшной и спинной аорты. По брюшной аорте венозная кровь продвигается кпереди, обогащается кислородом в органах дыхания, а по спинной - кзади. Из спинной аорты кровь через систему капилляров возвращается по венам в брюшную аорту. Брюшная аорта или ее часть, периодически сокращаясь, проталкивает кровь по сосудам (рис. 14.29).

##### 14.4.1. ЭВОЛЮЦИЯ ОБЩЕГО ПЛАНА СТРОЕНИЯ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ ХОРДОВЫХ

У ланцетника кровеносная система наиболее проста (рис. 14.30, а). Круг кровообращения один. По брюшной аорте венозная кровь поступает в приносящие жаберные артерии, число которых соответствует числу межжаберных перегородок (до 150 пар), где и обогащается кислородом.

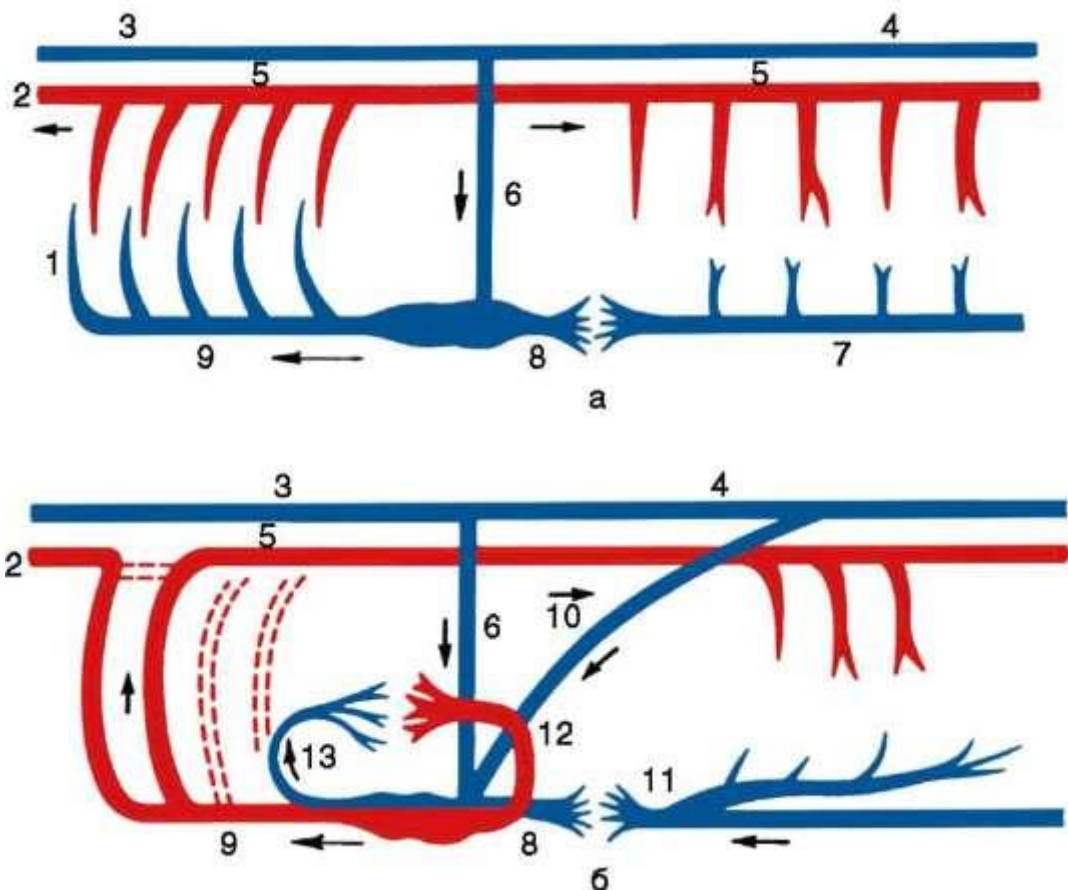


Рис. 14.29. Строение кровеносной системы водных (а) и наземных (б) позвоночных: 1 - жаберные артерии; 2 - сонная артерия; 3 - передняя кардинальная вена; 4 - задняя кардинальная вена; 5 - спинная аорта; 6 - кювьеров проток; 7 - подкишечная вена; 8 - печеночная вена; 9 - брюшная аорта; 10 - задняя (нижняя) полая вена; 11 - воротная вена печени; 12 - легочная вена; 13 - легочная артерия; стрелками указано направление движения крови



По выносящим жаберным артериям кровь поступает в корни спинной аорты, расположенные симметрично с двух сторон тела. Они продолжают как вперед, неся артериальную кровь к переднему концу тела, так и назад. Передние ветви этих двух сосудов называются сонными артериями. На уровне заднего конца глотки задние ветви, срастаясь, образуют спинную аорту, которая разветвляется на многочисленные артерии, направляющиеся к органам и распадающиеся на капилляры.

После тканевого газообмена кровь поступает в парные передние или задние кардинальные вены, расположенные симметрично. Передняя и задняя кардинальные вены с каждой стороны впадают в кьюверов проток. Оба кьюверовых протока впадают с двух сторон в брюшную аорту. От стенок пищеварительной системы венозная кровь оттекает по воротной вене печени в печеночный вырост, где формируется система капилляров. Затем капилляры вновь собираются в венозный сосуд - печеночную вену, по которой кровь поступает в брюшную аорту.

Таким образом, несмотря на простоту кровеносной системы в целом, уже у ланцетника имеются основные магистральные артерии, характерные для позвоночных, в том числе для человека: это брюшная аорта, преобразующаяся позже в сердце, восходящую часть дуги аорты и корень легочной артерии; спинная аорта, становящаяся позже собственно аортой, и сонные артерии. Основные вены, имеющиеся у ланцетника, также сохраняются у более высокоорганизованных животных. Так, передние кардинальные вены станут позже яремными венами, правый кьюверов проток преобразуется в верхнюю полую вену, а левый, сильно редуцировавшись, - в коронарный синус сердца. Для того чтобы понять, как это происходит, необходимо сопоставить кровеносные системы всех классов позвоночных животных.

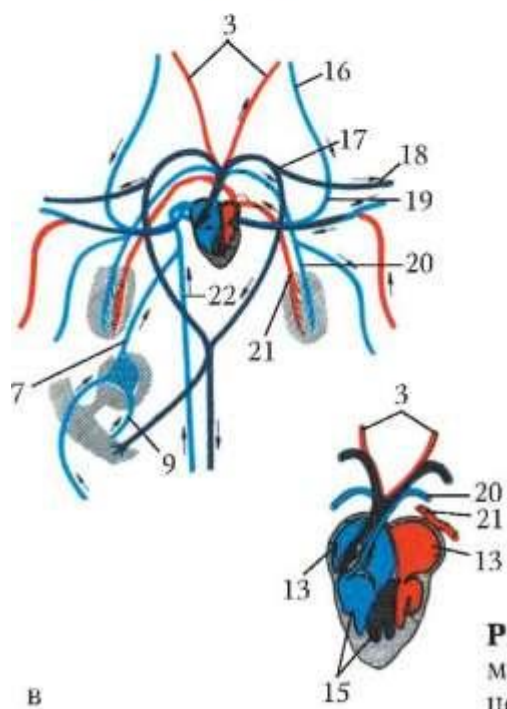
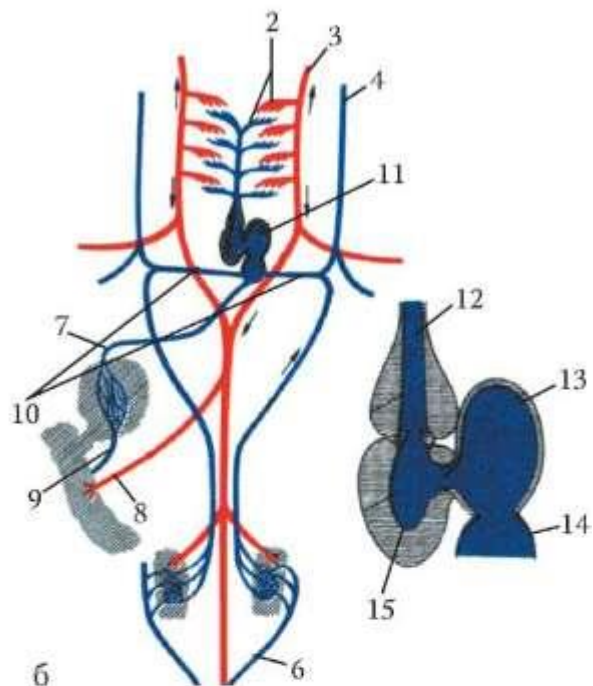
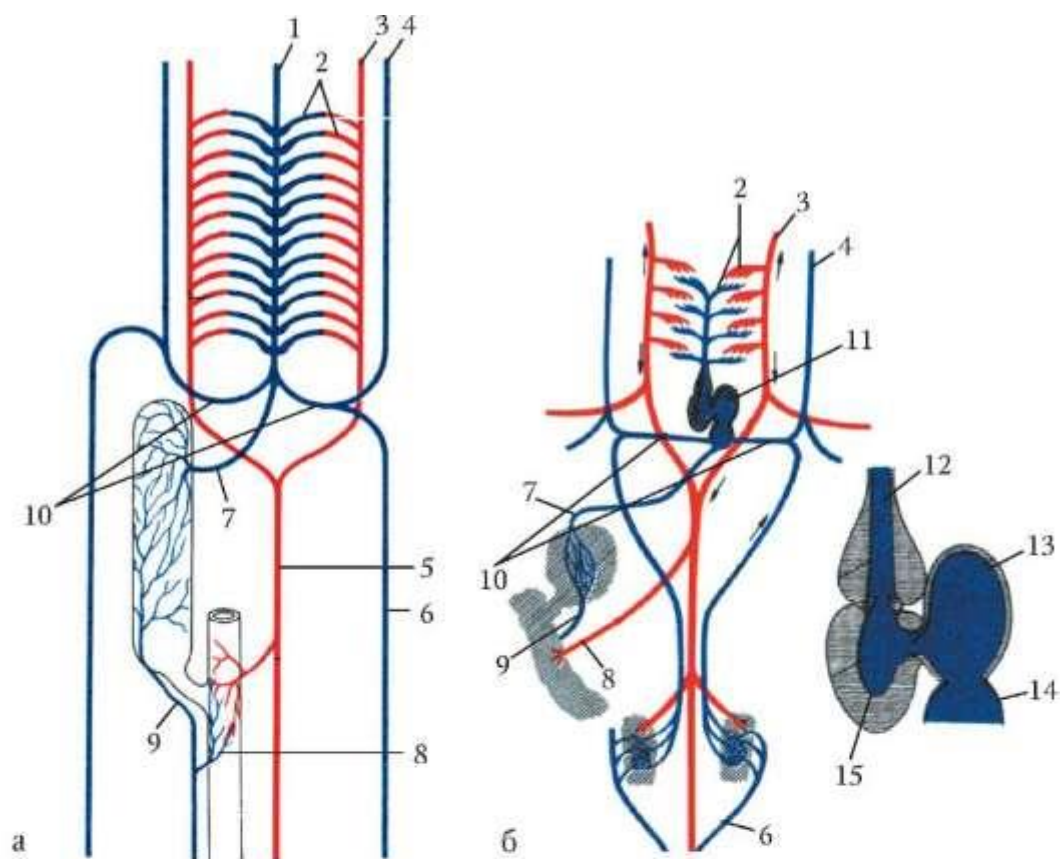
Активный образ жизни рыб предполагает более интенсивный метаболизм. В связи с этим на фоне олигомеризации их артериальных жаберных дуг, в конечном счете, до четырех пар в них отмечается высокая степень дифференцировки: жаберные сосуды распадаются на капилляры, пронизывающие жаберные лепестки. В процессе интенсификации сократительной функции брюшной аорты часть ее преобразовалась в двухкамерное сердце, состоящее из предсердия и желудочка и располагающееся под нижней челюстью, рядом с жаберным аппаратом. В остальном кровеносная система рыб соответствует строению ее у ланцетника (рис. 14.30, б).

В связи с выходом земноводных на сушу и появлением легочного дыхания у них возникает два круга кровообращения. Соответственно этому в строении сердца и артерий появляются приспособления, направленные на разделение артериальной и венозной крови. Перемещение земноводных в основном за счет парных конечностей, а не хвоста обуславливает изменения в венозной системе задней части туловища.

Сердце амфибий расположено каудальнее, чем у рыб, рядом с легкими; оно трехкамерное, но, как и у рыб, от правой половины единственного желудочка начинается единственный сосуд - артериальный конус, разветвляющийся последовательно на три пары сосудов: кожно-легочные артерии, дуги аорты и сонные артерии. Как и у всех более высокоорганизованных классов, в правое предсердие впадают вены большого круга, несущие венозную кровь, в левое - малого с артериальной кровью. При сокращении предсердий в желудочек, внутренняя стенка которого снабжена большим количеством мышечных перекладок, одновременно попадают обе порции крови. Полного их смешения из-за своеобразного строения стенки желудочка не происходит, поэтому при его сокращении первая порция венозной крови поступает в артериальный конус и с помощью спирального клапана, находящегося там, направляется в кожно-легочные артерии. Кровь из середины желудочка, смешанная, поступает таким же образом в дуги аорты, а оставшееся небольшое количество артериальной крови, последней попадающей в артериальный конус, направляется в сонные артерии.

Две дуги аорты, несущие смешанную кровь, огибают сердце и пищевод сзади, образуя спинную аорту, снабжающую все тело, кроме головы, смешанной кровью. Задние кардинальные вены сильно редуцируются и собирают кровь только с боковых поверхностей туловища. Функционально их замещает возникшая заново задняя полая вена, собирающая кровь в основном из задних конечностей. Она располагается рядом со спинной аортой и, находясь позади печени, вбирает в себя печеночную вену, которая у рыб впадала непосредственно в венозный синус сердца. Передние кардинальные вены, обеспечивая отток крови от головы, называют теперь яремными венами, а кювьеровы потоки, в которые они впадают вместе с подключичными венами, - передними полыми венами (рис. 14.30, в).

В кровеносной системе пресмыкающихся возникают следующие прогрессивные изменения: в желудочке их сердца имеется неполная перегородка, затрудняющая смешение крови, поступающей из правого и левого предсердий; от сердца отходит не один, а три сосуда, образовавшихся в результате деления артериального ствола. Из левой половины желудочка начинается правая дуга аорты, несущая артериальную кровь, а из правой - легочная артерия с венозной кровью. Из середины желудочка, в области неполной перегородки, начинается левая дуга аорты со смешанной кровью. Обе дуги аорты, как и у предков, срастаются позади сердца, трахеи и пищевода в спинную аорту, кровь в которой смешанная, но более богата кислородом, чем у земноводных, в связи с тем, что до слияния сосудов только по левой дуге течет смешанная кровь. Кроме того, сонные и подключичные артерии с обеих сторон берут начало от правой дуги аорты, в результате чего артериальной кровью снабжается не только голова, но и передние конечности. В связи с появлением шеи сердце располагается еще более каудально, чем у земноводных. Венозная система пресмыкающихся принципиально не отличается от системы вен земноводных (рис. 14.30, г).



**Рис. 14.30.** Строение кровеносной системы и сердца хордовых животных: а — ланцетника; б — рыбы; в — земноводного

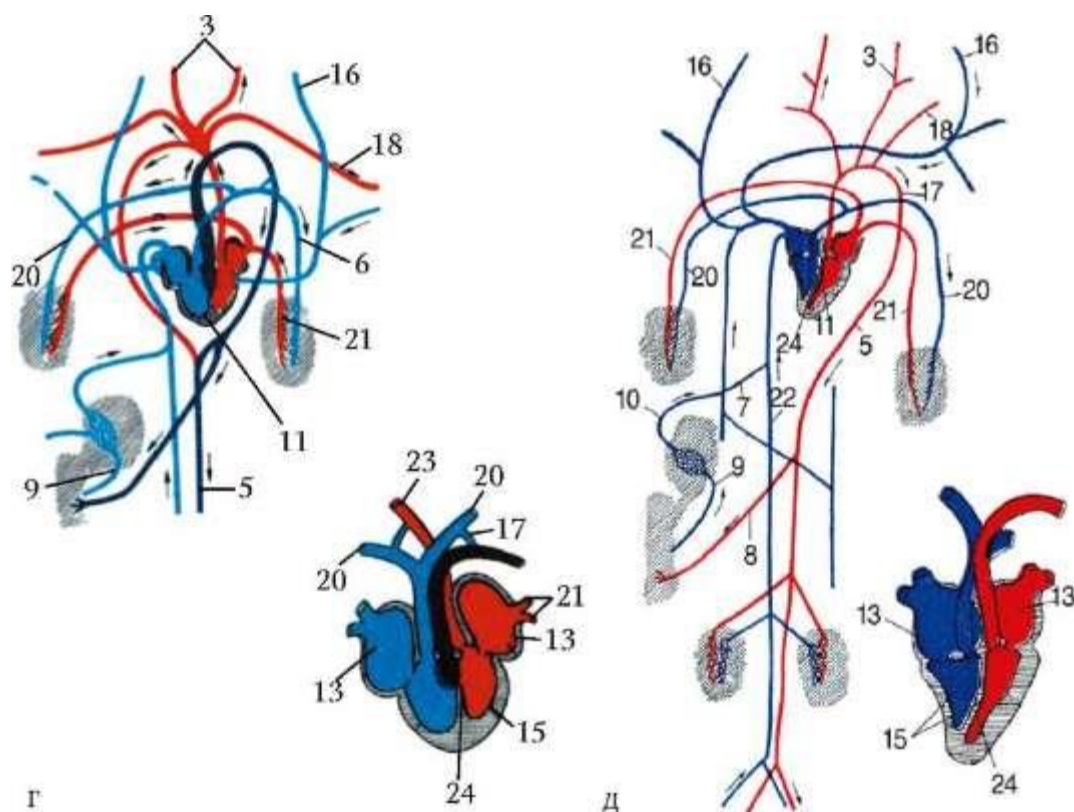


Рис. 14.30. *Продолжение.* г - пресмыкающегося; д - млекопитающего; 1 - брюшная аорта; 2 - жаберные артерии; 3 - сонная артерия; 4 - передняя кардинальная вена; 5 - спинная аорта; 6 - задняя кардинальная вена; 7 - печеночная вена; 8 - чревная артерия; 9 - воротная вена печени; 10 - кювьеровы протоки; 11 - сердце; 12 - артериальный конус; 13 - предсердие; 14 - венозный синус; 15 - желудочек; 16 - яремная вена; 17 - левая дуга аорты; 18 - подключичная артерия; 19 - передняя полая вена; 20 - легочная артерия; 21 - легочная вена; 22 - задняя полая вена; 23 - правая дуга аорты; 24 - межжелудочковая перегородка

Прогрессивные изменения кровеносной системы млекопитающих сводятся к полному разделению венозного и артериального кровотоков. Это достигается, во-первых, завершённой четырехкамерностью сердца и, во-вторых, редукцией правой дуги аорты и сохранением только левой, начинающейся от левого желудочка. В результате все органы млекопитающих снабжаются артериальной кровью. В венах большого круга кровообращения также обнаруживаются прогрессивные изменения: возникла безымянная вена, объединяющая левые яремную и подключичную вены с правыми, в результате чего остается лишь одна передняя полая вена, располагающаяся справа. Левый кювьеров проток в виде рудиментарного сосуда *sinus coronarius* теперь собирает венозную кровь только от миокарда, а непарная и полунепарная вены - рудименты задних кардинальных вен, имеют существенное значение в основном в случаях формирования обходных путей венозного оттока через кава-кавальные анастомозы, формируемые ими (рис. 14.30, д).

В эмбриональном развитии млекопитающих, в том числе человека, рекапитулируют закладки сердца и основных кровеносных сосудов предковых классов.

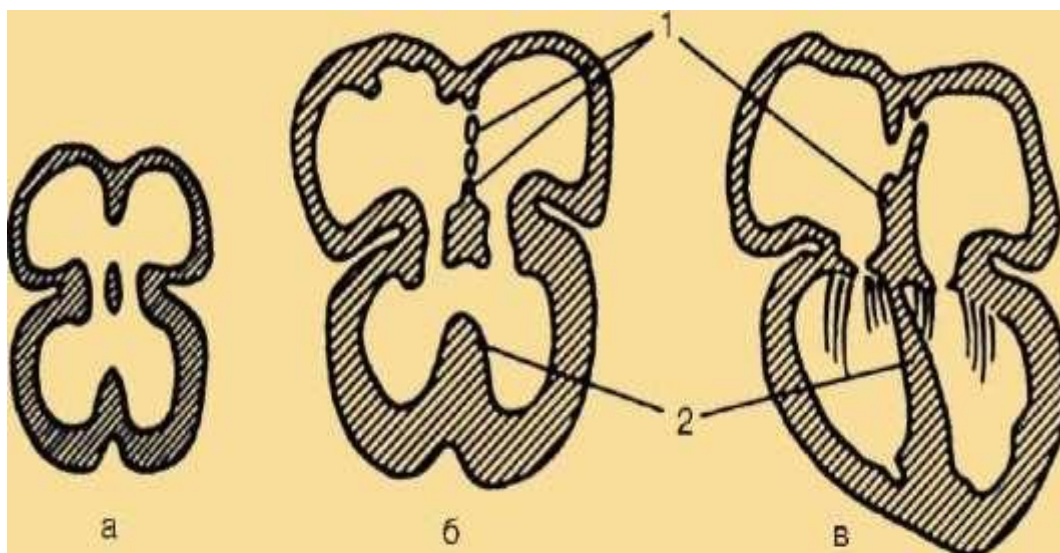


Рис. 14.31. Развитие перегородок сердца у зародыша человека в возрасте 30 сут (а), 35 сут (б) и 2 мес (в): 1 - межпредсердная; 2- межжелудочковая

Сердце закладывается в виде недифференцированной брюшной аорты, которая за счет изгибания, появления в просвете перегородок и клапанов, становится последовательно двух-, трех- и четырехка-мерным сердцем (рис. 14.31). Однако рекапитуляции здесь неполны в связи с тем, что межжелудочковая перегородка млекопитающих формируется иначе и из другого материала, чем у рептилий. Поэтому можно считать, что четырехкамерное сердце млекопитающих формируется на базе трехкамерного сердца, а межжелудочковая перегородка является новообразованием, а не результатом доразвития перегородки пресмыкающихся. Таким образом, в филогенезе сердца позвоночных проявляется девиация: в процессе морфогенеза этого органа у млекопитающих рекапитулируют ранние филогенетические стадии, а затем развитие его идет в ином направлении, характерном лишь для этого класса.

Интересно, что место закладки и положение сердца в филогенетическом ряду позвоночных полностью рекапитулируют у млекопитающих, в том числе человека. Так, закладка сердца у человека осуществляется на 20-е сутки эмбриогенеза, как у всех позвоночных, в задней части головы. Позже за счет изменения пропорций тела, появления шейной области, смещения легких в грудную полость осуществляется и перемещение сердца в переднее средостение.

Нарушения развития сердца могут выражаться как в возникновении аномалий строения, так и места его положения. Возможно сохранение к моменту рождения двухкамерного сердца. Этот порок совершенно не совместим с жизнью.

Чаще встречаются дефекты межпредсердной перегородки (1 случай на 1000 рождений), межжелудочковой перегородки (2,5-5 случаев на 1000 рождений), вплоть до трехкамерного сердца с одним общим желудочком (рис. 14.31, в). Известен и такой порок, как шейная эктопия сердца, при которой оно находится в шейной области. Этот порок связывают с задержкой сердца в области его первоначальной закладки. В большинстве случаев при шейной эктопии сердца его дифференци-ровка сильно нарушена. При этом ребенок обычно погибает сразу после рождения. Перечисленные пороки сердца наиболее часто встречаются не в изолированном виде, а в комплексе с другими аномалиями сердца, сосудов, а нередко и других органов. Это свидетельствует о том, что в морфогенезе сердца большое значение имеют онтогенетические корреляции (см. п. 13.4). Состояние больных при таких пороках зависит от того, насколько сильно нарушается гемодинамика и осуществляется смешение крови в кровеносном русле.

#### 14.4.2. ФИЛОГЕНЕЗ АРТЕРИАЛЬНЫХ ЖАБЕРНЫХ ДУГ

В связи с тем что основные артериальные сосуды у млекопитающих формируются на базе закладок жаберных артерий, проследим их эволюцию в филогенетическом ряду позвоночных (рис. 14.32). В эмбриогенезе абсолютного большинства позвоночных закладывается шесть пар артериальных жаберных дуг, соответствующих шести парам висцеральных дуг черепа. Поскольку две первые пары висцеральных дуг включаются в состав лицевого черепа, две первые артериальные жаберные дуги быстро редуцируются. Оставшиеся четыре пары функционируют у рыб как жаберные артерии. У наземных позвоночных 3-я пара жаберных артерий теряет связь с корнями спинной аорты и несет кровь к голове, становясь сонными артериями. Сосуды 4-й пары достигают наибольшего развития и вместе с участком корня спинной аорты во взрослом состоянии становятся дугами аорты - основными сосудами большого круга кровообращения.

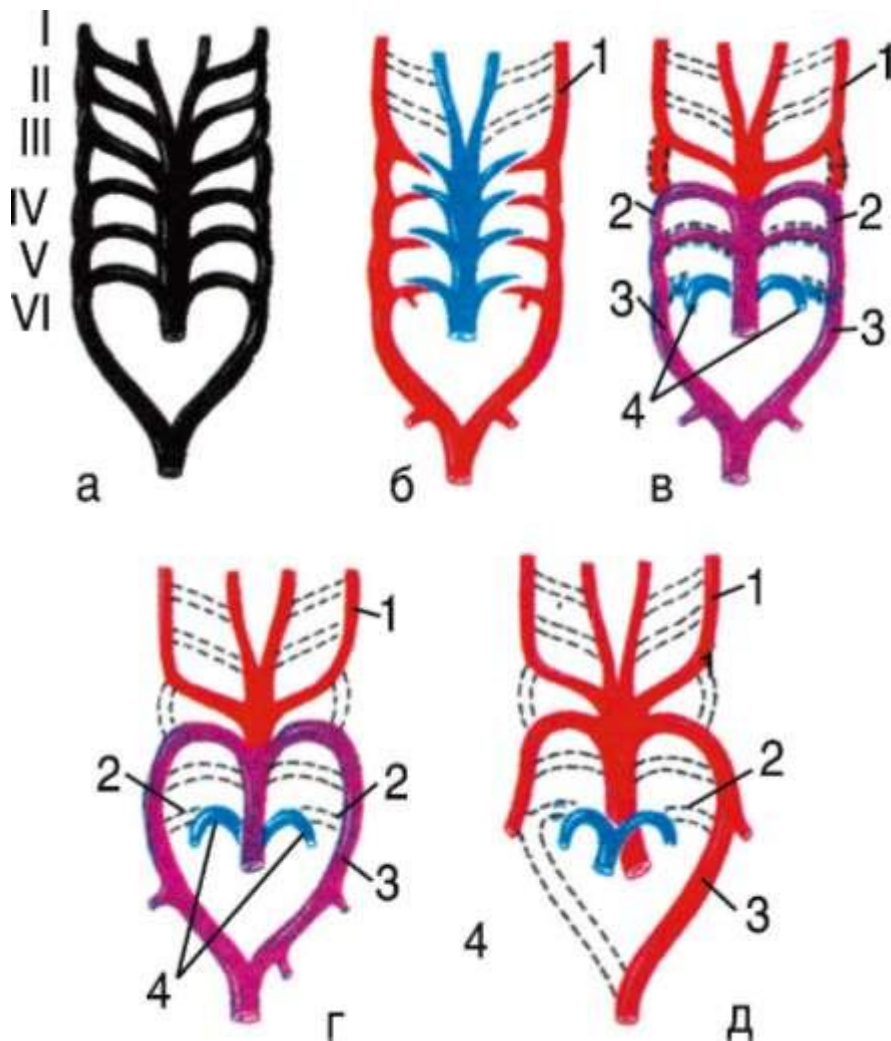


Рис. 14.32. Эволюция артериальных жаберных дуг позвоночных: а - закладка в эмбриогенезе; б - жаберные дуги рыб; в - жаберные дуги хвостатых земноводных; г - жаберные дуги пресмыкающихся; д - жаберные дуги млекопитающих; I-VI - жаберные дуги; 1 - сонные артерии; 2 - боталлов проток; 3 - артериальные дуги большого круга кровообращения; 4 - легочные артерии

У земноводных и пресмыкающихся оба сосуда развиты и принимают участие в кровообращении. У млекопитающих также закладываются оба сосуда 4-й пары, а позже правая дуга аорты редуцируется таким образом, что от нее остается лишь небольшой рудимент - плечеголовной ствол. Пятая пара артериальных дуг в связи с тем, что она функционально дублирует четвертую, редуцируется у всех наземных позвоночных, кроме

хвостатых амфибий. Шестая пара, которая снабжает венозной кровью кроме жабр еще и плавательный пузырь, у кистеперых рыб становится легочной артерией.

В эмбриогенезе человека рекапитуляции артериальных жаберных дуг происходят с особенностями: все шесть пар дуг никогда не существуют одновременно. В то время, когда две первые дуги закладываются, а затем перестраиваются, последние пары сосудов еще не начинают формироваться. Кроме того, пятая артериальная дуга уже закладывается в виде рудиментарного сосуда, присоединенного обычно к 4-й паре, и редуцируется очень быстро.

Из атавистических пороков развития сосудов, развивающихся из артериальных жаберных дуг, остановимся на следующих: с частотой 1 случай на 200 вскрытий детей, умерших от врожденных пороков сердца, встречается персистирование обеих дуг аорты 4-й пары. При этом обе дуги, так же, как у земноводных или пресмыкающихся, сростаются позади пищевода и трахеи, образуя нисходящую часть спинной аорты. Порок проявляется нарушением глотания и удушьем. Несколько чаще (2,8 случая на 200 вскрытий) встречается нарушение редукции правой дуги аорты с редукцией левой. Эта аномалия часто клинически не проявляется.

Наиболее частый порок (0,5-1,2 случая на 1000 новорожденных) - персистирование артериального, или боталлова, протока (рис. 14.33, а), представляющего собой часть корня спинной аорты между 4-й и 6-й парами артерий слева. Проявляется сбросом артериальной крови из большого круга кровообращения в малый. Очень тяжелый порок развития - персистирование первичного эмбрионального ствола, в результате которого из сердца выходит только один сосуд, располагающийся обычно над дефектом в межжелудочковой перегородке (рис. 14.33, б). Такой порок обычно приводит к смерти ребенка. Нарушение дифференцировки первичного эмбрионального ствола может привести к такому пороку развития, как транспозиция сосудов - от-хождение аорты от правого желудочка, а легочного ствола - от левого, что встречается в 1 случае на 2500 новорожденных. Этот порок обычно несовместим с жизнью.

Рекапитуляции проявляются и в эмбриональном развитии крупных вен человека. При этом возможно формирование атавистических пороков развития. Среди пороков развития венозного русла укажем на возможность персистирования двух верхних полых вен. Если обе они впадают в правое предсердие, аномалия клинически не проявляется.

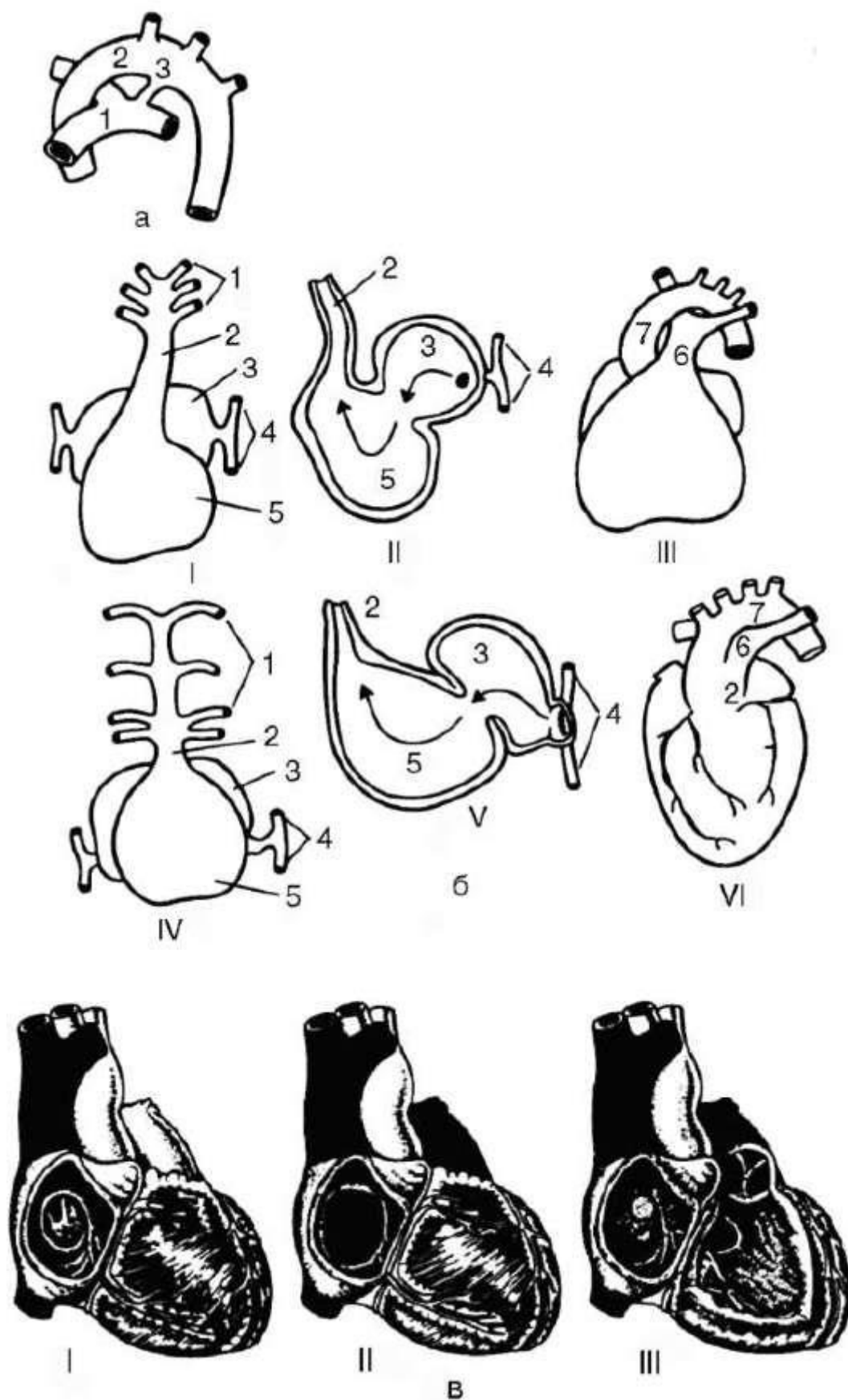


Рис. 14.33. Врожденные пороки развития сердца и сосудов у человека: а - персистирование артериального (боталлова) протока у человека: 1 - легочный ствол; 2 - левая дуга аорты; 3 - артериальный (боталлов) проток; б - онто-филогенетические основы формирования пороков развития сердца и отходящих от него сосудов у человека; I -



сердце зародыша человека в возрасте 5 нед; II - то же, в разрезе; III - разделение артериального конуса у зародыша человека в возрасте 6 нед; IV - сердце рыбы; V - то же, в разрезе; VI - персистирующее неразделенное артериальное конуса у человека: 1 - артериальные жаберные дуги; 2 - артериальный конус; 3 - предсердие; 4 - кардинальные вены; 5 - желудочек; 6 - общая легочная артерия; 7 - левая дуга аорты; в - аномалии межпредсердной (I, II) и межжелудочковой (III) перегородок

При впадении левой поллой вены в левое предсердие происходит сброс венозной крови в большой круг кровообращения. Иногда обе полые вены впадают в левое предсердие. Такой порок несовместим с жизнью. Данные аномалии встречаются с частотой 1% от всех врожденных пороков сердечно-сосудистой системы.

Очень редкая врожденная аномалия - неразвитие нижней поллой вены. Отток крови от нижней части туловища и ног осуществляется в этом случае через коллатерали непарной и полунепарной вен, рудименты задних кардинальных вен.

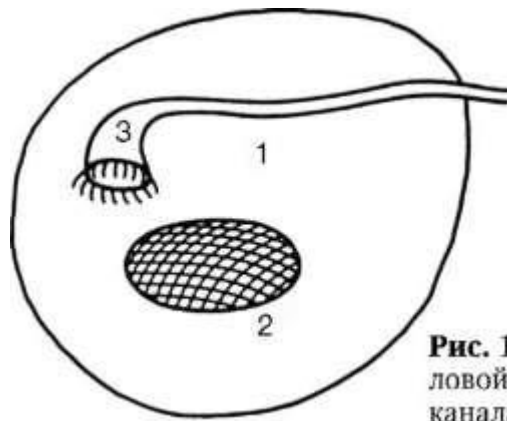
В случае постепенного сужения просвета нижней поллой вены за счет различных причин, в частности, сдавления ее растущей опухолью, венозный отток из нижней части тела осуществляется через непарную и полунепарную вены. Это пример рудиментарных структур, сохраняющихся в современном организме не только потому, что их формирование заложено в генетическую программу развития, но и потому, что в критических ситуациях они могут быть полезны для выживания организма.

## 14.5. МОЧЕПОЛОВАЯ СИСТЕМА

Выделительная и половая системы в целом выполняют разные функции. Однако их рассматривают в едином комплексе в связи с единством эмбрионального развития и первичной функциональной связью со вторичной полостью тела - целомом. В эмбриогенезе закладка мочеполовой системы -нефрогонотом - формируется в области ножки сомита в непосредственном контакте с целомом. Половые железы у всех хордовых животных располагаются в целоме. Продукты диссимиляции у всех целомических животных, в том числе и низших хордовых, также поступают в целом. Наиболее простой путь выведения во внешнюю среду как половых клеток, так и продуктов диссимиляции - через общий канал, начинающийся воронкой в целоме и заканчивающийся выделительной порой на покровах. Таковы взаимоотношения половых желез и выделительных каналов у многих беспозвоночных и, вероятно, у древних предков хордовых (рис. 14.34).

### 14.5.1. ЭВОЛЮЦИЯ ПОЧКИ

Органами выделения позвоночных являются почки - парные компактные органы, структурно-функциональная единица которых представленанефроном. В наиболее примитивном виде это - воронка, открывающаяся в целом и соединенная с выделительным каналцем, который впадает в общий выводной проток - мочеточник. В филогенезе позвоночных почка прошла три этапа эволюции: предпочка - головная, или пронефрос; первичная почка -туловищная, или мезонефрос, и вторичная почка - тазовая, или метанефрос.



**Рис. 14.34.** Взаимоотношения целома (1), половой железы (2) и общего выделительного канала (3)

Предпочка полностью развивается и функционирует как самостоятельный орган у личинок рыб и земноводных. Она находится на переднем конце тела, состоит из 2-12 нефронов, воронки которых открыты в целом, а выводные каналы впадают в пронефрический канал, который соединен с клоакой. Предпочка имеет сегментарное строение. Продукты диссимиляции фильтруются в целом из кровеносных сосудов, которые поблизости от нефронов формируют клубочки (рис. 14.35, а).

У взрослых рыб и земноводных кзади от предпочек, в туловищных сегментах тела, формируются первичные почки, содержащие до нескольких сотен нефронов. В ходе онтогенеза число нефронов увеличивается за счет их почкования друг от друга с последующей дифференцировкой. Они вступают в связь с кровеносной системой, формируя капсулы почечных клубочков. Капсулы имеют вид двустенных чаш, в которых располагаются сосудистые клубочки, благодаря чему продукты диссимиляции могут поступать из крови непосредственно в нефрон. Некоторые нефроны первичной почки сохраняют связь с целомом через воронки, другие - утрачивают ее (рис. 14.35, б, в).

Выделительные каналы удлиняются, и в них осуществляется обратное всасывание в кровь воды, глюкозы и других веществ, в связи с чем концентрация продуктов диссимиляции в моче повышается. Однако воды с мочой теряется много, поэтому животные, обладающие такой почкой, могут обитать только в водной или влажной среде. Первичная почка сохраняет признаки метамерного строения.

У пресмыкающихся и млекопитающих возникают вторичные почки. Они закладываются в тазовом отделе тела и содержат сотни тысяч нефронов наиболее совершенного строения. У новорожденного ребенка в почке их насчитывается около 1 млн. Они образуются за счет многократного ветвления развивающихся нефронов. Нефроны не имеют воронки и, таким образом, теряют полностью связь с целомом. Каналец нефрона удлиняется, теснее контактирует с кровеносной системой, а у млекопитающих дифференцируется на проксимальный и дистальный участки, между которыми появляется еще и так называемая петля Ген-ле (рис. 14.35, г).

Такое строение нефрона обеспечивает не только полноценную фильтрацию плазмы крови в капсуле, но и, что более важно, эффективное обратное всасывание в кровь воды, глюкозы, гормонов, солей и других необходимых организму веществ. В результате концентрация продуктов диссимиляции в моче, выделяемой вторичными почками, велика, а само ее количество - мало. У человека, например, за сутки в капсулах нефронов обеих почек фильтруется около 150 л плазмы крови, а мочи выделяется около 2 л. Это позволяет животным, обладающим вторичными почками, быть более независимыми от водной среды и заселять засушливые области. У пресмыкающихся вторичные почки на протяжении всей жизни сохраняются на месте их первоначальной закладки - в тазовой области. В них прослеживаются черты первичного метамерного строения.

Почки млекопитающих располагаются в поясничной области, и у большинства из них внешняя сегментация не выражена. В онтогенезе человека обнаруживается выраженная рекапитуляция в развитии почки: закладывание вначале про-, затем мезо-, а позже метанефроса. Последний развивается в тазовой области, а затем за счет различий в скоростях роста позвоночника, таза и органов брюшной полости перемещается в поясничную область. У пятинедельного зародыша можно обнаружить сосуществование предпочки, первичной, а также зачатков вторичной почки (рис. 14.36).

На начальных этапах развития почка человека сегментирована. Позже ее поверхность сглаживается и метамерность сохраняется лишь во внутреннем строении в виде почечных пирамид. Пороки развития почек у человека, основанные на их филогенезе, многообразны. Сохранение мезонефроса и одностороннее отсутствие вторичной почки описаны пока только у мышей, хотя в принципе такая аномалия возможна и у человека. Относительно часто встречается сегментированная вторичная почка, имеющая один или даже несколько мочеточников; возможно и полное ее удвоение. Часто наблюдается тазовое расположение почки, связанное с нарушением ее перемещения на 2-4-м месяцах зародышевого развития (рис. 14.37).

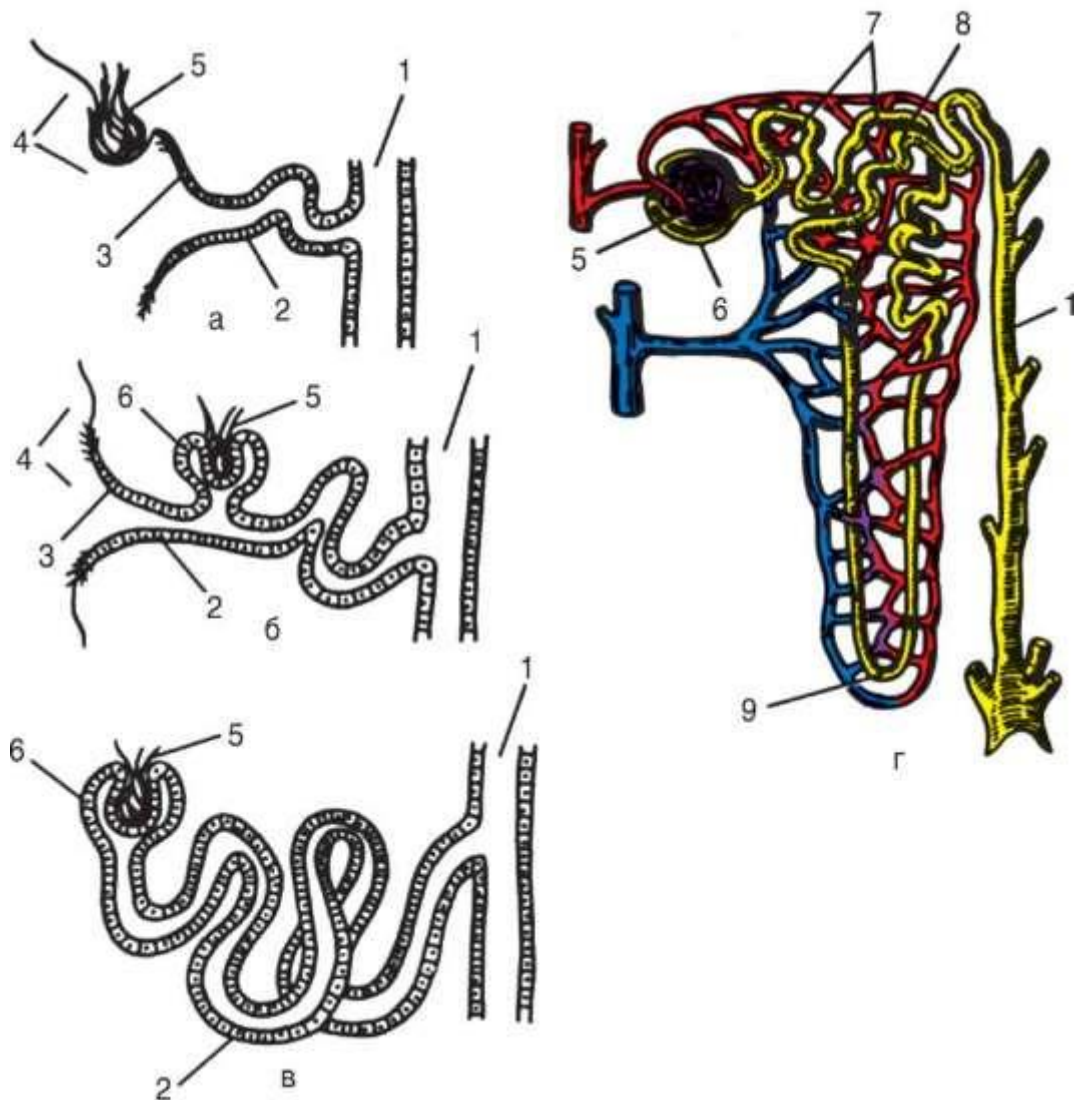


Рис. 14.35. Эволюция нефрона: а - предпочка; б, в - первичная почка; г - вторичная почка; 1 - собирательная трубочка; 2 - выделительный каналец; 3 - нефростом; 4 - целом; 5 - капиллярный клубочек; 6 - капсула; 7, 8 - извитой каналец; 9 - петля нефрона

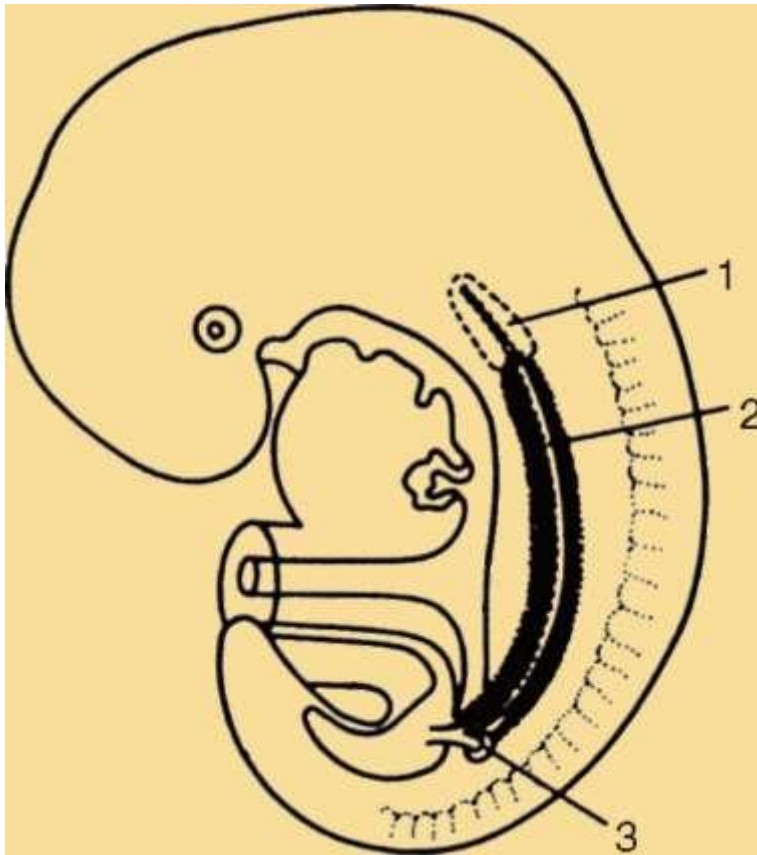


Рис. 14.36. Пятинедельный зародыш человека с тремя поколениями почек: 1 - предпочка; 2 - первичная почка; 3 - вторичная почка

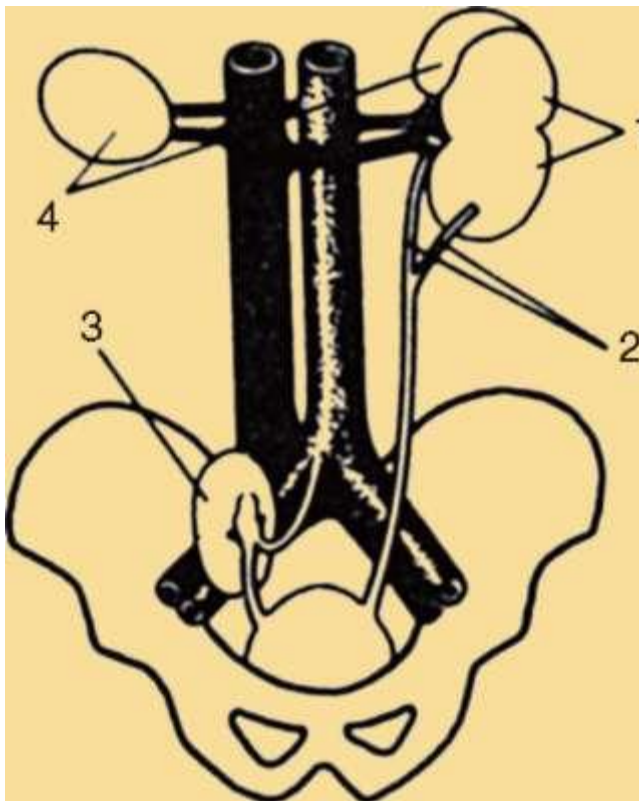


Рис. 14.37. Онтофилогенетически обусловленные пороки развития почек: 1 - удвоение почки; 2 - удвоенный мочеточник; 3 - тазовая эктопия почки; 4 – надпочечники

#### 14.5.2. ЭВОЛЮЦИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ

Половые железы у всех позвоночных развиваются в виде парных складок части нефрогонотома в области ножки сомита. Половые складки вдаются в полость тела и оказываются подвешенными на брыжейке. Первичные половые клетки (см. также п. 6.5.3) обособляются у зародышей очень рано - уже на стадии гастрюляции. Вначале они обнаруживаются в составе презумптивной эктодермы головного конца эмбриона, затем попадают в энтодерму, откуда активно перемещаются в половые складки. Здесь дифференцирующийся эпителий половой железы, включающий в себя первичные половые клетки, объединяется с соединительнотканной стромой в виде шнуров. Такая гонада индифферентна в половом отношении и может развиваться в дальнейшем как в семенник, так и в яичник в зависимости от генетических и эпигенетических факторов дифференцировки пола (см. также п. 4.3.7).

У хрящевых рыб строение половых желез самок и самцов в значительной степени сходно. У всех остальных позвоночных яичник всегда имеет фолликулярное строение, т.е. содержит пузырьки - фолликулы, в каждом из которых находится одна будущая яйцеклетка. При созревании яйцеклетки стенка фолликула разрывается, и она поступает вначале в брюшную полость, а затем в яйцевод. Семенники содержат семенные трубочки, которые соединены с семявыносящими каналами, по которым зрелые сперматозоиды выходят во внешнюю среду.

Индифферентность развивающейся половой железы позвоночных называют первичным гермафродитизмом. Он эволюционно связан, вероятно, с гермафродитизмом древних предков позвоночных. Доказательством этого может служить наличие у наиболее примитивных современных позвоночных - круглоротых - таких половых желез, передняя часть которых является яичником, а задняя - семенником. У самок некоторых земноводных на протяжении всей жизни сохраняется рудиментарный участок индифферентной половой железы. Зародыш человека до определенного возраста имеет недифференцированные половые железы, которые в зависимости от различных факторов (см. п. 6.1.2) становятся либо семенниками, либо яичниками. Нарушение их дифференцировки может привести к возникновению *ovotestis*, в котором сочетаются элементы семенника и яичника. У детей, имеющих *ovotestis*, обнаруживаются признаки гермафродитизма и в наружных половых органах.

У всех позвоночных с непостоянной температурой тела половые железы находятся в брюшной полости. У большинства млекопитающих мужские гонады перемещаются через паховый канал в мошонку, где температура всегда несколько ниже. Вероятно, пониженная температура более благоприятна для сперматогенеза, обеспечивая более низкий уровень спонтанных мутаций в созревающих сперматозоидах.

У человека семенники, закладываясь в брюшной полости, перемещаются через паховый канал и к 8-му месяцу внутриутробного развития оказываются в мошонке. У 2,2% мальчиков пубертатного возраста обнаруживаются различные формы крипторхизма - неопущения яичек, которые при этом обычно недоразвиты, а часть семявыносящих канальцев заменена соединительной тканью. Для предотвращения бесплодия таким мальчикам необходимо хирургическое низведение яичек в мошонку в раннем возрасте.

#### 14.5.3. ЭВОЛЮЦИЯ МОЧЕПОЛОВЫХ ПРОТОКОВ

В эмбриогенезе всех позвоночных при развитии предпочки вдоль тела, от головного конца к клоаке, закладывается канал, по которому продукты диссимиляции из нефронов поступают во внешнюю среду. Это пронефрический канал. При развитии первичной почки этот канал либо расщепляется на два канала, идущих параллельно, либо второй канал образуется в продольном утолщении стенки первого. Один из них -

вольфов - вступает в связь с нефронами первичной почки. Другой - мюллеров - срастается передним концом с одним из нефронов предпочки и образует яйцевод, открывающийся передним концом в целом широкой воронкой, а задним - впадающий в клоаку.

Вне зависимости от пола у всех позвоночных обязательно формируются как вольфов, так и мюллеров каналы, однако судьба их различна как у разных полов, так и у представителей разных классов. У самок рыб и земноводных вольфов канал всегда выполняет функцию мочеточника, а мюллеров - яйцевода. У самцов мюллеров канал редуцируется и обе функции - половую и выделительную - выполняет вольфов канал. Семенные канальцы при этом впадают в почку, а сперматозоиды при оплодотворении поступают в воду вместе с мочой.

У пресмыкающихся и млекопитающих большая часть вольфова канала не принимает участия в выведении мочи и только его наиболее каудаль-ная часть в области впадения в клоаку образует выпячивание, становящееся мочеточником вторичной почки. Сам же вольфов канал у самцов выполняет функцию семяизвергательного канала. Мюллеров канал у них подвергается редукции. У самок вольфов канал редуцируется (за исключением его каудальной части, формирующей мочеточник), а мюллеров - становится яйцеводом (рис. 14.38). У плацентарных млекопитающих мюллеров канал дифференцируется на собственно яйцевод, матку и влагалище. Будучи парным образованием, как и все элементы половой системы, мюллеров канал сохраняет парность строения у яйцекладущих и частично у сумчатых млекопитающих, у которых имеется два влагалища, две матки и два яйцевода. В дальнейшей эволюции происходит срастание мюллеровых каналов с образованием одного влагалища и матки, которая может быть либо двойной, как у многих грызунов, либо двураздельной, как у хищных; либо двурогой, как у насекомоядных и китообразных, либо простой, как у приматов, в том числе человека.

Соответственно дифференцировкам мюллерова канала самок у самцов пресмыкающихся и млекопитающих развиваются копулятивные органы. У большинства пресмыкающихся, а также у сумчатых млекопитающих они парные. У плацентарных с одним влагалищем копуля-тивный орган непарный, но в его развитии обнаруживается срастание парных зачатков.

В эмбриогенезе человека закладываются парные вольфовы и мюллеровы каналы. Позже в зависимости от пола происходит их редукция.

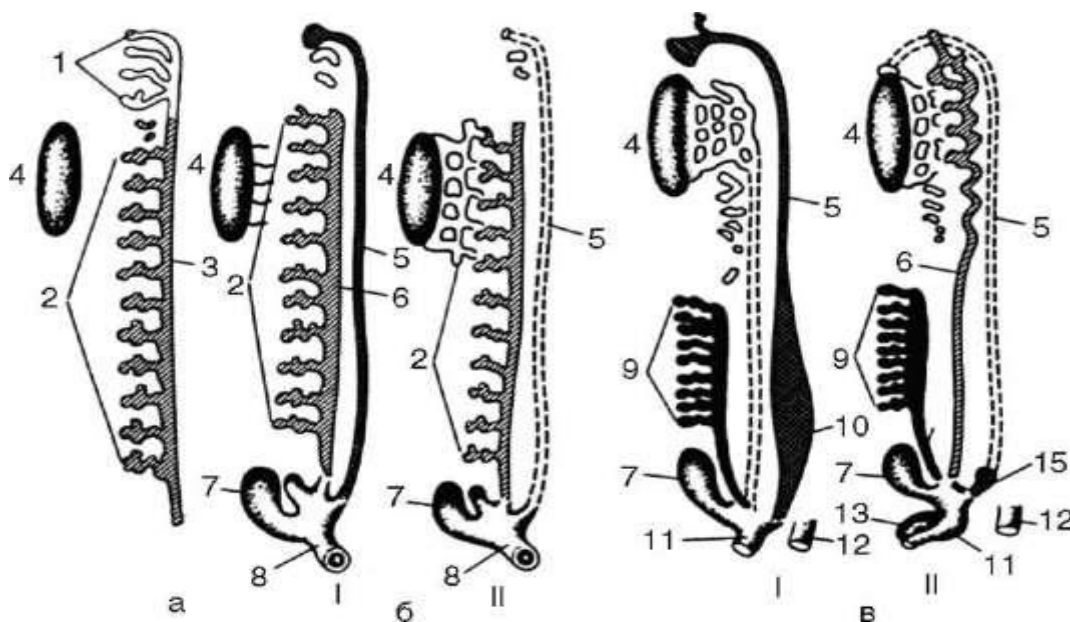


Рис. 14.38. Эволюция почки и мочеполовых каналов: а - нейтральное зародышевое состояние; б - анимнии; в - амниоты; I - самки; II - самцы; 1 - предпочка; 2 - первичная

почка; 3 - канал предпочки; 4 - половая железа; 5 - мюллеров канал; 6 - вольфов канал; 7 - мочевого пузыря; 8 - клоака; 9 - вторичная почка; 10 - матка; 11 - мочеполовой синус; 12 - задняя кишка; 13 - половой член; 14 - мочеточник вторичной почки; 15 - мужская «маточка»

Рудимент мюллерова канала у мужчин располагается в предстательной железе и называется мужской маточкой - *utriculus masculinus*. Канальцы передней части первичной почки у них вступают в связь с семенниками и преобразуются в придаток семенника - эпидидимис. У плодов женского пола возможно нарушение редукции вольфовых каналов, которые располагаются по бокам от влагалища. Эта аномалия опасна возможностью образования кист и злокачественного перерождения. Распространенными пороками развития являются также различные формы удвоения матки (1 случай на 1000 перинатальных вскрытий). Они развиваются как результат нарушения срастания мюллеровых каналов. В случае полного срастания мюллеровых каналов, но при нарушении редукции клеточного материала их стенок внутри матки возникает аномалия, называемая разделенная матка. Нарушение срастания парных зачатков полового члена в эмбриогенезе человека может привести к формированию такого порока развития, как его удвоение (рис. 14.39). Основным клеточный механизм возникновения описанных пороков развития - нарушение избирательной клеточной адгезии и дифференцировки в процессе морфогенеза.

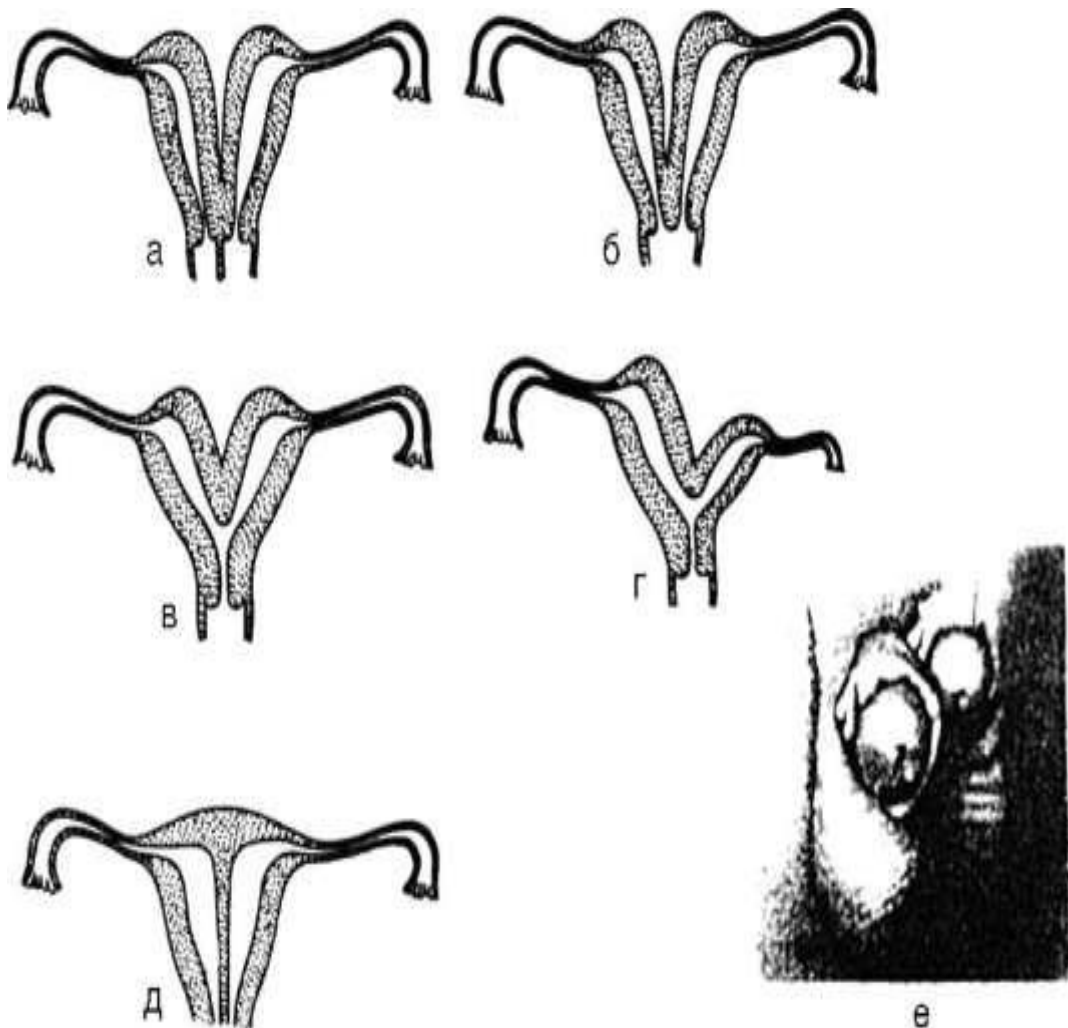


Рис. 14.39. Аномалии матки и полового члена у человека: а-г - различные формы удвоения матки и влагалища; д - разделенная матка; е - удвоение полового члена

## 14.6. ИНТЕГРИРУЮЩИЕ СИСТЕМЫ

У большинства многоклеточных животных, в том числе и у позвоночных, существует две системы регуляции функций, интегрирующие организм в целостную систему, - нервная и эндокринная. Нервная система осуществляет быстрое реагирование организма на изменения условий среды посредством рефлексов. Эндокринная система с помощью гормонов обеспечивает более медленные, но и более стойкие приспособительные реакции. В связи с тесным взаимодействием обеих регуляторных систем в их филогенезе проявляются тесные динамические координации, а в онтогенезе - эргонтические корреляции.

### 14.6.1. ЦЕНТРАЛЬНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Нервная система хордовых животных, как и у всех многоклеточных, развивается из эктодермы. Она возникла за счет погружения чувствительных клеток, первоначально лежавших на поверхности тела, под его покровы. Это доказывается и сравнительно-анатомическими, и эмбриологическими данными.

Действительно, у наиболее примитивного представителя хордовых - ланцетника - центральная нервная система, состоящая из нервной трубки, сохранила функции органа чувств: среди клеток, лежащих внутри нее, имеются отдельные светочувствительные образования - глазки Гессе. Кроме того, основные дистантные органы чувств - зрения, обоняния и слуха - образуются у всех позвоночных первоначально как выпячивания передней части нервной трубки.

В эмбриогенезе нервная система формируется вначале всегда в виде полосы утолщенной эктодермы на спинной стороне зародыша, которая впячивается под покровы и замыкается в трубку с полостью внутри - невроцелем. У ланцетника это замыкание еще не полное, поэтому нервная трубка выглядит как желобок (рис. 14.40). Передний конец ее расширен. Он гомологичен головному мозгу позвоночных. Большинство клеток нервной трубки ланцетника не являются нервными, они выполняют опорные или рецепторные функции.

У всех позвоночных центральная нервная система - производное нервной трубки, передний конец которой становится головным мозгом, а задний - спинным. Образование головного мозга называют кефализацией. Она связана с усилением двигательной активности позвоночных и необходимостью постоянного анализа раздражений, приходящих из внешней среды, в первую очередь с переднего конца тела. Этот процесс сопровождается также дифференциацией органов чувств, особенно дистантных - обоняния, зрения и слуха. Совместная эволюция органов чувств и головного мозга приводит к возникновению динамических координаций между обонятельными рецепторами и передним мозгом, зрительными - и средним, слуховыми - и задним. Видимо, поэтому головной мозг всех современных позвоночных животных в эмбриогенезе закладывается вначале из трех мозговых пузырей - переднего, среднего и заднего - и только позже дифференцируется на пять отделов. Вероятно, предки позвоночных имели более простой головной мозг, развивающийся на основе трех мозговых пузырей.



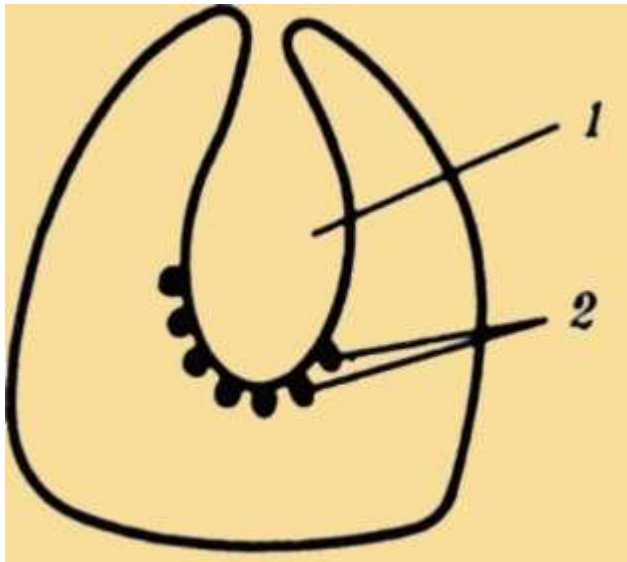


Рис. 14.40. Нервная трубка ланцетника: 1 - невроцель; 2 - глазки Гессе

Головной мозг современных взрослых позвоночных всегда состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего, заднего и продолговатого. Внутри головного и спинного мозга расположена общая полость, соответствующая невроцелю. В спинном мозге это спинномозговой канал, а в головном - желудочки мозга. Ткань мозга состоит из серого вещества (скопления нервных клеток) и белого (отростков нервных клеток).

Во всех отделах головного мозга различают мантию, располагающуюся над желудочками, и основание, лежащее под ними. В прогрессивной эволюции головного мозга проявляется постепенное усиление роли его передних отделов и мантии по сравнению с задними и основанием.

У рыб головной мозг в целом невелик. Слабо развит его передний отдел. Передний мозг не разделен на полушария. Крыша его тонкая, состоит только из эпителиальных клеток и не содержит нервной ткани. Основание переднего мозга включает полосатые тела, от него отходят обонятельные доли. Функционально передний мозг является высшим обонятельным центром.

В промежуточном мозге, с которым связаны эпифиз и гипофиз, расположен гипоталамус, центральный орган эндокринной системы. Средний мозг рыб наиболее развит. Он состоит из двух полушарий и служит высшим зрительным центром. Кроме того, он представляет собой высший интегрирующий отдел головного мозга. Задний мозг содержит мозжечок, осуществляющий регуляцию координации движений. Он развит очень хорошо в связи с перемещением рыб в трехмерном пространстве. Продолговатый мозг обеспечивает связь высших отделов головного мозга со спинным и содержит центры дыхания и кровообращения. Головной мозг такого типа, в котором высшим центром интеграции функций является средний мозг, называют ихтио-псидным.

У земноводных головной мозг также ихтиопсидный. Однако передний мозг их имеет большие размеры и разделен на полушария. Крыша его состоит из нервных клеток, отростки которых располагаются на поверхности. Как и у рыб, больших размеров достигает средний мозг, также представляющий собой высший интегрирующий центр и центр зрения. Мозжечок несколько редуцирован в связи с примитивным характером движений.

Условия наземного существования пресмыкающихся требуют более сложной морфофункциональной организации мозга. Передний мозг - наиболее крупный отдел по сравнению с остальными. В нем особенно развиты полосатые тела. К ним переходят

функции высшего интегративного центра. На поверхности крыши впервые появляются островки коры очень примитивного строения, ее называют древней - *archicortex*. Средний мозг теряет значение ведущего отдела, и относительные размеры его сокращаются. Мозжечок сильно развит благодаря сложности и многообразию движений пресмыкающихся. Головной мозг такого типа, в котором ведущий отдел представлен полосатыми телами переднего мозга, называют зауропсидным.

У млекопитающих - маммальный тип мозга. Для него характерно сильное развитие переднего мозга за счет коры, которая развивается на основе небольшого островка коры пресмыкающихся и становится интегрирующим центром мозга. В ней располагаются высшие центры зрительного, слухового, осязательного, двигательного анализаторов, а также центры высшей нервной деятельности. Кора имеет очень сложное строение и называется новой корой - *neocortex*. В ней располагаются не только тела нейронов, но и ассоциативные волокна, соединяющие разные ее участки. Характерно также наличие комиссуры между обоими полушариями, в которой располагаются волокна, связывающие их воедино. Промежуточный мозг, как и у других классов, включает гипоталамус, гипофиз и эпифиз. В среднем мозге располагается четверохолмие в виде четырех бугров. Два передних связаны со зрительным анализатором, два задних - со слуховым. Очень хорошо развит мозжечок (рис. 14.41).

По мере усиления функций передних отделов головного мозга в филогенезе спинного мозга наблюдается его продольная дифференцировка с образованием утолщений в области отхождения крупных нервов к конечностям и редукция его заднего конца.

Так, у рыб спинной мозг равномерно тянется вдоль всего тела. Начиная от земноводных, происходит его укорочение сзади. У млекопитающих на заднем конце спинного мозга остается рудимент в виде конечной нити - *filum terminate*. Нервы, идущие к заднему концу тела, проходят по позвоночному каналу самостоятельно, образуя так называемый конский хвост - *cauda equina*.

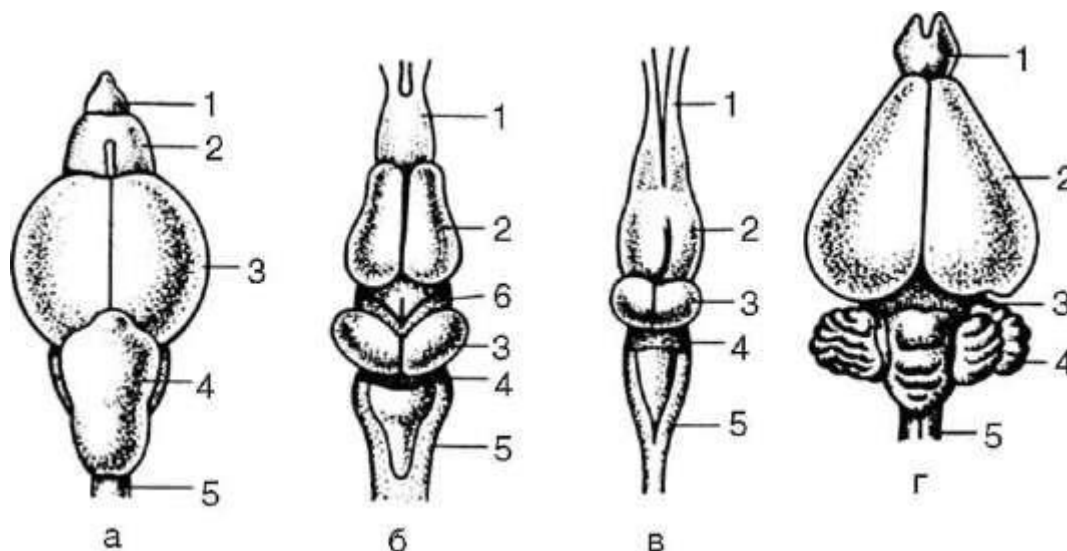


Рис. 14.41. Эволюция головного мозга позвоночных: а - рыба; б - земноводное; в - пресмыкающееся; г - млекопитающее; 1 - обонятельные доли; 2 - передний мозг; 3 - средний мозг; 4 - мозжечок; 5 - продолговатый мозг; 6 - промежуточный мозг

Основные этапы эволюции центральной нервной системы отражаются и в онтогенезе человека. На стадии нейруляции закладывается нервная пластинка, превращающаяся в желобок и затем в трубку. Передний конец трубки образует сначала три мозговых пузыря (рис. 14.42): передний (I), средний (II) и задний (III). Вслед за этим передний пузырь подразделяется на два, дифференцирующихся на передний (1) и

промежуточный (2) мозг - *telencephalon*, *diencephalon*. Средний мозговой пузырь развивается в средний (3) мозг - *mesencephalon*, а задний - в задний (4) мозг - *metencephalon* - и продолговатый (5) мозг - *medulla oblongata*.

Задний конец спинного мозга редуцируется, превращаясь в терминальную нить. Позже скорости роста спинного мозга и позвоночника оказываются разными, и к моменту рождения конец спинного мозга оказывается на уровне третьего, а у взрослого человека - уже на уровне первого поясничного позвонка.

Головной мозг рано начинает развиваться по пути, характерному для млекопитающих. Первично почти прямая нервная трубка резко изгибается в области будущего продолговатого и среднего мозга. На этом фоне большие полушария переднего мозга растут особенно быстро. В результате головной мозг оказывается расположенным над лицевым черепом. Дифференцировка коры приводит к развитию извилин, борозд и формированию высших сенсорных и двигательных центров, в том числе центров письменной и устной речи и других, характерных только для человека (см. п. 15.3).

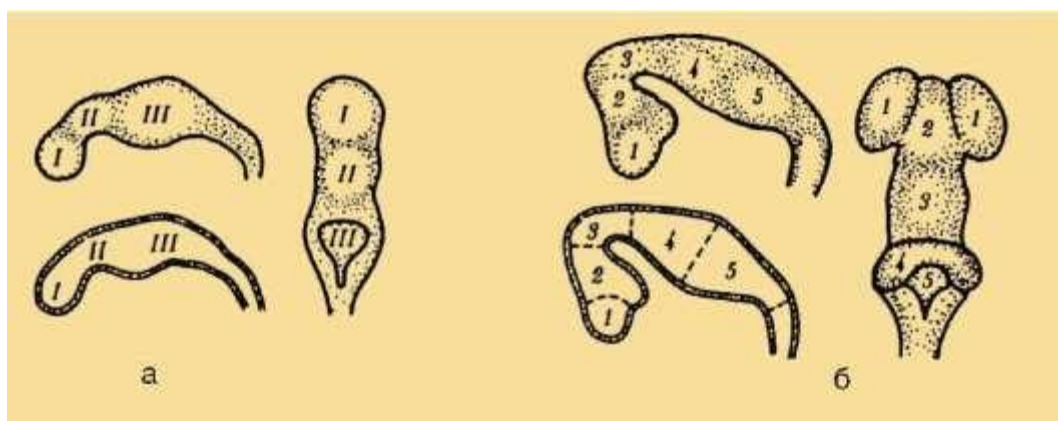


Рис. 14.42. Мозговые пузыри в эмбриогенезе мозга человека: а - стадия трех мозговых пузырей; б - стадия пяти мозговых пузырей (остальные пояснения в тексте)

Центральная нервная система столь важна для интеграции индивидуального развития человека, что большинство ее врожденных пороков несовместимы с жизнью. Среди пороков спинного мозга, онтогенетические механизмы которых известны, отметим рахисхиз, или плати-неврию, - отсутствие замыкания нервной трубки (рис. 14.43). Такая аномалия связана с нарушением клеточных перемещений и адгезии в зоне формирования нервной трубки в процессе нейруляции. Аномалия переднего мозга - проэнцефалия - выражается в нарушении морфогенеза мозга, при котором полушария оказываются неразделенными, а кора - недоразвита. Этот порок формируется на 4-й неделе эмбриогенеза, в момент закладки переднего мозга. Как и предыдущий, он несовместим с жизнью и часто встречается у мертворожденных при различных хромосомных и генных синдромах. Клеточные механизмы формирования этого порока - комплексные нарушения как клеточной пролиферации, так и миграции, дифференцировки и формирования межклеточных контактов, а генетические - в первую очередь нарушение генного баланса.

Нарушения дифференцировки коры - агирия (отсутствие извилин) и олигогирия с пахигирией (малое количество утолщенных извилин) - сопровождаются упрощением гистологического строения коры. У детей с такими пороками выявляются грубая олигофрения и нарушение многих рефлексов. Большинство детей при этом умирают в течение первого года жизни.



Рис. 14.43. Рахисхиз (платиневрия)

#### 14.6.2. ЭНДОКРИННАЯ СИСТЕМА

Эндокринная система наряду с нервной является ведущим аппаратом интеграции многоклеточного организма, обеспечивая гуморальную регуляцию функций органов. Эта регуляция осуществляется гормонами - биологически активными веществами разной химической природы, выделяемыми железами внутренней секреции. Действие гормонов строго специфично: разные гормоны действуют на разные органы, вызывая определенные изменения их функционирования. Железы внутренней секреции не имеют протоков и выделяют гормоны непосредственно в кровь, что облегчает их транспорт к органам-мишеням. Клетки органов-мишеней на своих мембранах имеют специфические рецепторы, с которыми связываются гормоны, вызывая определенные изменения их метаболизма. Гуморальная регуляция эволюционно возникла значительно раньше нервной, поскольку она более проста и не требует развития таких сложных структур, как нервная система. Действительно, даже у самых примитивных многоклеточных животных - губок - некоторые клетки способны к секреции таких известных медиаторов нервной системы и гормонов более высокоорганизованных форм животного мира, как серо-тонин и ацетилхолин. У губок они служат для согласования деятельности отдельных частей тела. В организме иглокожих и брюхоногих моллюсков, а также низших хордовых обнаруживается инсулин. У большинства исследованных беспозвоночных найдены также стероидные гормоны, секретирующиеся клетками половых желез и ряда других органов. Вероятно, их происхождение очень древнее, так как они обнаружены даже у грибов и у многих видов растений.

Обсуждая вопрос о филогенезе эндокринной системы хордовых, необходимо рассмотреть происхождение и эволюцию как гормонов, так и самих желез внутренней секреции.

##### 14.6.2.1. Гормоны

Химическая структура гормонов многообразна. Это могут быть белки (инсулин, пептидные нейrogормоны), стероиды (половые гормоны), продукты метаболизма отдельных аминокислот (тироксин, адреналин).

Они могут иметь и другое строение. Это свидетельствует о том, что гормоны разнообразны и по происхождению. Главное, что их объединяет, - способность

специфически изменять клеточный метаболизм при контакте с цитоплазматической мембраной.

Предполагают, что уже древние одноклеточные организмы использовали биологически активные вещества для межклеточных коммуникаций. Некоторые вещества такого рода, обладающие регуляторными функциями, могли действовать как на отдельные клетки простейших, так позже и на клетки многоклеточных организмов. Впоследствии они и стали выполнять функции гормонов. Интересно, что в прогрессивной эволюции гуморальной регуляции структура самих гормонов может и не меняться. Доказательство этого - обнаружение таких известных гормонов, как адреналин, норадреналин и некоторые другие, в клетках простейших и низших растений, где они выполняют функции регуляторов клеточного деления, движения ресничек и вакуолей.

В эмбриогенезе многоклеточных ряд гормонов выявляется уже в первые часы и дни развития. В процессе дробления они регулируют течение клеточного цикла. Позже - перемещения клеток и образование межклеточных контактов, действуя либо внутри клеток, их продуцирующих, либо на близлежащие клетки. Гормоны приобретают свойства дистантных регуляторов в филогенезе только у трехслойных животных, а в онтогенезе многоклеточных - соответственно на стадии первичного органогенеза.

При неизменности химической структуры функции гормонов могут нередко изменяться. Так, гормон пролактин, выделяющийся у млекопитающих, в том числе человека, гипофизом и регулирующий секрецию молока млечными железами, обнаружен также у рыб, земноводных и птиц. У первых он регулирует выделение кожными железами слизи, которой питаются мальки, у вторых - образование оболочек икринок в яйцеводах, у третьих - некоторые элементы брачного поведения, а также выделение у кормящих родителей «зобного молочка». Как видно из этого примера, эволюция действия гормонов может быть канализированной выполнением одной и той же функции в самом широком смысле. Действительно, все перечисленные функции пролактина у животных, находящихся на разных уровнях организации, имеют отношение к обеспечению успешности размножения.

Функции других гормонов, например, адреналина, могут в филогенетическом ряду тех же позвоночных практически не меняться, обеспечивая у всех регуляцию в первую очередь энергетического обмена.

При этом часто гормоны продолжают выполнять те функции, которые первично проявлялись еще у одноклеточных и низших многоклеточных животных.

Так, адреналин в организме млекопитающих, кроме регуляции энергетического обмена, артериального давления и работы сердца, замедляет прохождение клеток по клеточному циклу и вступление их в митоз. Функция регуляции размножения у одноклеточных была исторически, по-видимому, главной. Из главной эта функция у многоклеточных животных превратилась во второстепенную. Таким образом, на филогенез гормонов, так же, как и на эволюцию органов, распространяются основные закономерности макроэволюционных преобразований биологических структур (см. гл. 13).

#### 14.6.2.2. Железы внутренней секреции

Железы внутренней секреции, как и гормоны, выделяемые ими, имеют разное происхождение, что важно для изучения их эволюции.

Некоторые эндокринные железы связаны по происхождению с эпителиальной выстилкой глотки. К ним относятся щитовидная и паращитовидная железы. Эпифиз развивается как вырост мозга; гипофиз, надпочечники и поджелудочная железа имеют сложное происхождение.

Среди хордовых только у бесчерепных эндокринная система существует в виде отдельных клеток и клеточных комплексов, которые находятся в разных отделах тела, объединенных друг с другом за счет гуморального взаимодействия. У позвоночных в основании промежуточного мозга развивается гипоталамус - нейросекреторное образование, осуществляющее связь между двумя системами интеграции организма (нервной и эндокринной) в единое целое. Вместе с гипофизом гипоталамус образует единую гипоталамо-гипофизарную систему.

Эволюционный предшественник гипоталамуса - так называемый инфундибулярный вырост ланцетника, состоящий из нейросекреторных клеток и находящийся на вентральной стороне переднего конца нервной трубки.

Начиная с рыб, гипоталамус дифференцируется на многочисленные ядра, клетки которых с помощью отростков контактируют как с нейронами мозга, так и с клетками гипофиза. Нейросекреторные клетки гипоталамуса выделяют две основные группы гормонов: пептидные и моноаминовые.

Первые - гормоны, влияющие на функции внутренних органов - ва-зопрессин, регулирующий артериальное давление, окситоцин, действующий на мускулатуру матки, и др. Вторая группа гормонов (дофамин, норадреналин, серотонин) регулирует деятельность передней доли гипофиза. Их действие стимулирует или подавляет секрецию гормонов соответствующими гипофизарными клетками.

Подробнее остановимся на эволюции гипофиза. Эта железа состоит из трех долей: передней (аденогипофиза), средней (промежуточной) и задней (нейрогипофиза). Гипофиз соединен с гипоталамусом его выростом - воронкой, через которую проходят отростки нейронов гипоталамуса и кровеносные сосуды, обеспечивающие их гуморальное взаимодействие.

Доли гипофиза имеют разное происхождение. Передняя доля развивается из выпячивания эктодермального эпителия крыши ротовой полости, так называемого кармана Ратке, который растет в сторону промежуточного мозга. Задняя доля развивается из задней части воронки. Клетки, входящие в ее состав, по происхождению являются глиальными. Промежуточная доля - производная от передней (рис. 14.44).

У хрящевых рыб во взрослом состоянии сохраняется первоначальная связь передней доли гипофиза с эпителием ротовой полости. За счет ее задней части формируется также средняя доля. Обе доли вырабатывают гонадотропные гормоны. У костных рыб и личинок земноводных имеются передняя и промежуточная доли, а у взрослых амфибий, переходящих к наземному существованию, появляется также задняя, регулирующая водный обмен. Средняя доля у них перестает выделять гонадотропный гормон, но вырабатывает пролактин.

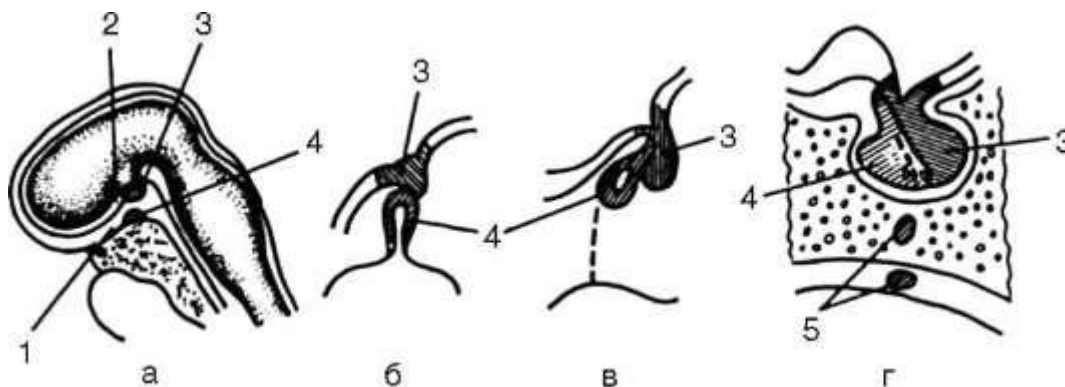


Рис. 14.44. Развитие гипофиза у человека: а - сагиттальный срез 4-недельного зародыша; б - объединение зачатков гипофиза из стенки глотки и основания мозга; в -

формирование трех долей гипофиза на 8-й неделе развития; г - сформированный гипофиз: 1 - крыша ротовой полости; 2 - основание мозга; 3 - выпячивание основания мозга (задняя доля гипофиза); 4 - карман Ратке (промежуточная и передняя доли гипофиза); 5 - аномалия развития (добавочные дольки передней доли в стенке глотки и внутри клиновидной кости, оставшиеся в области выпячивания кармана Ратке)

В связи с наземным образом жизни пресмыкающихся и млекопитающих у них наиболее прогрессивно развивается задняя доля гипофиза, что связано с интенсификацией водного обмена.

Передняя доля вырабатывает соматотропный гормон (гормон роста) и ряд гормонов, регулирующих функции других желез внутренней секреции, а средняя - пролактин и некоторые другие. При этом усиливается дифференцировка и интенсифицируются функции ядер гипоталамуса, находящихся в функциональной связи со всеми долями гипофиза.

У человека в эмбриогенезе развитие гипофиза соответствует основным этапам его эволюции. Очень часто, в 30-40%, у нормальных людей под слизистой оболочкой крыши глотки, в основании клиновидной кости, обнаруживается группа клеток длиной 5-6 мм и шириной 0,5-1 мм, по структуре и функциям соответствующая передней доле гипофиза. Это результат нарушения перемещения клеток при закладке гипофиза в эктодерме ротовой полости в области турецкого седла. Эту аномалию называют эктопией аденогипофиза, она не сопровождается патологическими проявлениями. Более опасно сохранение полости в области кармана Ратке - киста кармана Ратке. Она располагается между передней и промежуточной долями, содержит слизь и в ряде случаев имеет тенденцию к росту и даже к переходу в злокачественное новообразование. Растущие кисты сдавливают гипофиз и вызывают его гипофункцию. Кроме того, возможно сдавление области *hiasma opticum*, что проявляется в нарастающем сужении полей зрения. Больные нуждаются в оперативном вмешательстве.

Эпифиз, или верхний мозговой придаток, - эндокринная железа, связанная по происхождению с органом зрения. Его строение у низших водных позвоночных сходно со строением примитивного глаза. У рыб, земноводных и пресмыкающихся это фоторецепторный орган, одновременно выделяющий гормон мелатонин, регулирующий суточную активность животных и контролирующей синтез и разрушение темного пигмента меланина. У млекопитающих фоторецепторная функция эпифиза исчезает, однако он сохраняет тесную функциональную связь с сетчаткой глаза и получает от нее информацию как об освещенности, так и о продолжительности дня и ночи. От этих факторов зависит секреция мелатонина эпифизом. Поэтому функция регуляции суточной и годичной ритмической активности этой железой у млекопитающих, в том числе человека, в полной мере сохраняется.

Щитовидная железа, гормон которой тироксин регулирует энергетический обмен, среди хордовых как компактный орган впервые появляется у рыб. Однако уже у ланцетника отдельные тироксин-синтезирующие клетки обнаруживаются в эндостиле - желобке на вентральной стороне глотки. Щитовидная железа рыб закладывается также в виде желобка на вентральной стороне глотки между 1-й и 2-й жаберными щелями в области зачатка основания языка. Позже этот клеточный материал погружается под слизистую оболочку и формирует фолликулы, характерные для щитовидной железы. У других позвоночных железа закладывается так же, как у рыб, но затем она перемещается в область подъязычной кости (у земноводных) или в шейную область (у пресмыкающихся и млекопитающих).

У человека в эмбриогенезе щитовидной железы происходит рекапитуляция предковых состояний. Гетеротопия ее осуществляется посредством миграции клеток из эпителия корня языка в область расположения щитовидного хряща гортани. При этом

образуется клеточный тяж, полый внутри, называющийся щитовидным протоком - *canalis thyreoglossus*. При нормальном развитии этот проток полностью редуцируется, рудиментом его является слепое отверстие *foramen caecum* в корне языка.

Свидетельство эмбрионального перемещения железы - и расположение верхней щитовидной артерии *a. thyreoidea superior*, которая, начинаясь от общей сонной артерии, резко поворачивает вниз и входит в железистую ткань. На ранних этапах эмбрионального развития эта артерия направляется вверх к зачатку щитовидной железы, а затем меняет свое направление вместе с его перемещением книзу.

Персистенция участков щитовидного протока в постнатальном периоде сопровождается накоплением в них жидкости и образованием срединных кист шеи, которые могут располагаться в любом месте от корня языка до верхней границы щитовидного хряща. Иногда кисты загнаиваются и прорываются с образованием срединных свищей шеи. Не менее известны такие пороки развития, как эктопия щитовидной железы, которая может развиваться в результате нарушения клеточной миграции (рис. 14.45). Встречается в качестве аномалии расположение ткани щитовидной железы в области корня языка, а также существенно выше места ее дефинитивного положения - в области подъязычной кости или несколько ниже ее - так называемая переднешейная локализация.

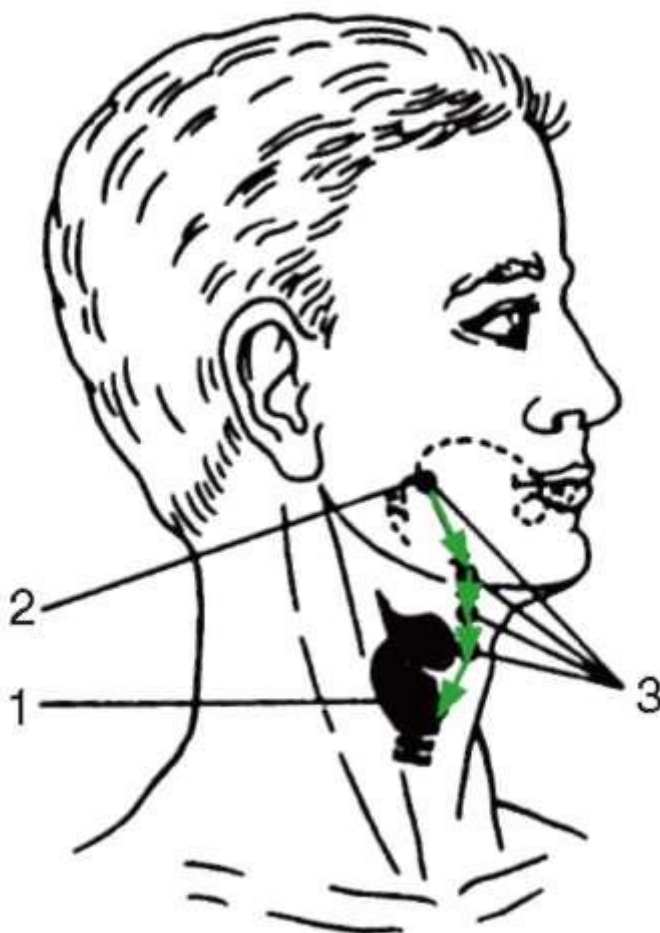


Рис. 14.45. Аномалии щитовидной железы: 1 - нормальное расположение железы; 2 - место эмбриональной закладки железы; 3 - варианты аномального расположения железы; показано направление перемещения зачатка щитовидной железы в онтогенезе

Из эпителия глотки в области III-V жаберных карманов у позвоночных развиваются мелкие эндокринные образования, связанные по месту окончательного



положения со щитовидной железой. Это паращитовидные железы и ультимобранхиальные тельца. Первые, выделяя гормон паратиреоидин, повышающий содержание ионов кальция в крови и уменьшающий их количество в костях, развиваются как самостоятельные железы только у наземных позвоночных, а у земноводных - лишь после метаморфоза. Клетки вторых выделяют кальцитонин, антагонист паратиреоидина. Таким образом, паращитовидные железы и ультимобранхиальные тельца регулируют кальциевый обмен. Значение их наиболее велико у наземных позвоночных. В филогенетическом ряду позвоночных они постепенно перемещаются из глоточной области в сторону щитовидной железы, а у млекопитающих даже срастаются с ней. Паращитовидные железы еще сохраняют самостоятельность, а клетки ультимобранхиальных телец мигрируют между фолликулами щитовидной железы и сохраняются под названием парафолликулярных клеток. Таким образом, на примере щитовидной, паращитовидных желез и ультимобранхиальных телец видна интеграция железистых структур в сложное надорганное образование, выполняющее целый комплекс взаимосвязанных функций.

У человека известны аномалии расположения паращитовидных желез, связанные с нарушением их гетеротопий.

Надпочечники позвоночных имеют двойственное происхождение. У рыб и земноводных ткани, соответствующие мозговому и корковому веществам этих желез, расположены отдельно друг от друга. Зачатки мозгового вещества связаны по происхождению с симпатическими нервными узлами и расположены метамерно. Зачатки коркового вещества развиваются из утолщений эпителия брюшины. У наземных позвоночных мозговое и корковое вещества объединяются в компактные эндокринные железы, имеющие сложное гистологическое строение. У млекопитающих они прилежат к переднему концу почек. Мозговое вещество выделяет в основном адреналин - регулятор кровообращения и энергетического обмена, а корковое вещество - разнообразные стероидные гормоны, влияющие на минеральный и углеводный обмены, функции почек, половых желез и формирование ряда вторичных половых признаков.

#### **14.7. ЗАЩИТА И ПОДДЕРЖАНИЕ ЦЕЛОСТНОСТИ ОРГАНИЗМА, ПОСТОЯНСТВА ЕГО ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЫ, ОПТИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ ДЛЯ ПРОЦЕССОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ. ЭВОЛЮЦИЯ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ**

Живые формы в среде обитания испытывают на себе влияние многих факторов абиотической и биотической природы, действие которых является вредоносным, снижающим показатели жизнеспособности вплоть до состояния несовместимости с жизнью. Некоторые факторы защиты, повышающие шансы на выживание, общеизвестны - панцирь черепахи, внешние покровы червей, паразитирующих в просвете тонкой кишки человека (см. выше). В среде жизни многоклеточных организмов присутствует множество одноклеточных форм, ведущих паразитическое существование, патогенных грибов, микроорганизмов и вирусов. Задача воспрепятствовать их проникновению и вмешательству в процессы жизнедеятельности настолько важна, что процесс исторического развития жизни на Земле не мог остаться в стороне от нахождения и закрепления в структурно-функциональной организации живых форм соответствующих механизмов.

Одна из «удач» процесса исторического развития на этапе многоклеточности - появление иммунной системы. Вместе с тем в филогенезе системы иммунитета в ее наиболее эволюционно продвинутом варианте, характерном для подтипа Позвоночные, принято выделять доиммунный и иммунный периоды. При этом ряд неспецифических клеточных (фагоцитоз, натуральные клетки-киллеры), неклеточных гуморальных (система комплемента, белки острой фазы, интерфероны), связанных с местными локальными или

общими реакциями организма (воспаление, подъем температуры или лихорадка) механизмов, появившихся в доиммунном периоде, функционирует также в организме позвоночных животных, в том числе млекопитающих.

Важнейшая отличительная черта иммунного периода в сравнении с доиммунным состоит, видимо, в появлении у представителей подтипа Позвоночные лимфоцитов (впервые в группе Бесчелюстные - кругло-ротые рыбы, миноги), которые подразделяются на Т- и В-лимфоциты (впервые в группе Челюстные - хрящевые рыбы, акулы). Субпопуляцией В-лимфоцитов обеспечивается гуморальная составляющая системы иммунитета позвоночных, основанная на образовании антител, что придает иммунному ответу свойство специфичности. Субпопуляция Т-лимфоцитов, играющая ключевую роль в клеточной составляющей системы иммунитета позвоночных, также функционирует на основе специфических взаимодействий «антитело-антиген».

У позвоночных животных выделяют три «эволюционно проработанных» линии защиты от неблагоприятных последствий взаимодействия с микроорганизмами. На масштаб таких последствий указывает тот факт, что за 18 мес 1918-1919 гг. в связи с пандемией гриппа («испанка»), вызванной соответствующим вирусом, на планете погибло порядка 22 млн человек. Как отмечалось выше, некоторые из механизмов, в частности, второй линии защиты функционируют как у представителей подтипа Позвоночные, так и у других многоклеточных животных. Этот факт можно рассматривать как проявление феномена преадаптации в эволюции иммунной системы высших животных.

Первая линия защиты, сложившаяся на заре возникновения живых существ как дискретных обособленных от внешнего мира единиц (организмов, особей), связана с механо-химическими, барьерными в своей основе свойствами пограничных структур, отграничивающих организм от окружающей среды - клеточные оболочки прокариот и одноклеточных эукариот, кожные и другие покровные образования, слизистые оболочки многоклеточных. На этом этапе, видимо, произошла дивергенция эволюционной стратегии: в прокариотические клетки чужеродная генетическая (био)информация обычно проникает в виде информационной макромолекулы или ее фрагментов фактически без белков, что определило развитие семейства ферментов, разрушающих чужеродную ДНК; в эукариотические клетки, особенно многоклеточных живых форм чужеродная генетическая (био)информация проникает в виде ДНК с сопровождающими ее продуктами экспрессии биоинформации, то есть белками, на которые (как на чужеродные) эукариотический организм реагирует в первую очередь.

Вторая линия защиты включается в случаях, когда микроорганизм преодолевает внешние барьеры и проникает внутрь организма. Действующие агенты этой линии защиты - совокупность клеток определенного типа и набор определенных химических (преимущественно белковых) соединений, способных к обнаружению чужеродного агента и его разрушению. Клеточные и гуморальные защитные факторы второй линии защиты неспецифичны относительно агента, против которого направлено их действие. В своей совокупности с наличием этих факторов связывают неспецифический иммунный ответ организма на проникновение в него чужеродного, в частности инфекционного, агента (инфекционная иммунология).

Указанный ответ обеспечивается, во-первых, наличием клеток-фагоцитов - у позвоночных макрофагов и нейтрофилов, непосредственно разрушающих микроорганизмы и другие патогены, а также наличием натуральных (естественных, природных) клеток-киллеров (*natural killer cells*), которые разрушают не инфекционный агент непосредственно, а собственные клетки организма, пораженные названным агентом.

Возникшие в эволюции наиболее рано (фактически с появлением многоклеточных живых форм) механизмы защиты и сохранения постоянства внутренней среды были связаны с клетками, фагоцитирующими чужеродные агенты биологического

происхождения. Действительно, уже у губок наблюдается отторжение реципиентом клеточного материала донора при межвидовых пересадках. Для того чтобы указанный механизм работал, необходимо, чтобы многоклеточный организм мог отличать «свое» и «чужое», причем эволюционно возможность такого разграничения должна была оформиться достаточно рано. Так оно, видимо, и случилось.

У современных беспозвоночных животных, например, указанное разграничение, исключаящее разрушение фагоцитами собственных структур, происходит благодаря особой белковой метке в оболочке «своих» клеток. Таким образом, в мире беспозвоночных животных «чужой» идентифицируется как «не свой» (отрицательный принцип тестирования). Механизмы идентификации «чужого» как действительно «чужого» на основе отличий в белковом (антигенном) составе (положительный принцип тестирования), что отражает генетически-биоинформационные различия между инфицируемым объектом и ин-фектом или между донором и реципиентом биологического материала, появляются в филогенезе позже (подтип Позвоночные) и связаны с оформлением системы специфического иммунитета, в основе которой лежит жизнедеятельность особых клеток Т- и В-лимфоцитов, продукция организмом специальных белков-антител и появление особых антиген-представляющих (антигенпрезентирующих) клеток. С возникновением системы специфического иммунитета стал реальностью важный биологический феномен «иммунологической памяти», благодаря которому оказалась возможной вакцинопрофилактика ряда заболеваний, прежде всего инфекционных (бактериальных, вирусных). В отличие от макрофагов и нейтрофилов, механизм действия натуральных клеток-киллеров - не фагоцитоз. Выделяя белки перфорины, клетки-киллеры прodelывают в оболочке агента-мишени отверстия (поры), через которые другие белки (гранзимы), проникая внутрь агента, вызывают его разрушение (например, запуская процесс апоптоза). Объектом действия натуральных киллеров могут служить собственные клетки организма, в частности те, которые, выйдя из-под контроля общеорганизменных регуляторных механизмов, встают на путь онкотрансформации, то есть превращаются в опухолевые (раковые). Такое уничтожение онкотранс-формированных клеток происходит нередко задолго до того, как образуется опухоль, которую удается диагностировать - эволюционный принцип расширения и смены функций.

Учитывая сказанное, наличие клеток-киллеров можно рассматривать как свидетельство в пользу функционирования в многоклеточном организме механизма активного контроля постоянства внутренней среды (в частности, клеточного состава) организма - «иммунологический надзор» (неинфекционная иммунология). У позвоночных с высокоразвитой иммунной системой функцию «иммунологического надзора» выполняет субпопуляция цитотоксических Т-лимфоцитов. Вопрос о том, является ли смена натуральных клеток-киллеров низших многоклеточных на цитотоксические Т-лимфоциты позвоночных животных примером тканевой субституции, остается открытым.

Эволюционно более ранние гуморальные факторы второй линии защиты от проникновения в многоклеточный организм чужеродного биологического объекта также неспецифичны в отношении объекта мишени и включают систему комплемента, интерфероны, белки острой фазы и некоторые другие.

Система комплемента позвоночных (млекопитающих, в том числе человека) представлена белками (порядка 30), циркулирующими в составе плазмы крови. При контакте со стенкой микробной клетки эти белки агрегируют друг с другом. Такой агрегат, внедряясь в клеточную стенку чужеродного объекта, образует пору. Через пору внутрь объекта поступает жидкость, в результате чего он набухает и, лопаясь («взрываясь»), погибает. Белки системы комплемента выполняют ряд других функций: являются аттрактантами для макрофагов и нейтрофилов, благодаря чему последние попадают именно в неблагополучный район организма, например в воспалительный очаг;

покрывая поверхность чужеродной клетки и делая ее более грубой, они способствуют более быстрому фагоцитозу.

Интерфероны- $\alpha$  и  $\beta$  образуются в соматических клетках, особенно инфицированных вирусом, и препятствуют инфицированию расположенных в непосредственной близости непораженных клеток, а также блокируют репликацию вирусной ДНК и сборку вирусных белков. Лимфоциты определенной субпопуляции и натуральные клетки-киллеры образуют  $\gamma$ -интерферон. Конкретные точки приложения действия  $\gamma$ -интерферона не известны. Тем не менее общепринято мнение, что  $\gamma$ -интерферон играет ключевую антиинфекционную и антираковую роль - эволюционный принцип расширения функций. Белки острой фазы сыворотки крови, в частности С-реактивный белок, представляющие собой растворимые рецепторы для патогенов, прежде всего, инфекционной природы. С этими белками связывают феномен опсонизации, заключающийся в том, что такие белки (опонины) благодаря способности связываться одновременно с микроорганизмом (патогеном) и клеткой-фагоцитом способствуют более быстрому разрушению инфекта путем фагоцитоза.

К доиммунным, то есть эволюционно возникшим достаточно рано, механизмам защиты и поддержания целостности организма, постоянства его внутренней среды и оптимальных условий для процессов жизнедеятельности, направленным на уничтожение или локализацию (блок распространения патогена по организму) проникших в многоклеточный организм микроорганизмов, могут быть отнесены также общий подъем температуры тела и воспаление.

В эволюционном плане такая реакция на появление в организме чужеродного агента (бактериального, вирусного, паразитарного), как подъем температуры тела (лихорадка), если отталкиваться от известных науке фактов, решалась на разных уровнях эволюции, особенно прогрессивной, по-разному. У высших позвоночных, в частности у млекопитающих (гомойотермные животные), макрофагами выделяется вещество (интерлейкин-I) с пирогенной регуляторной функцией, которое проникает в головной мозг и активирует определенные нервные клетки гипоталамической области, что, собственно, и приводит к повышению температуры тела. В условиях повышенной температуры активируется фагоцитоз, а печень и селезенка задерживают железо, необходимое для размножения микроорганизмов. Инфицированные ящерицы (пой-килотермные животные) перемещаются из прохладных участков места обитания в более теплые. Если такое перемещение невозможно, процесс выздоровления замедляется.

У людей подъем температуры свыше 39,4 °C рассматривается как опасный для жизни: при названной температуре многие жизненно необходимые (критические) белки-ферменты денатурируют с утратой каталитической активности. Подъем температуры тела человека до 40,6 °C нередко оказывается фатальным.

Воспалительный процесс можно рассматривать как эволюционно обусловленную местную (локальную) достаточно сложную (в частности, по составу участников - веществ и клеток) реакцию многоклеточного организма на проникновение в него инфекционного агента с целью предотвратить распространение (локализовать) и уничтожить названный агент. В очаге воспаления создаются условия (интенсивный кровоток, отек, местный подъем температуры, скопление макрофагов и нейтрофилов), способствующие достижению указанной цели. Поскольку воспалительная реакция может быть следствием травмы или проникновения в организм чужеродного тела (заноза), она полностью лишена свойства специфичности и не может рассматриваться исключительно как фактор антимикробной направленности.

Как уже отмечалось, третья, эволюционно наиболее поздняя линия защиты целостности многоклеточного организма, постоянства его внутренней среды (включая клеточный состав) связана с появлением иммунной системы, основанной на появлении

специализированных клеток (Т- и В-лимфоциты, антигенпредставляющие клетки и ряд других клеточных типов), на возникновении специфических органов, формирующих иммунную систему высших животных (лимфатические узлы, селезенка, тимус млекопитающих, возможно, фабрициева сумка птиц, скопления лимфоидной ткани - миндалины, пейеровы бляшки). В построении и функционировании названной системы, как это свойственно процессу исторического развития в принципе (явление преадаптации), эффективно используются другие уже состоявшиеся эволюционные «наработки» - системы циркуляции: незамкнутая (лимфообращение) и замкнутая (кровообращение). Принципиальный момент, отличающий механизмы третьей линии защиты (иммунная система) у высших многоклеточных организмов состоит в том, что в основе функции иммунной системы в ее эволюционно наиболее продвинутом варианте (тепнокровные, в частности, млекопитающие) лежит принцип «белок-белковых» взаимодействий (идентификация антигенов и образование к ним антител). Это делает иммунитет специфичным, расширяет функции иммунной системы (инфекционная и неинфекционная иммунология), создает как благоприятные для практического здравоохранения (иммунологическая память), так и проблемные (аутоиммунные патологические состояния, иммунология онкотрансформированных клеток) ситуации.

Вопросы для самоконтроля

1. Каковы общие закономерности эволюции систем органов хордовых?
2. Приведите примеры рекапитуляций и филэмбриогенезов в эволюции конкретных систем органов позвоночных.
3. Приведите примеры врожденных пороков развития разных систем органов человека и объясните возможные механизмы их формирования.
4. Приведите примеры пороков развития человека, в формировании которых ведущим механизмом является нарушение дифференцировки.
5. Приведите примеры пороков развития, возникающих в результате нарушения гетеротопии.
6. Как можно объяснить механизмы формирования в зародышевом развитии следующих аномалий: двурогая матка, полидактилия, гипертрихоз, расщелина твердого нёба, язычная локализация щитовидной железы, крипторхизм, полиденция, шейные свищи, кистозная гипоплазия легких, персистирование обеих дуг аорты, тазовое расположение почки, платиневрия.
7. Какие пороки развития человека могут объясняться нарушением тканевой субституции, редукции и сращения парных зачатков?
8. Приведите примеры пороков развития, в формировании которых ведущим механизмом является нарушение онтогенетических корреляций.
9. Объясните, почему пороки развития, возникающие на более ранних стадиях онтогенеза, обычно характеризуются множественностью и высокой степенью тяжести?
10. Объясните, почему врожденная гипоплазия нижней челюсти часто сопровождается аномалиями слухового анализатора, щитовидной железы, глотки и гортани.
11. Какие пороки развития человека могут быть объяснены нарушениями эргонических корреляций?
12. Приведите примеры геномных корреляций и их нарушений у человека.

## Глава 15. АНТРОПОГЕНЕЗ И ДАЛЬНЕЙШАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

### 15.1. МЕСТО ЧЕЛОВЕКА В СИСТЕМЕ ЖИВОТНОГО МИРА

Неограниченный прогресс в эволюции живой материи проявился в возникновении человека как биосоциального существа. Появление человека с его целенаправленной трудовой деятельностью качественно изменило облик планеты Земля и определило новое направление эволюции природы в целом. Будучи биологическим видом, человек обладает при этом социальной сущностью. Социальная сущность человека определяет его современное состояние и прогнозирует будущее. Биологическое в нем при этом становится его наследством, поэтому эволюция человека на современном этапе идет не столько по биологическим законам, сколько по законам развития человеческого общества. Биологическая эволюция представляет собой биологическую форму движения материи, а эволюция общества - социальную. Естественно, что социальная форма движения материи возникла лишь с появлением человека. Поэтому изучение вопросов антропогенеза - это не только биологическая, но и философская проблема.

Возникновение человека как социального существа происходило, с одной стороны, в связи с его принадлежностью к отряду приматов, обладающих большим количеством прогрессивных черт организации, а с другой - с совпадением во времени нескольких событий, связанных:

- с особенностями географического расселения предковых форм;
- с геологическими процессами;
- с адекватными им изменениями климатических условий на Земле в целом и в зонах их исходного обитания.

Существует мнение, что если бы в мезозойской эре не вымерли динозавры, то пресмыкающиеся до сих пор оставались бы самой прогрессивной группой животных. И не исключено, что наиболее эволюционно продвинутые некрупные хищные ящеры стенихозавры с относительным объемом головного мозга, превышающим этот показатель у всех остальных известных современных и вымерших пресмыкающихся в 6 раз, могли бы дать начало появлению разумных существ, отличных от человека.

Человек как биологический вид относится к отряду приматов (рис. 15.1).

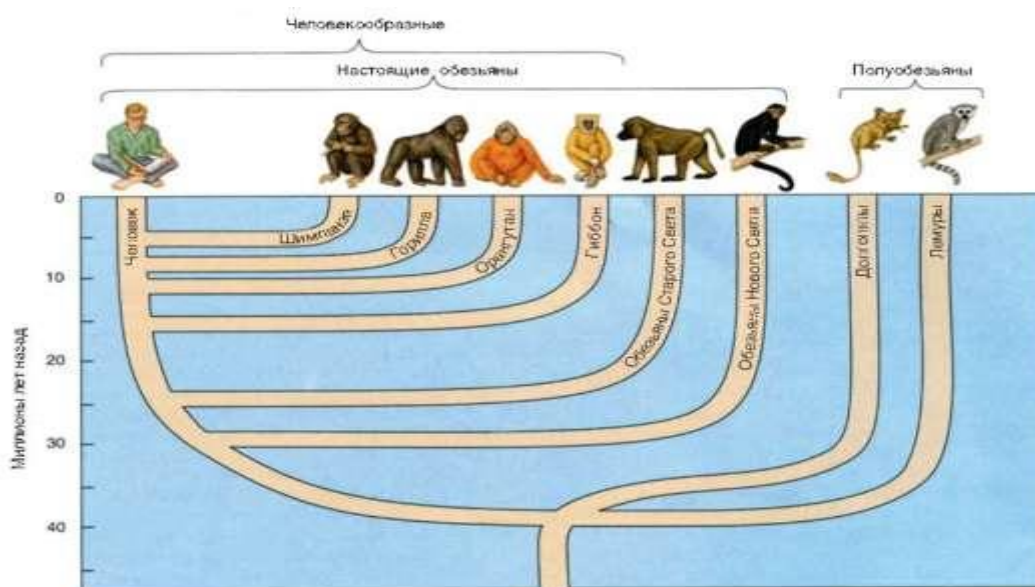


Рис. 15.1. Место человека в отряде Приматы и приблизительное время дивергенции приматов на основные систематические группы

## 15.2. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА

Разные этапы эволюции человека требуют и разных подходов к их изучению. Происхождение приматов и их адаптивная радиация - чисто биологическая эволюция. Ее изучают в первую очередь методами палеонтологии и сравнительной морфологии. Так как возникновение рода *Нотос* сопровождается появлением элементов материальной культуры, а к действию элементарных эволюционных факторов подключается действие социального фактора, этот этап антропогенеза изучают также методами археологии. В дальнейшей эволюции рода *Ното* доминируют социальные факторы, поэтому методологические подходы к изучению разных этапов антропогенеза различны.

Изучение первых этапов эволюции человека сталкивается с необходимостью датировки палеонтологического материала и элементов материальной культуры. Для определения абсолютного возраста ископаемых останков человека и его предков широко используют физические методы, в частности, радиометрические. С помощью масс-спектрометрии определяют изотопный состав изучаемого объекта и по соотношению элементов с учетом периода полураспада входящих в его состав радиоактивных изотопов выявляют возраст образца. Ископаемый костный материал содержит в своем составе минеральные компоненты и белок коллаген, разрушающийся чрезвычайно медленно. На этом основан коллагеновый метод абсолютной датировки ископаемых остатков: чем меньше коллагена содержится в образце, тем более велика его древность.

В антропологии при изучении происхождения и эволюции человека широко применяют также методы иммунологии, биохимии, молекулярной биологии и цитогенетики. В связи с огромной важностью этих методов остановимся на них подробнее. Для определения прямого родства организмов друг с другом используют иммунологический метод, основанный на изучении иммунных реакций антиген-антитело. Его можно применять для изучения степени родства не только современного человека с человекообразными обезьянами, но и ныне живущих видов с ископаемыми. Для этого следовые количества белка, извлекаемые из костей ископаемых форм, используют для получения антител, которые и применяют в иммунных реакциях с белками современных видов. Из современных человекообразных обезьян к человеку иммунологически наиболее близок шимпанзе, наиболее далеко от человека отстоит орангутан.

Иммунологическим методом было обнаружено, что белки рамапи-тека, человекообразной обезьяны Южной Азии (абсолютный возраст 13 млн лет), более сходны с белками орангутана, чем человека и шимпанзе. Эти данные вместе с результатами морфологических и палеонтологических сопоставлений заставили отказаться от представления о том, что рамапитек является прямым предком человека, и связать его с эволюционной линией орангутана. Из этого следует, что разделение человеческой линии эволюции с африканскими человекообразными обезьянами произошло значительно позже, чем 13 млн лет назад.

Биохимическим методом определяют аминокислотный состав белков, например, гемоглобина, у организмов, находящихся в разной степени родства друг с другом. Естественно, что у близкородственных организмов гомологичные белки имеют большее сходство в аминокислотных последовательностях, чем у организмов, находящихся в более отдаленном родстве (рис. 15.2).

Молекулярно-биологический метод основан на сопоставлении нуклеотидных последовательностей молекул ДНК организмов разной степени родства. Мера сходства двух таксонов соответствует мере их родства. Поэтому организмы, имевшие общего

предка в недалеком прошлом, будут более сходными друг с другом, чем имевшие его очень давно. В антропологии чаще используют митохондриальную, а не ядерную ДНК, поскольку она присутствует в клетках в большом количестве копий и некоторое ее количество почти всегда можно обнаружить в ископаемом материале. Секвенирование и сравнение в процессе гибридизации молекул ДНК разных видов современных приматов, человека и ископаемых предковых форм дает возможность определить степень их родства и примерное время расхождения соответствующих филогенетических ветвей. Естественно, что оценивать степень родства и давность происхождения можно лишь по накоплению нейтральных и полезных мутаций (изменений в нуклеотидных последовательностях) в геноме, так как вредные мутации быстро элиминируются из генофондов.

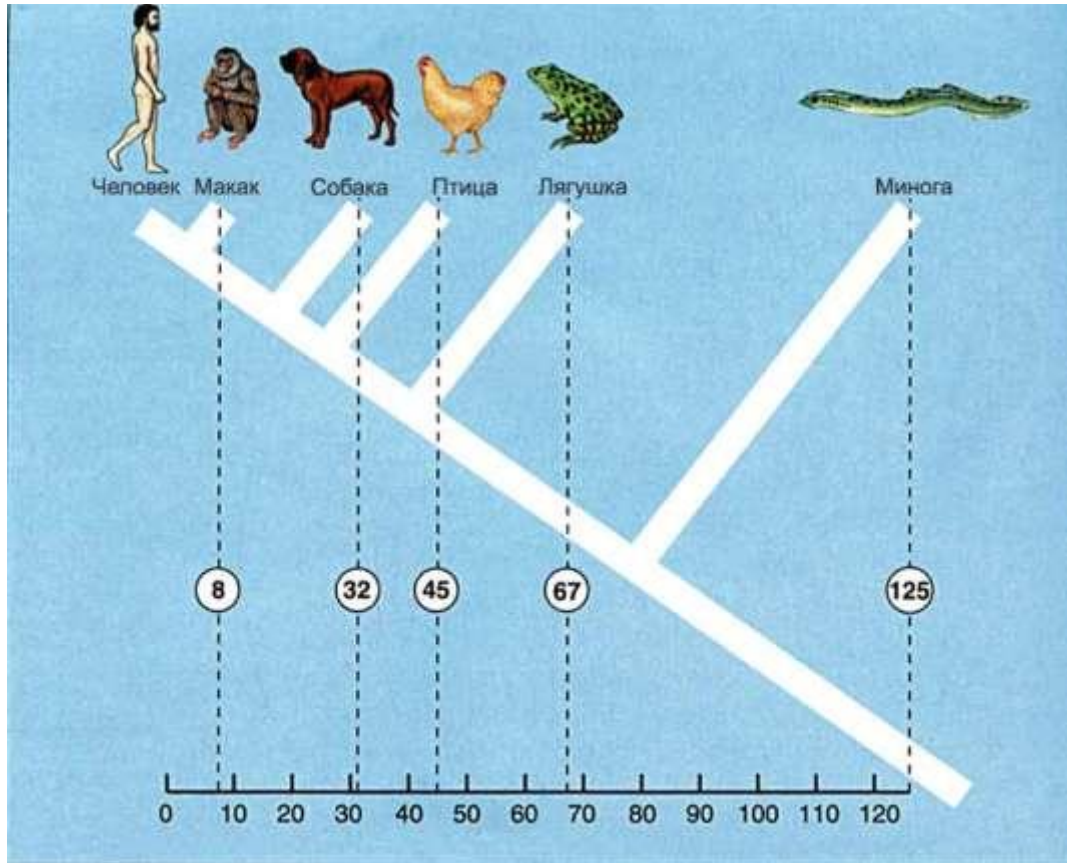


Рис. 15.2. Число отличий аминокислотных остатков в молекулах гемоглобина разных видов позвоночных по сравнению с человеком

Расчеты показывают, что при нейтральности мутаций скорость их накопления постоянна только при измерении времени в числе поколений, а не в годах. Так как продолжительность жизни поколений у различных видов различна, то и скорости накопления различий нуклеотидных последовательностей будут более велики у короткоживущих видов по сравнению с долгоживущими. Кроме того, фактическая скорость эволюции может значительно варьировать в различные временные интервалы в различных группах и по разным признакам. В определении применимости методов молекулярной биологии имеет значение возможность возникновения конвергентного сходства молекул, причем вероятность его повышается с увеличением изучаемых временных интервалов. Эволюция генов и белков часто может опережать реальное расхождение популяций, в первую очередь за счет адаптивного генетического полиморфизма. Однако молекулярно-биологические методы применимы для оценки родства и времени дивергенции в качестве приблизительных «молекулярных часов» при сравнении средних скоростей замен нуклеотидов в ДНК в целом и аминокислот во многих



белках за длительные интервалы времени. Гибридизация ДНК человека и шимпанзе показала, что момент дивергенции их эволюционных ветвей наступил 6,5-7 млн лет назад (рис. 15.3).

Биомолекулярный подход - лишь один из путей определения эволюционных расстояний, который работает наряду с классическими методами палеонтологии и антропологии, причем в результатах при этом возможны серьезные расхождения. Так, при изучении скелета человека, обнаруженного на территории Эквадора, по данным радиоуглеродного и аминокислотного анализа его возраст оценен в 28 тыс. лет. При использовании же коллагенового анализа возраст того же скелета оказался не более чем 2,5 тыс. лет.

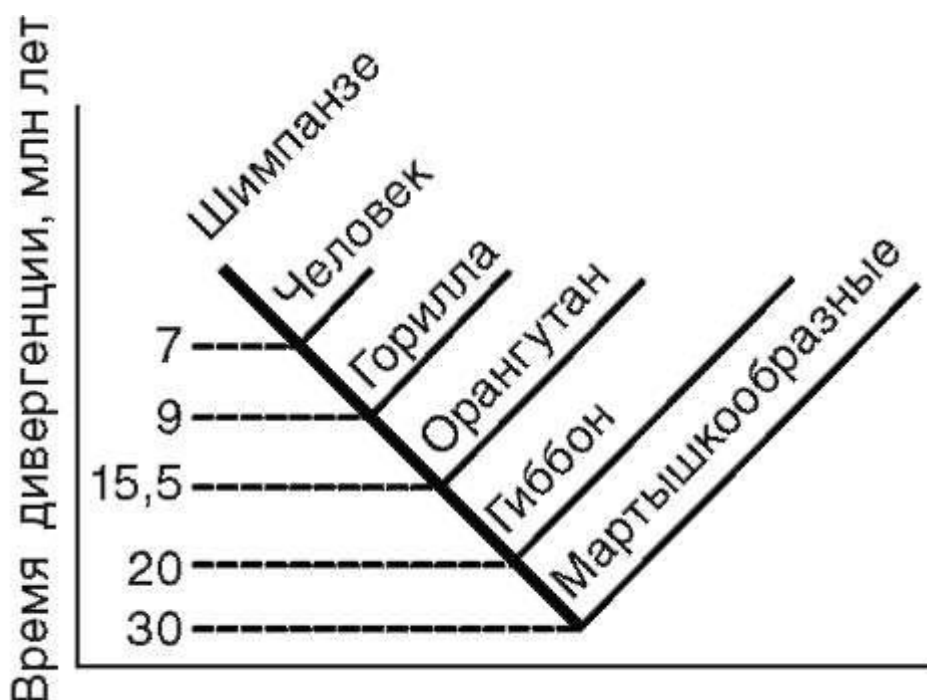
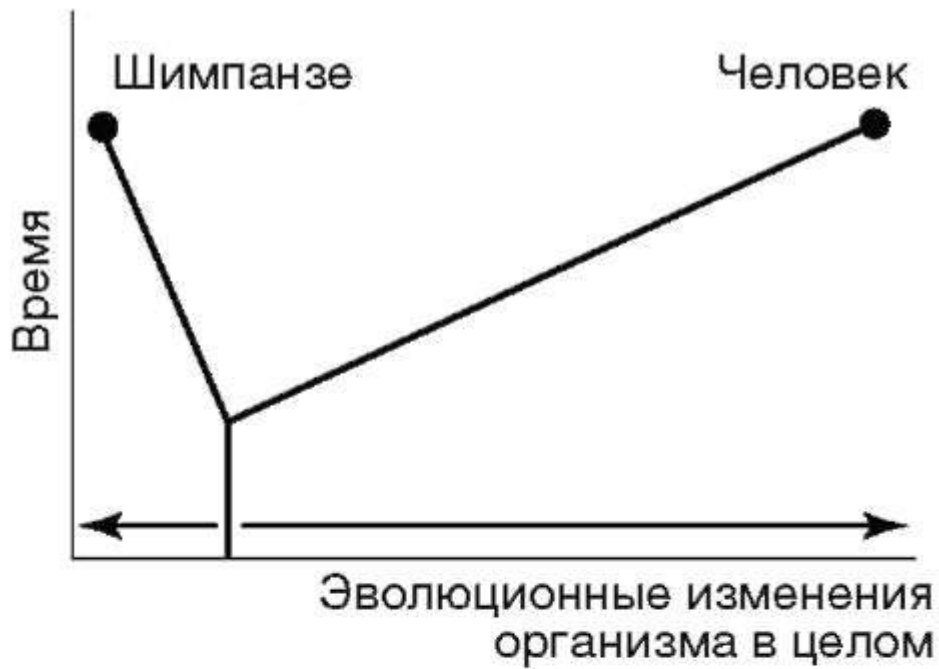


Рис. 15.3. Среднее время дивергенции высших приматов по часам ДНК

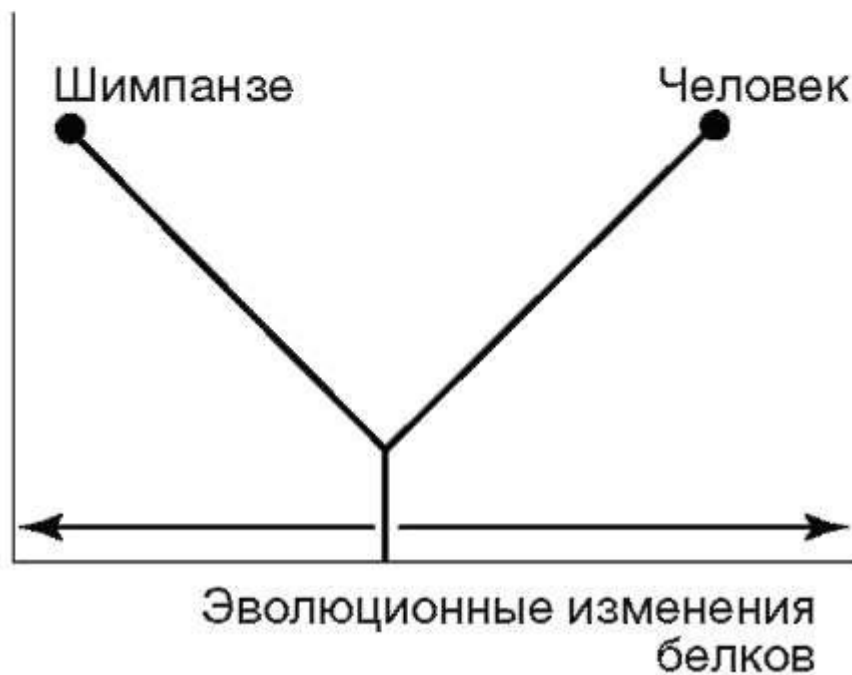
Однако между эволюцией структуры генома в виде накопления генных мутаций и морфофизиологической эволюцией часто нет прямой зависимости (рис. 15.4). Это может быть связано с тем, что в формировании практически всех сложных фенотипических признаков принимают участие различные генные системы. Таким образом, скорость эволюции белков у двух разных родственных видов может быть одинакова, а скорость эволюции в целом, оцененная по комплексу фенотипических признаков, при этом оказывается различной. Сравнение аминокислотных последовательностей белков шимпанзе и человека привело к выводу, что около 99% их белков абсолютно идентичны. Из этого следует, что и структурные гены человека и шимпанзе сходны в наибольшей степени. С чем же связаны столь значительные морфофизиологические отличия обоих видов? Можно предполагать, что это зависит от различного распределения белков в клетках организма в процессе развития, что, в свою очередь, определяется различиями программы считывания сходной наследственной информации во времени и пространстве.

Интересно, что вследствие вырожденности генетического кода белки у родственных организмов могут нередко отличаться даже меньше, чем ДНК.

Поскольку изучение хромосомного материала возможно только у ныне живущих организмов, применение цитогенетического метода ограничено современным человеком и человекообразными обезьянами.



а



б

Рис. 15.4. Соотношение скорости морфофизиологической (а) и молекулярной (б) эволюции

Дифференциальная окраска хромосом позволяет не только сопоставлять хромосомы разных видов приматов и человека и изучать хромосомный полиморфизм современного человека, но и решать некоторые вопросы эволюции.

Выяснено, что кариотип человекообразных обезьян отличается по числу хромосом от кариотипа человека на одну пару (23 пары хромосом человека и 24 пары шимпанзе). У человека и шимпанзе практически идентичны 13 пар хромосом. Хромосома 2 человека

точно соответствует двум соединенным хромосомам шимпанзе, а остальные хромосомы отличаются друг от друга незначительно. Так, хромосома 5 шимпанзе соответствует такой же хромосоме человека, но небольшой ее периферический участок инвертирован на  $180^\circ$  по сравнению с человеческой хромосомой. Инверсии такого рода обнаружены в кариотипах человека и шимпанзе еще в восьми хромосомах. Хромосома 9 человека имеет большие размеры по сравнению с соответствующей хромосомой шимпанзе, а хромосома 12 - несколько короче. Таким образом, наибольшие различия генетического материала человека и человекообразных обезьян касаются не структурных генов, а организации хромосом (см. также п. 4.3.2).

Эти данные вместе с указаниями на сходство белков человека, шимпанзе и других человекообразных обезьян свидетельствуют об их значительной эволюционной близости. Применение FISH-метода изучения хромосом позволяет обнаружить очень высокую степень соответствия физико-химических свойств генетического материала человека и его современных ближайших родственников. Существенные отличия обнаружены, однако, в его пространственной организации в ядрах интерфазных клеток. Действительно, различными оказываются точки прикрепления деконденсированных хромосом к внутренней поверхности ядерной мембраны (см. п. 2.4.3.1), их пространственная организация и взаимное расположение хромосом в ядре клетки, что само по себе может проявляться в различиях интенсивности и последовательности реализации сходной генетической информации.

Использование сравнительно-эмбриологического метода при изучении пренатального и раннего постнатального онтогенеза человекообразных обезьян и человека приводит к выводу о том, что эмбриогенез человека характеризуется выраженными признаками неотении: закладки и ранние этапы развития черепа человека и обезьян протекают практически идентично. Позже наблюдается выраженная аллометрия ростовых процессов (см. п. 8.3.4): у обезьян скорость роста элементов лицевого черепа резко опережает увеличение размеров мозгового, в то время как у человека рост его мозгового отдела происходит с существенно большей скоростью по сравнению с лицевым (рис. 15.5). У человека в постнатальном периоде позже зарастают роднички мозгового черепа, в результате чего оказывается возможным интенсивный рост головного мозга и в раннем постнатальном периоде, в то время как у обезьян зарастание родничков и увеличение массы мозга приостанавливается значительно раньше. Вероятно, что указанная неравномерность ростовых процессов в формировании элементов черепа и мозга гоминид и их ближайших родственников обусловлена мутациями системных генов, регулирующих интенсивность клеточной пролиферации и перемещения клеток, и возникла уже на довольно ранних этапах дивергенции высших приматов.

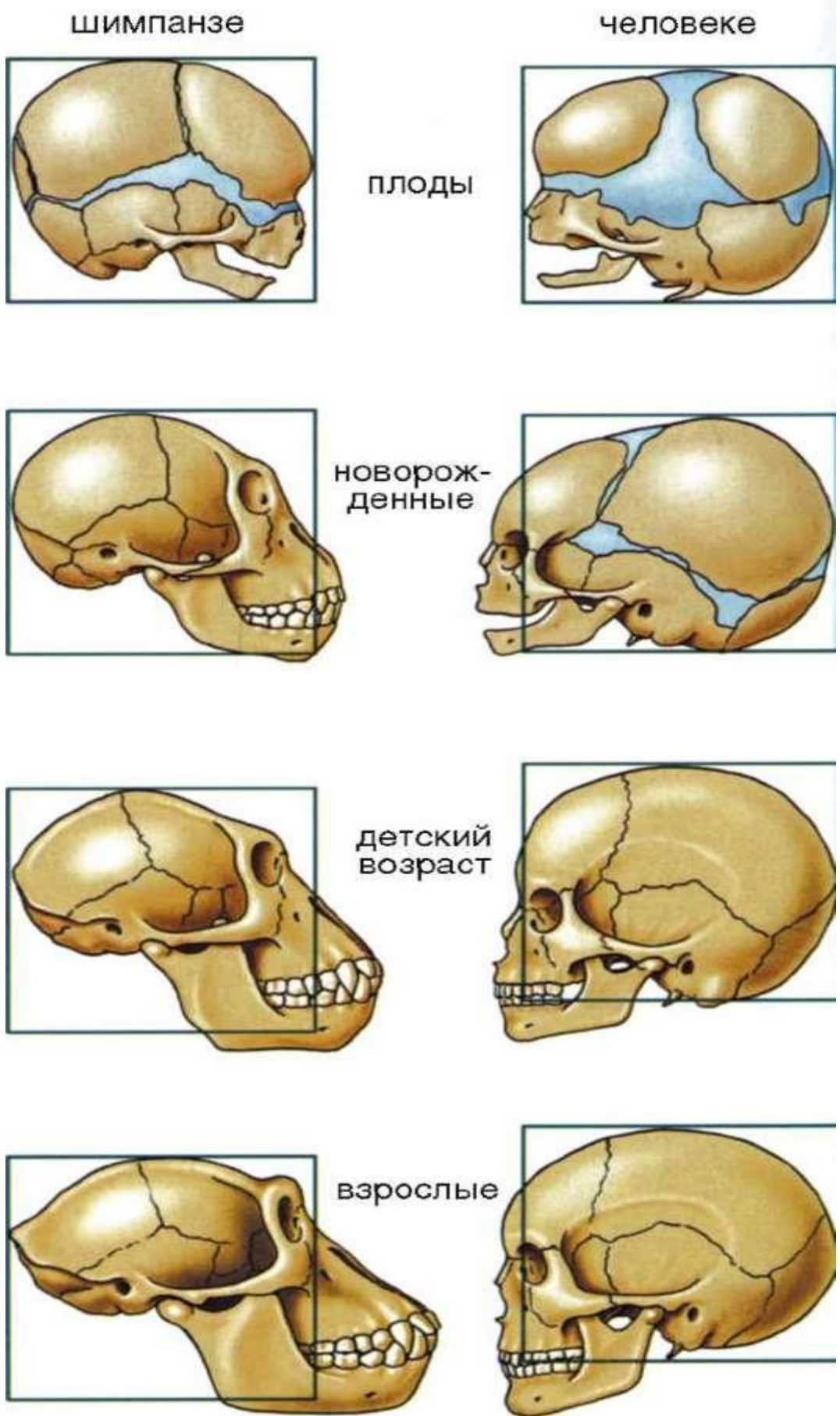


Рис. 15.5. Аллометрический рост черепа в процессе индивидуального развития шимпанзе и человека

Сопоставление кариотипов людей, происходящих из разных популяций, приводит к выводу о полиморфизме хромосом, в первую очередь по размерам гетерохроматиновых участков. Наследуемость индивидуальных вариаций хромосом и их неравномерное распределение в разных популяциях (в частности, расовые различия по размерам длинного плеча Y-хромосомы) делают возможным популяционно-цитогенетический подход в изучении эволюции современного человека.

### 15.3. ХАРАКТЕРИСТИКА ОТРЯДА ПРИМАТЫ

Отряд Приматы (*Primates*) включает более 200 видов ныне живущих полуобезьян и обезьян. Возникновение отряда приходится на конец мезозойской (начало - 230 млн лет назад, продолжительность - 163 млн лет) и начало кайнозойской эры (60-70 млн лет назад), когда в результате массового вымирания динозавров на земле оказались незанятыми множество экологических ниш, удобных для существования. Адаптивная радиация млекопитающих привела в это время к биологическому прогрессу этой группы животных, легко приспосабливающихся к разнообразным условиям обитания. В начале кайнозойской эры уже существовало множество видов, родов, семейств и отрядов млекопитающих, среди которых оказались и приматы. Эволюционно они связаны с более примитивным отрядом Насекомоядных. Ключевой адаптацией приматов стали приспособления к древесному образу жизни и передвижение по ветвям не с помощью когтей, как у большинства других древесных животных, а за счет конечностей хватательного типа с противопоставленным большим пальцем. Локтевая кость свободно вращается вокруг лучевой. Эти особенности при освобождении рук от участия в движении - предпосылка к использованию их впоследствии в трудовой деятельности.

Кончики пальцев приматов расширены, уплощены, а кожа, так же, как и кожа ладоней и стоп, покрыта узорами из бороздок и гребешков, вдоль которых расположены окончания чувствительных нервных волокон - тактильные рецепторы, а также протоки потовых желез. Их секрет обеспечивает более тесный контакт с ветками и предметами, которыми обезьяна манипулирует. Усиление функции осязания кончиками пальцев у них приводит к исчезновению вибрисс - осязательных волосков на лицевой части головы. Это типичный пример органной субституции.

Расположение глазниц в передней части черепа и направленность глаз вперед обеспечивает бинокулярное зрение, необходимое для точной оценки расстояний между предметами и перемещения в трехмерном пространстве. В отличие от большинства других млекопитающих, не способных различать цвета, зрение у большинства приматов цветное. Это может быть связано с ранним освоением предками приматов древесного и дневного образа жизни, позволившего им эффективно сосуществовать с наземными рептилиями и примитивными млекопитающими и сохранить, в отличие от последних, цветное зрение. Действительно, большинство современных млекопитающих не способны различать цвета в связи с упрощением строения сетчатой оболочки глаза. Это обычно связывается с их первично ночным образом жизни, когда различение цветов не имеет смысла. Постоянная температура тела других млекопитающих позволяла им перейти к ночной активности и, таким образом, ослабить конкуренцию с пойкилотермными рептилиями, нуждающимися в более высокой температуре среды.

В развитии органов чувств у приматов ярко проявляется принцип компенсации функций: на фоне высокой степени развития осязательного и зрительного анализаторов существенно снижена роль обоняния. Одной из причин этого явления может быть тот же древесный образ жизни. Действительно, животные, обитающие на поверхности земли, встречаются с гораздо более широким спектром многообразных запахов, чем те, которые большую часть жизни проводят в кронах деревьев. В генотипе большинства млекопитающих, ориентирующихся в пространстве в значительной степени за счет

обоняния, имеется более 1000 копий активных генов, ответственных за образование ольфакторных (обонятельных) рецепторов, связывающих молекулы летучих веществ, и тем самым запускающих каскад сигнальных процессов, обеспечивающих восприятие запахов. У низших обезьян Южной Америки активны около 95% из них. У шимпанзе и гориллы транскрибируется до 50% этих генов, а у человека - не более 30%.

Уменьшение значения обоняния у приматов сопровождается существенной редукцией лицевой части черепа и увеличением размеров его мозгового отдела. Вес и объем головного мозга обезьян в 2 раза и более превышает эти показатели у других млекопитающих соответствующего размера. Сочетание стереоскопического цветного зрения и хорошо развитого слуха с особенностями передней конечности как органа локомоции, осязания и манипуляции предметами и с увеличением относительного объема головного мозга в основном за счет разрастания коры и тех ее областей, с которыми связаны сложные формы движения, поведения и психики, стало предпосылкой усложнения поведения приматов. Практически все вышеперечисленные морфологические признаки приматов отчетливо видны на рис. 15.6, где изображен представитель полуобезьян, долгопят филиппинский (восточный). Приматы в своем абсолютном большинстве ведут групповой образ жизни; причем в группы входят разновозрастные и разнополые особи. Это способствует развитию сложных взаимоотношений в группах и стало предпосылкой дальнейшего развития мозга и интеллектуальных способностей. Группой обезьяны легче защищаются от хищников, находят пропитание, мигрируют, охраняют свои территории, перенимают друг у друга полезные особенности поведения, молодые члены группы обучаются у более старых. Между членами одной группы возникают сложные взаимоотношения, поддержание которых требует не только высокой степени развитости морфологии коры полушарий головного мозга, но и ее физиологической пластичности. Сопоставление размеров коры различных видов обезьян с размерами групп, образуемых соответствующими видами, обнаружило прямую зависимость между этими показателями. Это связано с тем, что поддержание социальных отношений с большой группой особей требует одновременно увеличенных размеров и большей структурной и функциональной сложности центральной нервной системы. Групповой образ жизни с выраженной иерархией в группе требует также развития эффективной системы коммуникации. В результате у обезьян сформировалась наиболее сложная по сравнению с другими млекопитающими мимическая мускулатура, с помощью которой они способны легко выражать эмоции и передавать информацию друг другу.



Рис. 15.6. Долгопят восточный (*Tarsius spectrum*). Видны наиболее характерные признаки приматов: хватательные конечности и бинокулярное зрение

Большинство приматов экологически пластичны, всеядны и способны легко переходить к использованию разных продуктов питания в разные периоды года и в разных условиях.

Плодовитость приматов чрезвычайно низка - обычно рождается один детеныш, беспомощный и нуждающийся в уходе на протяжении нескольких лет. Поэтому тесная связь между матерью и потомством сохраняется надолго. Это способствует проявлению еще одной очень характерной особенности поведения приматов - выраженного инстинкта подражания, который обеспечивает быстрое овладение потомством навыками поведения, адекватного меняющейся ситуации, и возможность передачи социального опыта в ряду поколений.

43 млн лет назад в геном предков обезьян встроился вирус, экспрессия генов которого приводит к образованию белков, входящих в состав его оболочки. Эти белки разрушают мембрану клетки-хозяина, облегчая проникновение вируса в нее. У высших приматов гены вирусного происхождения (*Syncytin 1*, *Syncytin 2*, *Envv 1*, *Envv 2* и *EnvPb 1*) экспрессируются в трофобласте и инициируют слияние клеток плаценты, разрушая их

наружную мембрану, в результате чего образуется синцитиотрофобласт, и плацента становится гемохориальной. Такая плацента обеспечивает оптимальные условия транспорта веществ между организмом матери и плода. Кроме того, она защищает плод как от действия иммунной системы матери, так и от вирусов экзогенной природы.

Перечисленные черты отряда приматов стали необходимыми пре-адаптациями к возникновению человека как социального вида при появлении комплекса благоприятных условий.

В отряде приматов наиболее эволюционно продвинуто надсемейство гоминид, или человекообразных обезьян, к которому относятся как современные гиббоны, орангутаны, гориллы и шимпанзе, так и человек.

От других обезьян гоминиды отличаются наиболее сложным строением головного мозга, отсутствием хвоста, строением плечевого сустава, позволяющего максимальную свободу вращения передних конечностей и передвижения за счет брахиации - перебрасывания тела в подвешенном состоянии на руках в вертикальном положении. Для них характерно редкое оволосение тела, сложное поведение, позднее половое созревание и беременность, по длительности сопоставимая с беременностью у человека.

Возникновение человека именно в отряде Приматы не случайно, так как этот отряд обладает наибольшим количеством ароморфных черт строения и физиологии, необходимых для перехода на принципиально новый, более высокий уровень организации по сравнению с другими группами животного мира.

#### **15.4. АДАПТИВНАЯ РАДИАЦИЯ ПРИМАТОВ И ОСВОЕНИЕ ИМИ ОТКРЫТЫХ ПРОСТРАНСТВ**

Начиная с середины кайнозойской эры (25-6 млн лет назад) климат на Земле становился все более неустойчивым. Периоды потепления сменялись периодами значительного похолодания, причем каждое последующее похолодание было более отчетливым по сравнению с предыдущим.

Похолодания обычно сопровождаются образованием ледников на полюсах Земли в результате конденсации паров воды из атмосферы. При этом в приэкваториальных зонах климат становится более сухим. Это отражается и на изменениях биогеоценозов: зоны распространения влажных тропических лесов уменьшаются в размерах, а саванны, степи и полупустыни расширяются. Этим объясняется и периодическое изменение видового состава экологических систем. Во влажных тропических лесах биологический прогресс наблюдается обычно среди некрупных млекопитающих, обитающих на деревьях, а на открытых местностях процветают более крупные наземные формы и мелкие, ведущие роющий образ жизни.

В середине кайнозоя процесс бурной адаптивной радиации затронул и отряд приматов, в рамках которого выделилось надсемейство cerco-питековых, питающихся листьями, цветами и насекомыми - низших узконосых обезьян - предков павианов, макак и мартышек, и гоминоидов, или человекообразных обезьян - более крупных форм, питающихся преимущественно плодами деревьев и животной пищей. Уменьшение размеров тропических лесов привело к сокращению кормовой базы обезьян. Мелкие, подвижные, быстро размножающиеся cercoпитеко-вые приматы в условиях усиления конкуренции стали вытеснять более крупных человекообразных обезьян из оставшихся лесных экосистем.

Первые представители человекообразных обезьян (надсемейство *Hominoidea*) появились в Африке около 25 млн лет назад. 16-17 млн лет назад ареал гоминоидов расширился за счет появления сухопутной перемычки между



Африкой и Евразией. Через нее они заселили также Южную Европу и Азию. В Азии представители этой группы дожили до наших дней (орангутаны и гиббоны), а в Европе вымерли около 7 млн лет назад. В Африке в этот период также произошел биологический регресс этой группы, до настоящего времени дожили лишь три африканских вида - горилла, шимпанзе и карликовый шимпанзе (бонобо), но именно в этой части ареала гоминоидов возникли первые представители семейства гоминид (*Hominidae*), ведущие к отделению человеческой линии в генеалогическом древе приматов.

7-6 млн лет назад к такому фактору среды, как похолодание, присоединился еще один - начавшееся образование Восточно-Африканской рифтовой системы - гигантского разлома земной коры с образованием горных хребтов, располагающихся меридианально, и системы Великих Восточно-Африканских озер: Рудольфа, Альберта, Виктории, Танганьики, Эдуарда, Ньяса, Мвару и др. Хребты отделили Восточную Африку от Западной и перекрыли проникновение влажных западных ветров в восточном направлении, сделав Восточную Африку еще более сухой и изолировав местных гоминид в саваннах и полупустынях.

Горообразовательные процессы обычно сопровождаются вулканической деятельностью: выбросом в атмосферу радиоактивных элементов и других мутагенных факторов химической природы, резкими температурными перепадами, низкочастотными механическими и звуковыми колебаниями, вызывающими состояние стресса. Частота разного рода мутаций у организмов, обитающих в данных условиях, при этом резко возрастает. Видимо, именно поэтому перечисленные Восточно-Африканские озера характеризуются уникальной ихтиофауной: такого огромного видового и родового многообразия эндемичных рыб из семейства Цихлид не встречается более нигде за пределами данной области. Возможно, что повышенный мутагенный фон наряду с изменениями климатических условий, ставших малоблагоприятными для обитания большинства приматов, поставили их в это время на грань вымирания, но жесткий естественный отбор на фоне высокого уровня организации наиболее продвинутых форм позволил им выжить, размножиться и вновь расселиться.

## **15.5. ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКООБРАЗНЫХ ПРИМАТОВ КАК ПРЕДПОСЫЛКА К АНТРОПОГЕНЕЗУ**

Человекообразные обезьяны - горилла, орангутан и особенно шимпанзе наиболее близки к человеку и характеризуются очень сложным поведением, способностью к обучению и даже самосознанием: они узнают свое отражение в зеркале, способны обучаться и использовать язык глухонемых при общении с экспериментатором и друг с другом, передавать друг другу ложную информацию в корыстных целях, проявлять внешнее дружелюбие для того, чтобы на время замаскировать агрессивные намерения. Человекообразные обезьяны способны не только использовать простейшие орудия труда, но даже и изготавливать их: они очищают от листьев и коры веточки для извлечения муравьев и термитов из их жилищ; передвигаясь по стволам, покрытым острыми шипами, собирают пучки мягких листьев и используют их в качестве грубых варежек.

В сообществах крупных человекообразных обезьян, часто даже в пределах одной популяции, навыки примитивной трудовой деятельности как культурные традиции передаются из поколения в поколение за счет взаимного обучения. Поэтому способы использования и изготовления орудий труда одного и того же назначения в разных группах обезьян, не контактирующих друг с другом, часто оказываются различными: различны методы раскалывания орехов, ловли насекомых, добывания меда диких пчел и т.д. Это свидетельствует о негенетических механизмах передачи соответствующих

поведенческих особенностей приматов в отличие от других групп млекопитающих, генетически наследующих большинство видовых форм поведения.

Еще одна особенность, делающая поведение человекообразных обезьян близким к человеческому, проявляется в том, что они способны к выражению дружеских чувств, что особенно часто наблюдается между взрослыми самцами внутри естественной группировки. Одновременно для них характерна и необыкновенная жестокость по отношению к представителям других групп своего вида. Тактика охраны своей кормовой территории от соседей у них проявляется в осторожности наблюдения за противником и в использовании фактора неожиданности при нападении и атаке лишь в том случае, когда они уверены в численном превосходстве и победе.

Сопоставление звуковой коммуникации современных высших приматов и человеческой речи приводит к выводу о том, что у обезьян нет морфофизиологических предпосылок к ее возникновению по многим причинам: высокое расположение гортани, отсутствие подбородочного выступа, отсутствие в височной и теменных долях центров речи.

Но главная причина отсутствия речи у наших далеких родственников в том, что в ней нет и не было необходимости. Действительно, для эффективного выживания в природной среде обезьянам нет необходимости в речевой коммуникации; все, что они хотят сообщить друг другу, может быть сообщено и сообщается без помощи членораздельной речи. Поэтому речь в отряде приматов появилась только тогда, когда реализовалось иное - социальное направление эволюции жизни на Земле, связанное с антропогенезом.

## 15.6. ПРОИСХОЖДЕНИЕ СЕМЕЙСТВА ГОМИНИД

Появление семейства Гоминид (*Hominidae*) на Земле связано в первую очередь с переходом к бипедальной локомоции, то есть к передвижению на задних конечностях. Преимущества прямохождения перед движением на четырех конечностях могут быть различны. Так, экспериментально показано, что двуногая походка человека со средней скоростью энергетически выгоднее четвероногой походки других млекопитающих. Кроме того, известно, что наиболее быстро бегающие четвероногие млекопитающие обладают низкой выносливостью к долгому бегу. Так, гепард, развивающий скорость бега более 100 км/ч, выдерживает эту скорость не более нескольких минут. Такая скорость бега недостижима для человека, однако он обладает недостижимой для гепарда выносливостью к длительному бегу (например, на марафонскую дистанцию).

Вертикальное положение тела организмов небольших или средних размеров с короткой шеей, обитающих в открытых ландшафтах, сопряжено с необходимостью издалека заметить хищника и вовремя отреагировать на его появление. Оно также облегчает поиск пищи, воды и ориентировку на местности. Поэтому наземные виды кенгуру, тушканчики и ряд насекомоядных млекопитающих перемещаются по земле исключительно на задних конечностях, а многие степные грызуны - суслики, песчанки, сурки и мелкие хищники постоянно принимают вертикальную позу (рис. 15.7, а). Среди современных низших приматов перемещение на задних конечностях прыжками хорошо известно у ряда видов лемуров Мадагаскара. Прямохождение встречается даже среди современных пресмыкающихся: австралийская плащеносная ящерица передвигается по деревьям на четырех конечностях, а по земле бегаёт на задних ногах. Бипедия многократно параллельно и конвергентно возникала в процессе эволюции в разных классах Позвоночных, а весь класс Птицы представлен исключительно двуногими формами. В мезозойской эре огромное число видов пресмыкающихся, господствовавших на Земле, были прямоходящими (рис. 15.7, б).

Прямохождение гоминид, обитавших на открытой местности, на фоне вышеперечисленных преимуществ, могло быть связано также с необходимостью решения и других экологических задач - перенос беспомощных детенышей и продуктов питания на большие расстояния при миграциях, существенное снижение вероятности перегрева тела по сравнению с перемещением на четырех ногах; когда большая поверхность тела подвергается действию солнечного излучения, использование передних конечностей для сигнальной коммуникации между членами группы.

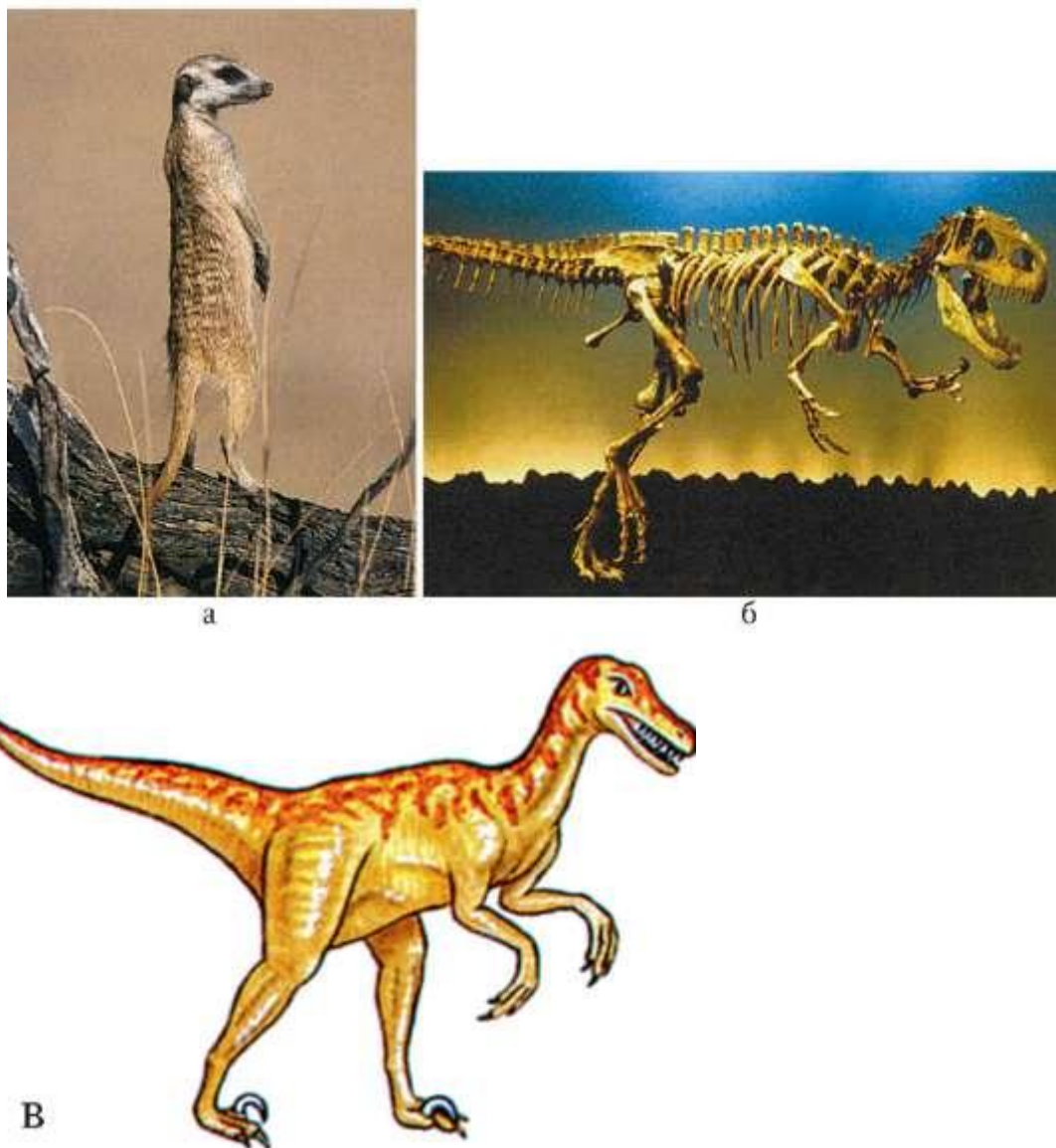


Рис. 15.7. Вертикальная поза и прямохождение в разных систематических группах позвоночных: а - мелкий африканский хищник *Suricata suricata*; б - динозавр *Afrovenator*, живший в Африке 130 млн лет назад; в - динозавр *Velociraptor*

Существует и еще одна, более экзотическая версия объяснения феномена прямохождения, заключающаяся в допущении того, что предковые формы человека обитали в саваннах на берегах крупных рек и озер, добывая пищу в водной среде: рыбу, земноводных, моллюсков и ракообразных, перемещаясь в основном не вплавь, а в вертикальном положении по дну водоемов, собирая со дна и вылавливая руками объекты охоты на поверхности и в толще воды. Этой версией одновременно можно объяснить, почему среди всех приматов только у человека редуцирован волосяной покров на теле, наиболее выражена подкожная жировая клетчатка, отложение большого количества жировой ткани в области молочных желез женщин, наибольшее количество солевых

желез на единицу площади кожи, а в состав их секрета входит ненасыщенный углеводород сквален из группы ациклических тритерпенов, обнаруживающийся почти исключительно в секрете сальных желез водных и околоводных млекопитающих. Кроме того, человек - единственный примат, способный произвольно задерживать дыхание, что позволяет ему не только плавать, но и нырять.

Все же любые попытки объяснить вертикальную осанку гоминид исходят из изначально древесного образа жизни их предков и перемещения за счет брахиации, которая и представляет собой прямохождение, но не на задних, а на передних конечностях в подвешенном состоянии, а также за счет вертикального лазания по стволам и толстым ветвям деревьев.

Для человекообразных обезьян, в отличие от низших, более характерно питание плодами и другими съедобными частями растений на деревьях при срывании их передними конечностями с верхних веток, стоя в вертикальном положении на нижних ветках или на земле. В то же время мартышкообразные приматы более адаптированы собирать продукты питания под ветками, на которых они находятся, и поэтому они редко принимают вертикальное положение.

Из этого следует, что у предков гоминид, еще живших на деревьях, мог возникнуть комплекс адаптаций к вертикальной осанке, который был успешно использован и усовершенствован ими при переходе к наземному образу жизни.

Однако, каким бы образом ни возникала двуногая осанка среди предковых форм человека, важно то, что руки предков человека освободились от локомоции и стали использоваться как органы труда. Сложные движения кистью и пальцами требуют сложной регуляции со стороны центральной нервной системы. Поэтому прогрессивное развитие передней конечности как органа манипуляции предметами сопровождается скоординированными структурно-функциональными эволюционными преобразованиями двигательных и ассоциативных зон коры больших полушарий головного мозга. Морфофункциональные предпосылки этих координаций у приматов существуют с глубокой древности и также связаны с их первично древесным образом жизни).

## **15.7. ЗНАЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ ГЕНОМА В ПРОИСХОЖДЕНИИ И ДАЛЬНЕЙШЕЙ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА**

Существенная часть генетических различий человека и высших приматов не имеет большого значения. Так, гены, отвечающие за структуру гемоглобина у человека и шимпанзе, имеют некоторые отличия, но они никак не сказываются на свойствах самого белка гемоглобина. Ряд известных особенностей генома человека трактуют как изменения, влияющие на рост отдельных частей головного мозга. Существенным своеобразием характеризуется регуляторная область гена, кодирующего белок продинорфин, предшественник нейропептидов - гормонов, связанных с регуляцией эмоционального состояния и поведения, формирования социальных связей, способностей к обучению и запоминанию. Интересно, что кодирующая часть гена продинорфина у человека осталась неизменной, поэтому как сам продинорфин, так и эндорфин, образующийся из него, у шимпанзе и человека идентичны. Изменения же регуляторной части гена приводят к изменению количества синтезируемого продукта в разных ситуациях в зависимости от тех или иных стимулов. Изменения регуляторного участка продинорфинового гена происходили не только в процессе антропогенеза, но и позже, при интенсивном расселении человека из Африки на другие континенты и в разные природно-климатические зоны. Этим, в частности, можно объяснить формирование отличающихся друг от друга моделей поведения и культурных традиций народов, принадлежащих к разным этническим группам и подвергающихся действию разнообразных экологических

факторов. Однако те несколько точечных мутаций регуляторного участка гена продинорфина, которые отличают *Homo sapiens* от его предков-обезьян, сохраняются у всех представителей современного человека в неизменном виде.

Сопоставление последовательностей нуклеотидов в геномах человека и шимпанзе показало, что отличия касаются около 35 млн пар нуклеотидов, что составляет около 1% генома. Однако у человека выявлено 6 регионов, не встречающихся у шимпанзе. Так, ген, отвечающий за синтез малой регуляторной РНК, транскрибирующийся во время закладки коры полушарий мозга человека, имеет 18 отличий от соответствующего гена шимпанзе. Ген *FOX p2*, встречающийся у певчих птиц и многих млекопитающих, обладает определенной спецификой строения у человека. Его мутантные формы у человека приводят к нарушению речи.

Характерна для человека также инактивация гена *MYH 16*, активного у других приматов. Этот ген у млекопитающих принимает участие в регуляции развития жевательной мускулатуры. Вероятно, он в значительной степени утратил свою роль при переходе предков человека к употреблению менее грубой растительной и животной пищи. Ослабление жевательной функции в процессе антропогенеза способствовало интенсификации моторики более мелких мышц, обеспечивающих более тонкие движения губ, языка, мягкого нёба и глоточной области, принимающих участие в артикуляции речи.

Но не все изменения молекул ДНК имеют одинаковое значение в прогрессивной эволюции человека. С помощью современной вычислительной техники удалось выявить 49 областей генома, которые в процессе антропогенеза изменялись примерно в 70 раз быстрее других. Они были названы HAR-областями (*human accelerated regions* - области ускоренного развития человека). В наиболее сильно отличающейся области изменения затронули 18 пар нуклеотидов из 118. Изучение этой части генома позволило установить, что она содержит 2 гена - *HAR1F* и *HAR1R*). Точно определить значение этих генов трудно, но имеются основания считать, что они связаны с регуляцией развития коры головного мозга. То, что этот участок генома существует только у человека, свидетельствует о его большой значимости как в происхождении человека, так и в его индивидуальном развитии, обеспечивая формирование чисто человеческих особенностей организации мозга.

В эмбриогенезе человека экспрессия этих нуклеотидных последовательностей начинается на 7-й неделе развития зародыша, а заканчивается на 12-й неделе. Именно в этот период морфогенез головного мозга происходит наиболее интенсивно.

В целом фенотипические характеристики человека и обезьян отличаются друг от друга гораздо сильнее, чем генотипические. Это может быть объяснено, в частности, различным распределением белков в клетках зародыша или плода в процессе развития в разные его периоды и в разных тканях и органах, что в свою очередь определяется спецификой активности регуляторных генов. Дальнейшее изучение геномов человека и его ближайших родственников должно привести к более глубокому пониманию механизмов антропогенеза.

Изучение ДНК современных людей дает возможность не только определить родство представителей разных популяций, но и проследить их историческую судьбу.

Несмотря на то что основные принципы организации генома каждого вида, включая человека, являются общими, у разных индивидов отдельные участки его могут весьма сильно отличаться.

По этим участкам можно проводить идентификацию человека, определять степень родства отдельных людей и популяций. В группах людей, общих по происхождению, сходство таких варьирующих участков ДНК велико по сравнению с неродственными группами. Таким образом, сопоставляя степень различий последовательностей

нуклеотидов ДНК людей, населяющих разные географические зоны, можно определить степень их родства, а исходя из данных о скорости накопления генных мутаций, - и время, прошедшее с момента разделения популяций в процессе их перемещения из области их происхождения.

Наиболее удобный объект для таких исследований - молекулы ми-тохондриальной ДНК. Во-первых, в каждой клетке она встречается в количестве нескольких сот копий и лучше, чем ядерная ДНК, сохраняется в биологических образцах. Во-вторых, она не подвергается рекомбинации, так как передается только по материнской линии. На основе анализа митохондриальной ДНК современных людей разного этнического и географического происхождения было построено филогенетическое древо человечества. Оказалось, что все варианты митохондриальной ДНК человека произошли от митохондриальной ДНК одной женщины, жившей в Восточной Африке.

У-хромосома обладает свойствами, сходными с митохондриальной ДНК - она также не подвергается рекомбинации, а передается только по мужской линии. Исследование истории человечества по ДНК У-хромосомы также привело к выводу об африканском происхождении современного человека. Время появления *Homo sapiens* датируется обоими методами в интервале 135-185 тыс. лет назад.

Методом анализа митохондриальной ДНК было получено подтверждение выводов о том, что неандертальцы не были предками *Homo sapiens*, а одновременно сосуществовали с ним на протяжении нескольких десятков тысяч лет и вымерли. Однако, долгое сосуществование неандертальцев на одной территории с представителями близкого вида - современного человека - не исключало возможности их отдельных скрещиваний. Это было доказано работами немецких антропологов 2010 г. Выяснилось, что в генетическом материале 1-4% современных европейцев и жителей Ближнего Востока существует некоторое количество нуклеотидных последовательностей, которые могут представлять собой фрагменты ДНК неандертальцев. Характерно, что в африканских человеческих популяциях людей такие нуклеотидные последовательности не обнаруживаются.

## 15.8. ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ГОМИНИД И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

Если на протяжении почти всего XX в. древнейшими гоминидами считались представители рода австралопитеков (*Australopithecus*), то на рубеже третьего тысячелетия были обнаружены ископаемые остатки многочисленных гоминид более раннего происхождения, но уже с явными признаками прямохождения и с прогрессивным строением черепа, зубов и конечностей.

Наиболее древним известным африканским представителем семейства гоминид является сахельантроп чадский - *Sahelanthropos tchadensis*, (рис. 15-8), обладавший мозаикой примитивных и прогрессивных черт организации, но главные его особенности - явные признаки прямохождения. Исторический возраст этого организма - 7-6 млн лет. Археологические раскопки на территории обнаружения останков этого примата показали, что он жил на берегу пресного водоема в засушливой безлесной местности. Зная, что момент дивергенции эволюционной линии, ведущей с одной стороны к современным человекообразным обезьянам, а с другой - к предкам человека, именно около 7 млн лет назад, можно предположить, что общие предки человека и современных высших гоминид внешне были похожи на сахельантропа.

Примерно таким же возрастом датируются находки другого гоминида - *Orrorin tugenensis*, обитавшего на территории современной Кении в районе Великого Африканского рифта. Судя по строению скелета, он мог одинаково хорошо передвигаться

как на задних конечностях по земле, так и лазать по деревьям. Строение его зубов близко к человеческому.

Во временном интервале 5,8-4,4 млн лет назад в Восточной Африке обитали представители другого рода гоминид - ардипитеки (*Ardipithecus*). Они жили в условиях более высокой влажности и были адаптированы как к вертикальному лазанию, так и к прямохождению.

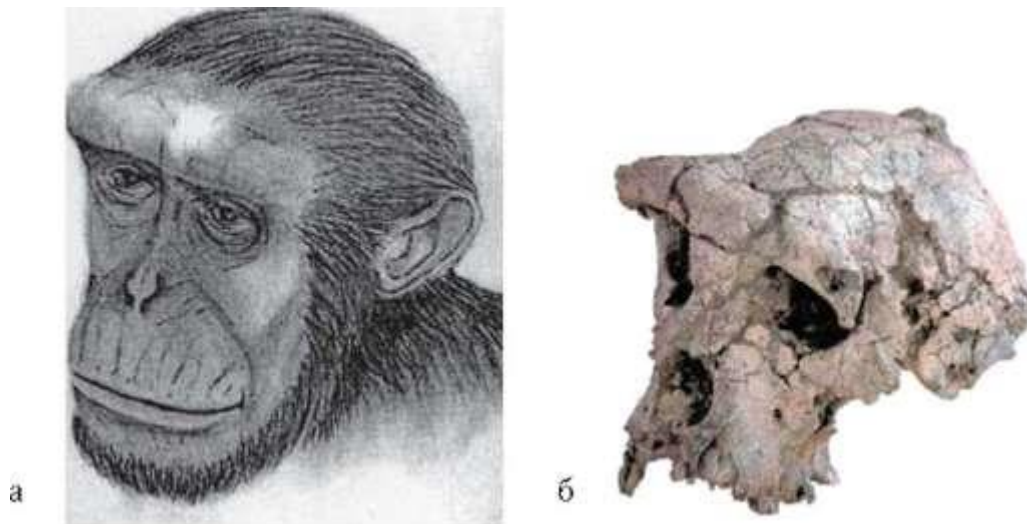


Рис. 15.8. Сахельантроп чадский (а) (*Sahelanthropus tchadensis*) и его череп (б)

В период 4,2-2,5 млн лет назад в области той же Восточной Африки наблюдается расцвет нового рода высших приматов - австралопитеков, которые широко расселяются по африканскому континенту. Строение их скелетов свидетельствует об их бипедальной локомоции. Изученные ископаемые формы австралопитеков относят к четырем или пяти видам, наиболее древний из которых - *A. anamensis*. В настоящее время предполагают, что этот вид представляет собой переходную форму между прогрессивными ардипитеками и более поздними австралопитеками.

*Australopithecus afarensis*, другой вид австралопитеков, известен по остаткам более 300 особей. К этому виду, в том числе, относится известная Люси. Он сохранил в себе много признаков обезьян, но главное отличие от них - прямохождение. Объем головного мозга мало отличается от обезьян (рис. 15.9, а, б).

3-2,5 млн лет назад широко расселился по Африке, достигнув ее южной области, *A. africanus*. По сравнению с предыдущим видом он имеет более округлый череп, больший объем мозга (до 550 см<sup>3</sup>), более уплощенное лицо, все зубы, более близкие человеческим и расположенные в виде широкой дуги, как у человека, клыки малых размеров.



Рис. 15.9. а - Австралопитек афарский (*Australopithecus afarensis*), реконструкция; б - череп австралопитека афарского; в - парантроп (*Paranthropus boisei*) реконструкция; г - череп парантропа

Есть мнение, что этот вид питался в основном животной пищей, причем скорее всего трупами животных, убитых более крупными специализированными хищниками, такими как львы и леопарды. На многих костях крупных травоядных животных, найденных вместе с останками австралопитеков, обнаруживаются следы их преднамеренного раскалывания. Потребление пищи животного происхождения могло привести к прогрессивному развитию ряда морфологических и физиологических признаков этих существ, а умение извлекать головной и костный мозг путем раскалывания костей убитых животных при помощи камней могло лежать в основе формирования первых трудовых навыков. Большое число черепов животных, мозгом которых они питались, расколото однотипно и с левой стороны, что свидетельствует, с



одной стороны, о том, что австралопитеки были, в основном, правшами, а с другой - о том, что первые трудовые навыки могли передаваться социальным путем, то есть в процессе обучения.

2,5 млн лет назад существовал еще один вид австралопитеков - *A. garhi*. Этот вид в настоящее время многие антропологи считают пред-ковой формой человека умелого - *A. habilis*, хотя утверждать это с высокой вероятностью невозможно.

Интересно, что одновременно с разными видами австралопитеков сосуществовали несколько близких им видов так называемых парантропов (*Paranthropus* - *P. robustus*, *P. boisei*), представлявших собой своеобразную ветвь двуногих человекообразных форм, эволюционировавших в сторону усиления звериных черт. У всех представителей этой группы го-минид существовал костный гребень в области шва теменных костей черепа для прикрепления мощных жевательных мышц, коренные зубы их очень массивны, лицо сильно уплощено, а лоб при этом невелик. Объем головного мозга около 500 см<sup>3</sup>, сильно выражены надбровные дуги. Некоторые формы этой группы, видимо, умели изготавливать простейшие орудия труда. Мощный челюстной аппарат парантропов свидетельствует об использовании ими грубой растительной пищи (рис. 15.9, в, г).

В целом парантропы оказались тупиковой ветвью эволюции и вымерли около 1 млн лет назад. Появление и эволюция практически одновременно нескольких родов и видов гоминид свидетельствуют о том, что и в этой группе организмов на определенных этапах ее существования проявляется адаптивная радиация форм жизни, ведущая к биологическому прогрессу и способствующая эффективному отбору наиболее продвинутых видов.

В 1964 г. по находкам, сделанным в ущелье Олдувай в Танзании, был выделен вид *Homo habilis*, или человек умелый, имеющий абсолютный возраст 2-1,7 млн лет (рис. 15.10, а, б). Его отличительные черты - двуногость, в целом прогрессивное строение кисти, зубной системы, объем мозговой коробки от 540 до 700 см<sup>3</sup>, что примерно в полтора раза превышает объем мозга австралопитеков. На внутренней поверхности черепа обнаруживаются признаки прогрессивных нейроморфологических изменений, определяющиеся по отпечаткам головного мозга: выраженная асимметрия полушарий и развитие двух речевых центров как условие для возникновения членораздельной речи. Большой палец стопы не отведен в сторону. Это свидетельствует о том, что морфологические перестройки, связанные с прямохождением, у него полностью завершились. Вместе с останками *H. habilis* найдены орудия труда со следами целенаправленной обработки, свидетельствующие о ранних формах трудовой деятельности. Эти грубо обработанные, заостренные с одной стороны каменные рубила получили название орудий олдувайской культуры (рис. 15.10, в).

Перечисленные признаки, ведущим из которых является прогрессивное развитие мозга, характеризуют организм уже с иной морфо-функциональной организацией по сравнению с австралопитеками. Эти признаки считаются специфичными для рода *Homo*.

Близкие к *Homo habilis* виды человека существовали одновременно с ним, их останки обнаружены как в Восточной Африке - *H. rudolfensis*, так и в Западном Закавказье - *H. georgicus*. Археологический возраст обоих - 1,8 млн лет. Орудия труда этих представителей гоминид были очень похожи на орудия олдувайского типа. Особенно интересен второй вид своим местообитанием - это самая древняя находка гоминид за пределами Африки, свидетельствующая о том, что расселение людей из места их первоначального расселения произошло более чем на миллион лет раньше, чем считалось до этого открытия (рис. 15.11, а). Следующий, более прогрессивный вид ископаемого человека африканского происхождения - *Homo ergaster* (человек работающий). Возраст его - 1,9-1,6 млн лет. Объем его мозга около 900 см<sup>3</sup>, кости черепа тонкие, а зубы уменьшены в размерах (рис. 15.11, б). Но самое главное то, что он создавал орудия труда

нового типа - обоюдоострые рубила и стал использовать огонь. Кроме того, по сравнению с *H. habilis*, у *H. ergaster* увеличились размеры тела, что было связано, вероятно, с возрастанием доли животной пищи: применяя новые орудия труда, он мог охотиться эффективнее, а также более успешно конкурировать с животными, питающимися падалью.

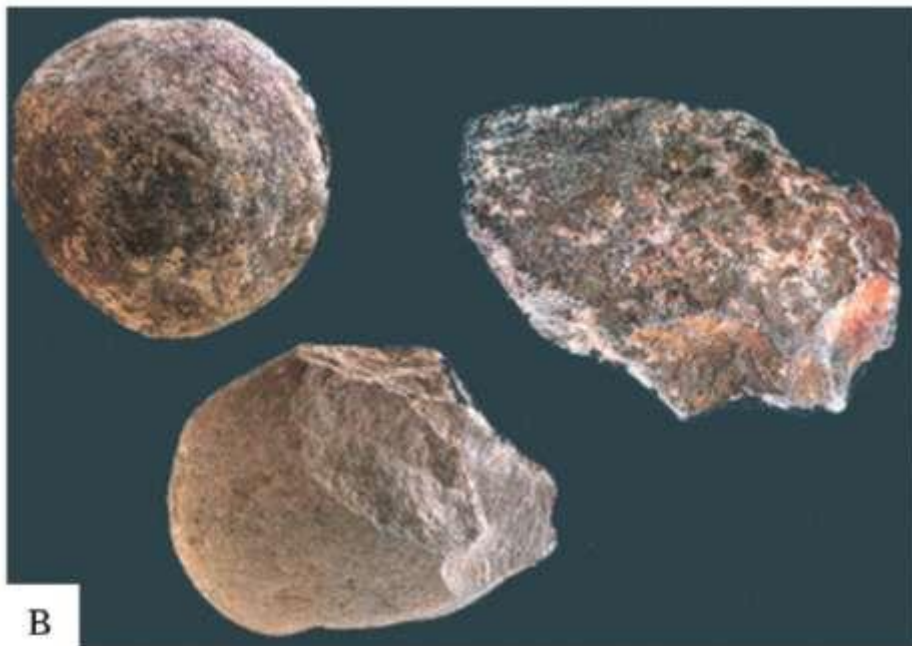


Рис. 15.10. а - человек умелый (*Homo habilis*) (реконструкция); б - череп человека умелого; в - орудия олдувайской культуры

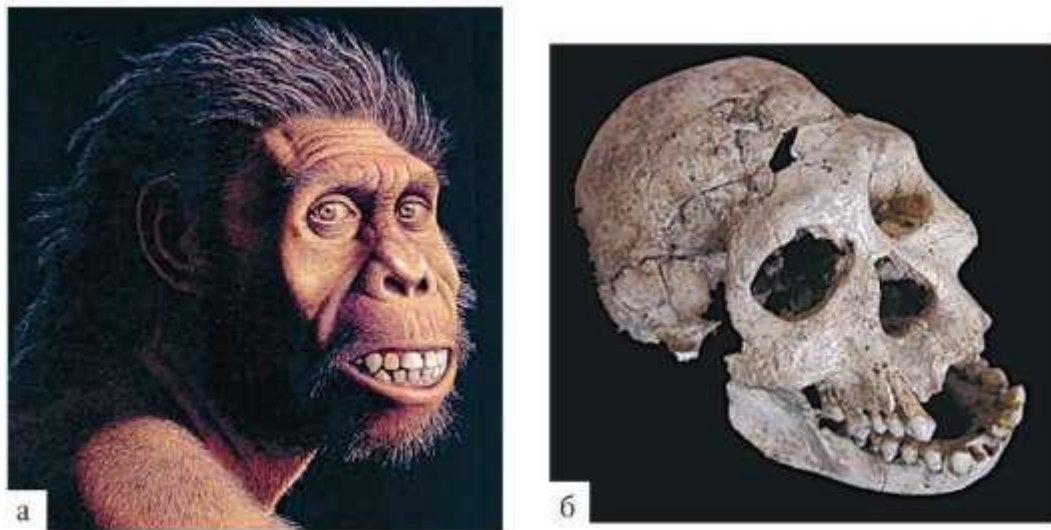


Рис. 15.11. а - *Homo georgicus* (реконструкция); б - череп *H. ergaster*

С этим видом ископаемого человека или с близкими к нему формами в настоящее время ряд исследователей связывают происхождение двух эволюционных ветвей, ведущих как к появлению нескольких форм вымерших представителей рода *Homo*, так и к возникновению современного человека.

*Homo erectus*, или человек прямоходящий (рис. 15.12), появился примерно 1,6 млн лет назад, существовал очень долгое время и вымер, как было обнаружено недавно, около 50 тыс. лет назад. Последние ископаемые останки этого человека найдены на острове Ява. Широкое использование огня, продвинутая по сравнению с более ранними формами человека материальная культура и ярко выраженная социальность позволили ему быстро и эффективно расселиться почти по всей территории Африки и южной Евразии и освоить обширный ареал, разнообразный в природно-климатическом отношении.

Действительно, орудия труда *H. erectus* более прогрессивны, чем у *H. habilis*, а масса мозга (от 800 до 1000 г) явно превышает минимальную массу (750 г), при которой возможно существование речи. Наличие при этом речевых центров, возникших впервые у человека умелого, предполагает и развитие второй сигнальной системы.

Выделяют три группы *H. erectus*, обитавших в Европе, Азии и Африке. Долгое время древнейшими архантропами считались азиатские представители из Индонезии и Восточного Китая - питекантроп и синантроп. Однако находки последних лет на территории Израиля (1982) и Кении (1984), датирующиеся соответственно 2,0 и 1,6 млн лет, сопровождающиеся элементами материальной культуры и признаками использования огня, показали, что арогенная эволюция гоминид происходила на африканском континенте и на Ближнем Востоке. Это позволило связать происхождение *H. erectus* с восточно-африканскими предковыми-ми формами.

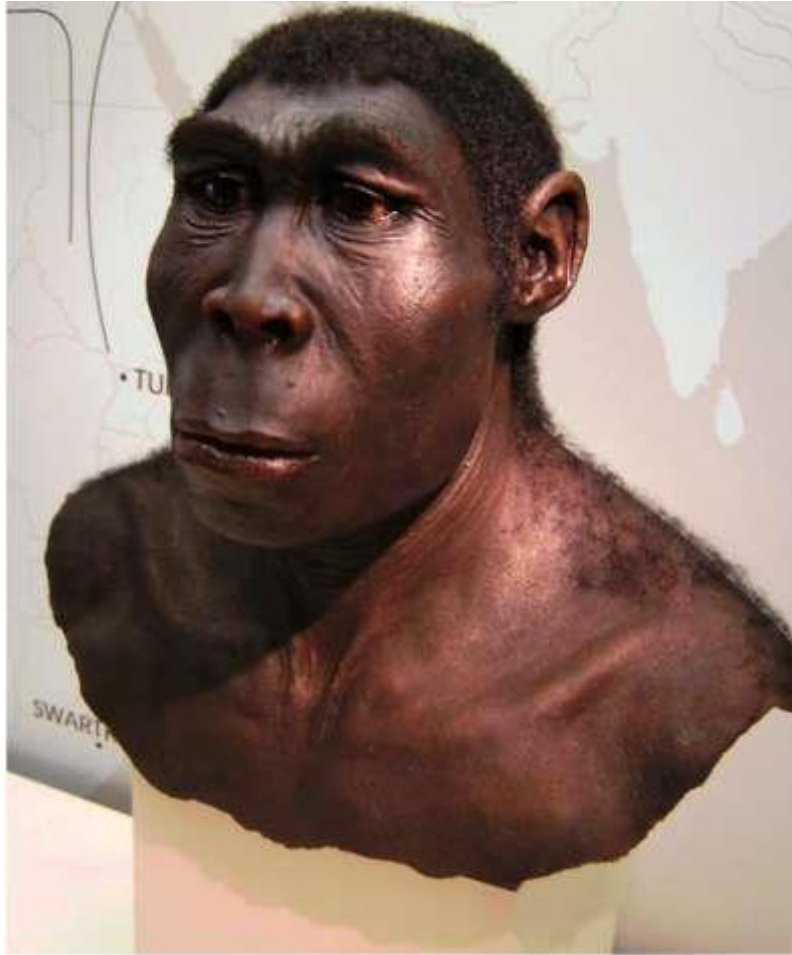


Рис. 15.12. *Homo erectus* (реконструкция)

Наличие многочисленных находок этого вида древностью 1,50,1 млн лет в отдаленных от Африки регионах - в Юго-Восточной и Восточной Азии, в Центральной Европе и даже на Британских островах - свидетельствуют об активных адаптациях их к разнообразным условиям существования. В связи с тем, что небольшое различие ископаемых останков *Я. erectus* не соответствует значительному разнообразию природно-климатических условий указанных территорий, можно заключить, что в формировании этих адаптации значительную роль играли наряду с факторами биологической эволюции также и социальные факторы (рис. 15.13).

В Индонезии на острове Флорес (малые Зондские острова) недавно были обнаружены костные останки ранее неизвестного карликового вида людей, живших еще 38-18 тыс. лет назад. Предполагается, что этот вид (*Homo floresiensis*) - боковая ветвь изолированных островных популяций *Я. erectus*. Обнаружение на этом же острове каменных орудий *Я. erectus* возрастом 850 тыс. лет свидетельствует о том, что он освоил этот остров достаточно давно. В условиях долгой островной изоляции потомки *Я. erectus*, вероятно, уменьшились в размерах и так видоизменились, что их пришлось описать как отдельный вид (рис. 15.14). Рост их был менее метра, а объем мозга - 380 см<sup>3</sup>, как у современных шимпанзе. Тело не было покрыто волосяным покровом, челюсти сильно выступали вперед. Они владели огнем, изготавливали совершенные каменные орудия и охотились на крупных животных. Вымирание их связывается с заселением острова более прогрессивными формами человека. Вероятно, заселение островов Зондского архипелага именно современным человеком привело к быстрому исчезновению последних популяций *Н. floresiensis*. Существование в прошлом такой экзотической формы человека свидетельствует о широких адаптивных возможностях рода *Homo* и

делает возможным находки других популяций и видов архаичного человека, сильно уклоняющихся от известных вымерших видов и современных популяций человека.

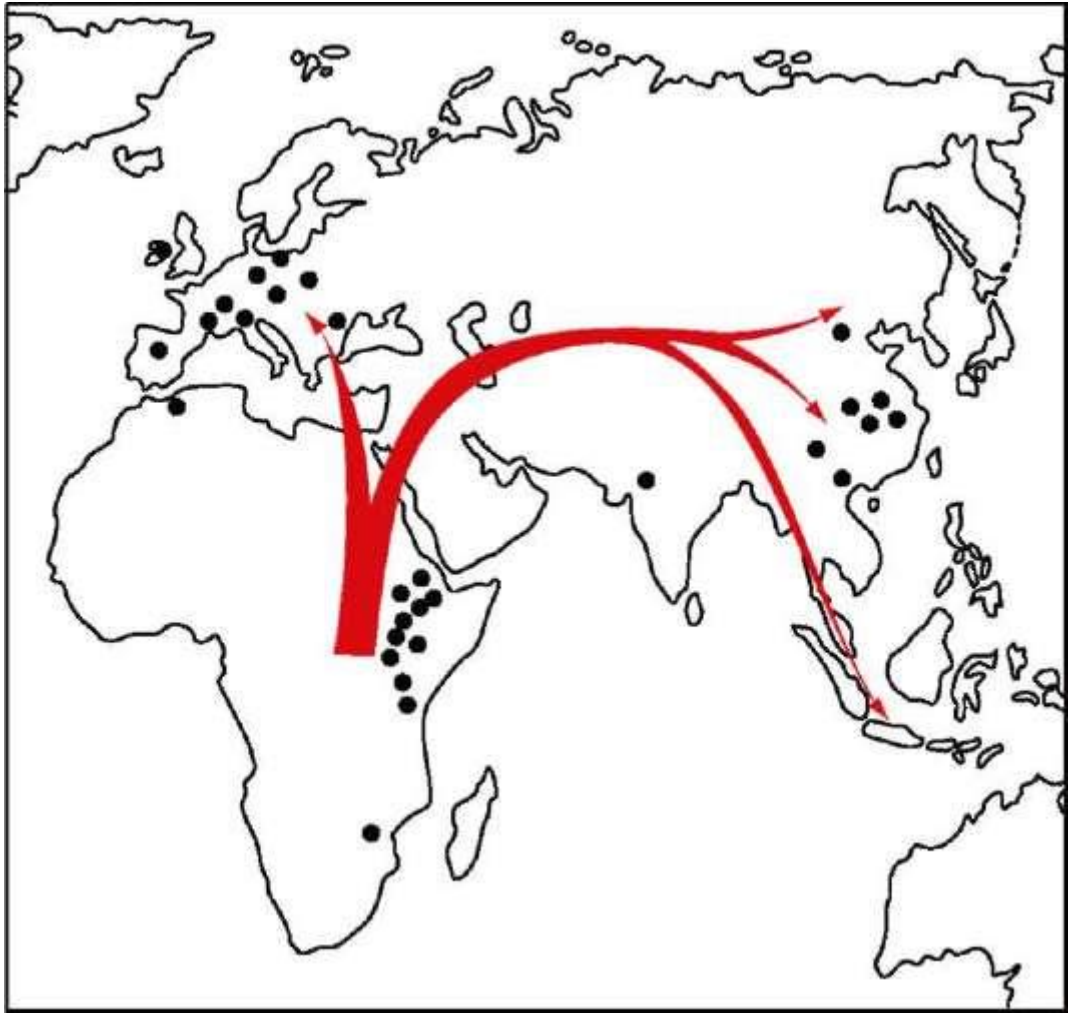


Рис. 15.13. Места обнаружения ископаемых останков человека прямоходящего и пути его миграции

Наиболее прогрессивные популяции *H. erectus* африканского происхождения мигрировали на север, в Европу и, по-видимому, эволюционировали в новый вид - *Homo antecessor*, что в переводе означает предок (рис. 15.15). Лицевая часть его черепа близка по строению к черепу современного человека. Представители этого вида охотились на крупных животных. Вероятно, среди этой группы людей был распространен и каннибализм. Объем их мозга составлял около  $1000 \text{ см}^3$ . Возраст этого вида - 780-800 тыс. лет. Многие антропологи считают, что этот вид мог быть общим предком как неандертальского, так и современного человека.

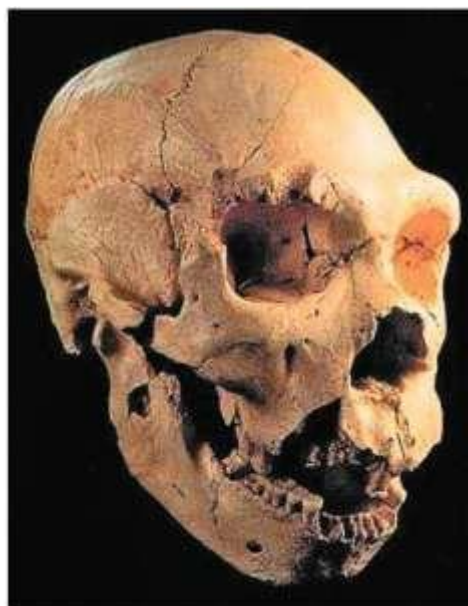


Рис. 15.14. *Homo floresiensis* Рис. 15.15. Череп *Homo antecessor*

Более совершенная форма человека описана по материалам, обнаруженным в Европе, в качестве вида *H. heidelbergensis*, жившего 800200 тыс. лет назад. Интересно, что этот вид изготавливал и использовал новый тип орудий - метательные копья с заостренным концом и с центром тяжести, расположенным так же, как у современных изделий этого же предназначения.

Считается, что гейдельбергский человек, связанный по происхождению с *Я. antecessor*, дал начало той ветви эволюции человека, которая ведет к возникновению неандертальцев. Неандертальцы (*Homo neanderthalensis*) широко расселялись по Европе и Западной Азии на протяжении длительного периода от 200 до 28 тыс. лет назад (рис. 15.16), но за пределы этой зоны не вышли. Археологические находки последних лет дают повод судить о недооценке интеллектуальных возможностей неандертальцев. На всех стоянках обнаружены следы костров и обгоревшие кости животных, что свидетельствует об использовании огня для приготовления пищи. Орудия труда их гораздо совершеннее, чем у более ранних форм и часто не отличаются от орудий труда, которые изготавливались ранними формами людей современного физического типа (рис. 15.17). Масса мозга неандертальцев около 1500 г, причем особое развитие получили отделы, связанные с логическим мышлением. Имеются данные о ритуальных захоронениях неандертальцев на территории Ближнего Востока. Костные останки неандертальца из Сен-Сезер (Франция) были найдены вместе с орудиями труда, свойственными верхнепалеолитическому человеку, что свидетельствует об отсутствии резкой интеллектуальной грани между неандертальцем и современным человеком. Размеры и форма ротовой полости, строение зубов, челюстей и положение подъязычной кости у неандертальцев почти ничем не отличаются от соответствующих органов артикуляции современного человека. Объем и соотношение долей мозга их также отличаются незначительно. Из этого следует, что неандертальцы были способны к развитию речи, но неизвестно, использовали ли они эту возможность.

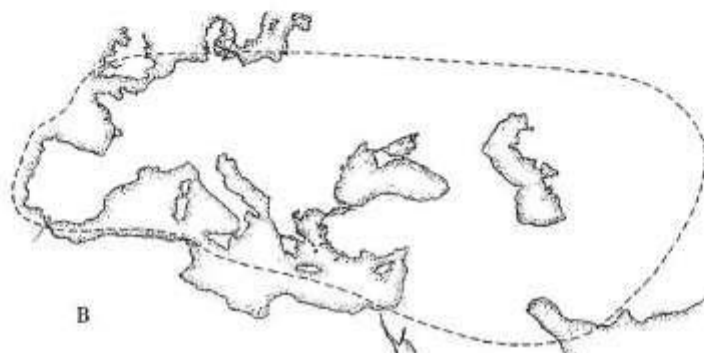


Рис. 15.16. а - гейдельбергский человек (реконструкция); б - неандерталец (реконструкция); в - приблизительный ареал расселения *Я. neanderthalensis*

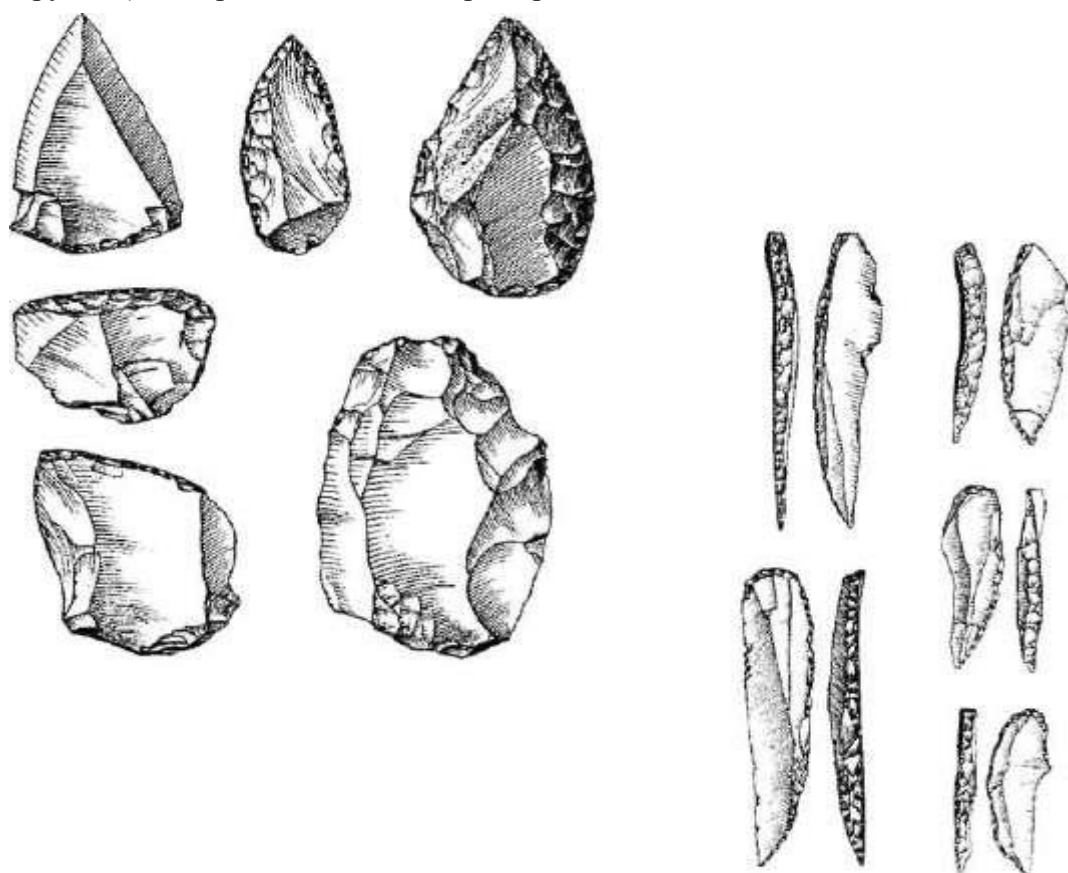


Рис. 15.17. Орудия труда, которые изготавливали как неандертальцы, так и ранние формы современных людей

Многочисленные находки неандертальцев и современного человека, *Homo sapiens*, на территории Европы, датирующиеся 37-25 тыс. лет, свидетельствуют о сосуществовании обоих видов в течение многих тысячелетий.

В тот же период представители *Homo sapiens* обитали уже не только в Европе и Африке, но и в отдаленных районах Азии (острове Тайвань, острове Окинава) и даже начали заселять Америку. Эти данные указывают на необычайно быстрый процесс расселения современного человека, что может быть доказательством «взрывного», скачкообразного характера антропогенеза в этот период как в биологическом, так и в социальном смысле. А *Homo neanderthalensis* в виде ископаемых остатков не обнаруживается позже рубежа в 28 тыс. лет.

С возникновением человека современного физического типа роль биологических факторов в его эволюции свелась к минимуму, уступив место социальной эволюции. Об этом отчетливо свидетельствует отсутствие существенных морфологических различий между ископаемым человеком, жившим 30-25 тыс. лет назад, и нашим современником.

Существует несколько версий, объясняющих вымирание неандертальцев. Одна из них исходит из того, что по сравнению с современным человеком тело неандертальцев более массивно, конечности существенно короче, а трубчатые кости значительно толще. Такая конституция требует больших затрат энергии при передвижении и поэтому менее выгодна по сравнению с более грацильными пропорциями тела человека современного физического типа. Однако именно такое телосложение является выгодной адаптацией к обитанию в условиях холодного климата Европы по сравнению с африканской прародиной человека. Поэтому эта версия кажется сомнительной.

Другая версия основана на экосистемных причинах: современный человек, мигрировав из Африки на европейскую территорию, давно освоенную неандертальцами, мог принести с собой африканские виды возбудителей и переносчиков инфекционных и паразитарных заболеваний, с которыми европейские популяции человека ранее никогда не встречались. Это могло приводить к вспышкам катастрофических эпидемий болезней среди неандертальцев, не имевших к ним иммунитета. Эта версия кажется достаточно правдоподобной, так как в истории человечества известны примеры подобного рода. Так, в эпоху Великих географических открытий контакты европейцев с племенами людей, обитавших на изолированных островах Океании и на территории Южной и Северной Америки, нередко приводили к массовой гибели местного населения. Так, на острове Тасмания уже в XIX в. не осталось ни одного местного жителя, несмотря на то, что европейские иммигранты не ставили перед собой задачи полного уничтожения тасманийцев: все аборигенные жители острова вымерли от занесенных европейцами инфекционных заболеваний, с которыми ни они сами, ни их предки ранее никогда не встречались.

Не исключено также, что на определенном этапе социального развития современного человека в Европе технология изготовления и качество производимых им орудий труда стали существенно прогрессивнее неандертальских. В результате их трудовая деятельность стала более эффективной, и неандертальцы постепенно уступили место более успешным представителям рода.

Какую-то роль в исчезновении неандертальцев могло сыграть и их физическое уничтожение современным человеком в процессе конкуренции за жизненные ресурсы, но достоверных палеонтологических данных об их столкновениях и массовой гибели пока не имеется.

Несмотря на весьма существенные различия неандертальцев и человека современного физического типа, оба вида даже на ранних этапах их эволюции, несомненно, характеризовались выраженной социальностью, степень развития которой со



временем нарастала. И не исключено, что если бы современный человек не возник в свое время, а неандертальцы продолжали бы эволюционировать как социальный вид, то современная цивилизация могла бы быть создана ими. Вполне возможно, что она выглядела бы несколько иначе.

Археологические, а также молекулярно-генетические данные, основанные на изучении нуклеотидных последовательностей мито-хондриальных ДНК и ДНК Y-хромосом современных людей разного географического и этнического происхождения привели к выводу о том, что древняя прародина человека современного физического типа - та же зона Северо-Восточной Африки, где и произошло возникновение первых представителей рода *Homo*. Время дивергенции эволюционных ветвей, ведущих к неандертальцам и современному человеку, по этим данным, соответствует примерно 500 млн лет. Различия их нуклеотид-ных последовательностей укладываются в рамки межвидовых, и поэтому гибридизация двух сосуществовавших во времени и пространстве форм человека едва ли могла быть успешной. Поэтому не подтверждается и мнение о том, что неандертальский человек мог быть ассимилирован современным за счет скрещивания.

Разнообразие митохондриальных ДНК современного человека очень мало и это может быть объяснено тем, что все существующее в настоящее время человечество имеет общее происхождение от небольшой предковой популяции размерами не более 10 тыс. особей, находящихся в более или менее близком родстве друг с другом по материнской линии (рис. 15.18). Наиболее архаичные формы *Homo sapiens* в соответствии с этими данными появились 160-130 тыс. лет тому назад. Основные пути миграции ранних форм *H. sapiens* и их расселение по Земле показаны на рис. 15.19.

На рис. 15.20 показано время существования известных гоминид и предположительные эволюционные связи между ними.

### 15.9. ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА

С момента возникновения *H. sapiens* социальное в человеке стало его сущностью и биологическая эволюция видоизменялась, проявляясь в возникновении широкого генетического полиморфизма (см. п. 12.3).



Рис. 15.18. Схема эволюции линий митохондриальной ДНК современного человека и неандертальцев

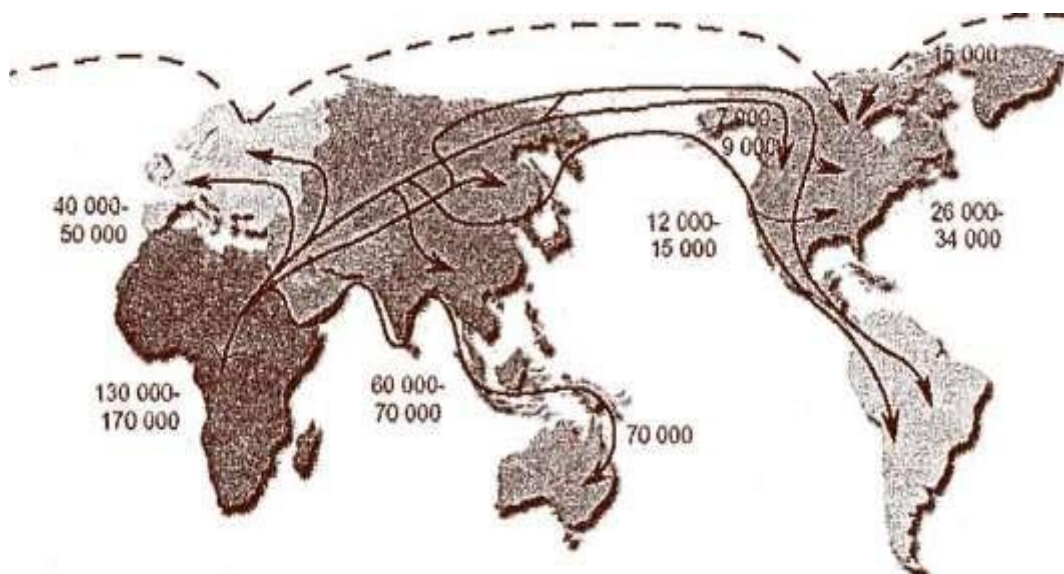


Рис. 15.19. Основные пути и время миграции человека современного физического типа по территории Земли. Цифрами указано время миграции в тысячах лет тому назад, установленное по генетическим и археологическим данным

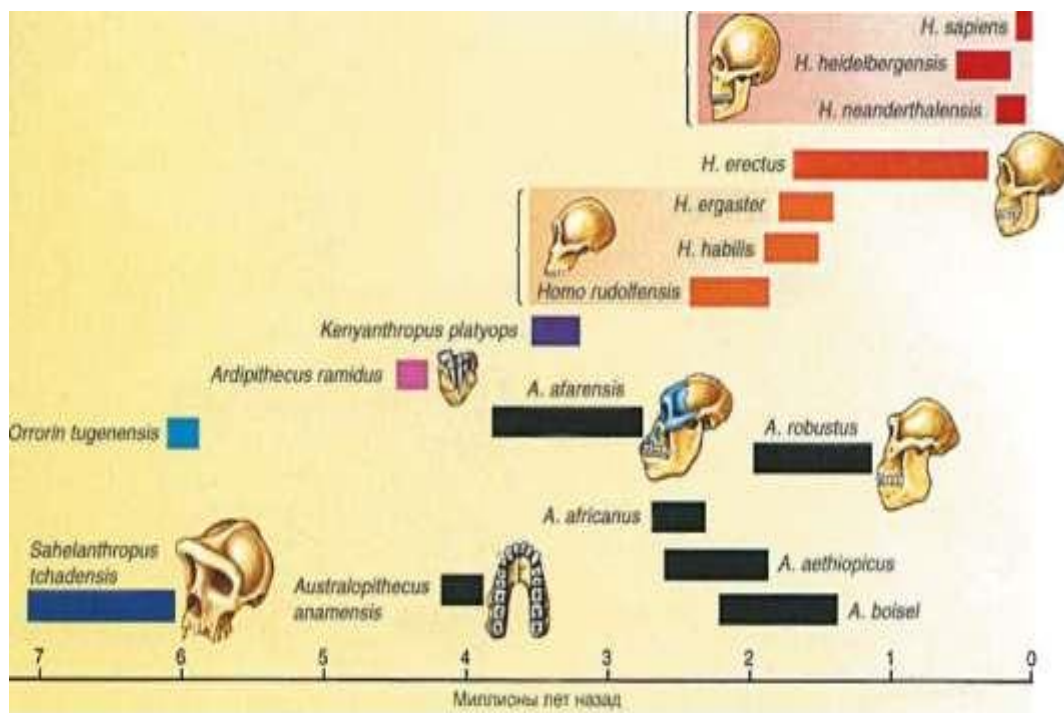


Рис. 15.20. Время существования ископаемых гоминид и их предполагаемые генетические связи с современным человеком

Генетическое разнообразие на уровне генов и в меньшей степени хромосом обеспечивает разнообразие генотипов особей. Разнообразные генотипы по-разному проявляются в меняющихся условиях среды, давая огромное фенотипическое многообразие людей.

В основе морфофизиологического полиморфизма человечества лежат полиморфизм наследственного материала на уровне генома и модификационная изменчивость. Эти факторы обеспечивают не только индивидуальное морфофизиологическое многообразие, но и внутривидовую групповую дифференциацию человечества на расы и адаптивные экологические типы.

### 15.9.1. РАСЫ И РАСОГЕНЕЗ

На протяжении длительного времени в антропологии господствовали представления о значимости расовой дифференцировки человечества и о большой роли естественного отбора в формировании основных расовых признаков. Применение методов молекулярной антропологии в значительной степени изменило представление о расах и расогенезе.

Человеческие расы - это большие популяции людей, характеризующиеся устойчивыми комплексами морфофизиологических признаков преимущественно адаптивной природы.

Морфологические и в меньшей степени физиологические признаки дают возможность выделить внутри человечества три основные большие расы: европеидную, австрало-негроидную и монголоидную.

Европеиды имеют светлую или смуглую кожу, прямые или волнистые волосы, узкий выступающий нос, тонкие губы и развитый волосяной покров на лице и теле. У монголоидов кожа также может быть как светлой, так и темной, волосы обычно прямые, жесткие, темно пигментированные, косой разрез глаз и эпикант («третье веко»). Негроиды характеризуются темной кожей, курчавыми или волнистыми волосами, толстыми губами и широким, слегка выступающим носом. Имеются отличия рас и по некоторым физиологическим и биохимическим показателям: интенсивность потоотделения с единицы площади кожи у негроидов выше, чем у европеидов, средние показатели уровня холестерина в плазме крови наиболее велики у европеидов.

В рамках каждой большой расы выделяются отдельные антропологические типы с устойчивыми комплексами признаков, называемые малыми расами. Существует три основных подхода к классификации рас: без учета их происхождения, с учетом происхождения и родства и на основе популяционной концепции. В соответствии с первым подходом три большие расы включают в себя 22 малые, причем между большими расами располагаются по две переходные малые. Схема расовой классификации изображается при этом в виде круга (рис. 15.21). Несмотря на то что при такой классификации не учитывается происхождение рас, само существование малых переходных рас, сочетающих в себе одновременно признаки двух больших рас (эфиопская, южносибирская, уральская и т.д.), свидетельствует, с одной стороны, о динамизме расовых комплексов признаков, а с другой - об условности членения человечества даже на большие расы.

Гибридизация ДНК между большими выборками представителей малых рас в рамках одной большой показала высокую степень гомологии нуклеотидных последовательностей. Гибридизация ДНК представителей пар разных больших рас выявляет их относительную отдаленность друг от друга. Изучение гомологии нуклеотидных последовательностей западных европеидов и представителей малой уральской расы и центрально-азиатских монголоидов с той же самой уральской расой дает среднее значение. Эти данные свидетельствуют о том, что переходные малые расы совмещают в себе не только морфологические признаки в соответствии с их промежуточным положением, но оказываются промежуточными и в отношении генетическом. Из этого следует, что они либо гибридогенны, либо сохранили в своей организации более древние черты, характерные для этапа существования человечества, предшествующего формированию больших рас.

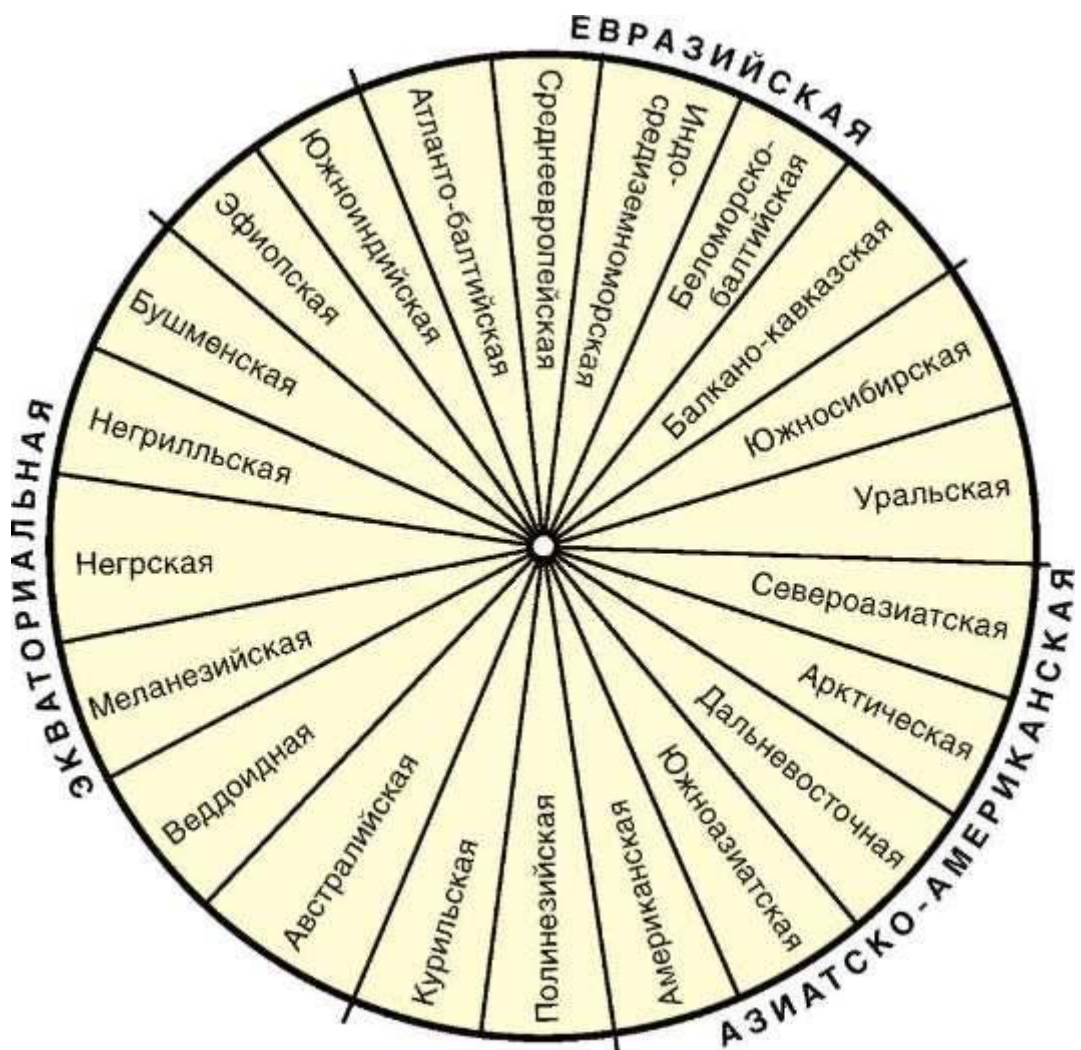


Рис. 15.21. Расовая классификация человечества без учета происхождения рас

Классификация с учетом происхождения рас изображается в виде эволюционного дерева с коротким общим стволом и расходящимися от него ветвями (рис. 15.22). В основе таких классификаций лежит обнаружение черт архаизма и эволюционной продвинутости отдельных рас, в соответствии с чем разные большие и малые расы занимают разное положение на ветвях такого дерева. Выявление архаичных и прогрессивных черт среди морфологических признаков носит субъективный характер, благодаря чему схемы расовых классификаций такого рода очень многообразны. Но самый большой недостаток подхода к классификации рас такого рода попытка расположить расы на разных уровнях эволюционного дерева, т.е. признание их биологической неравноценности. На рис. 15.23 изображена другая схема расовой классификации, учитывающая возможность генетического смешения ветвей различных расовых типов в прошлом. Она чрезвычайно сложна и построена на основе антропометрических и других внешних признаков без учета генетических характеристик. Разветвления, перекрещивания и слияния различных ветвей в схеме не везде подтверждаются данными истории и археологии.



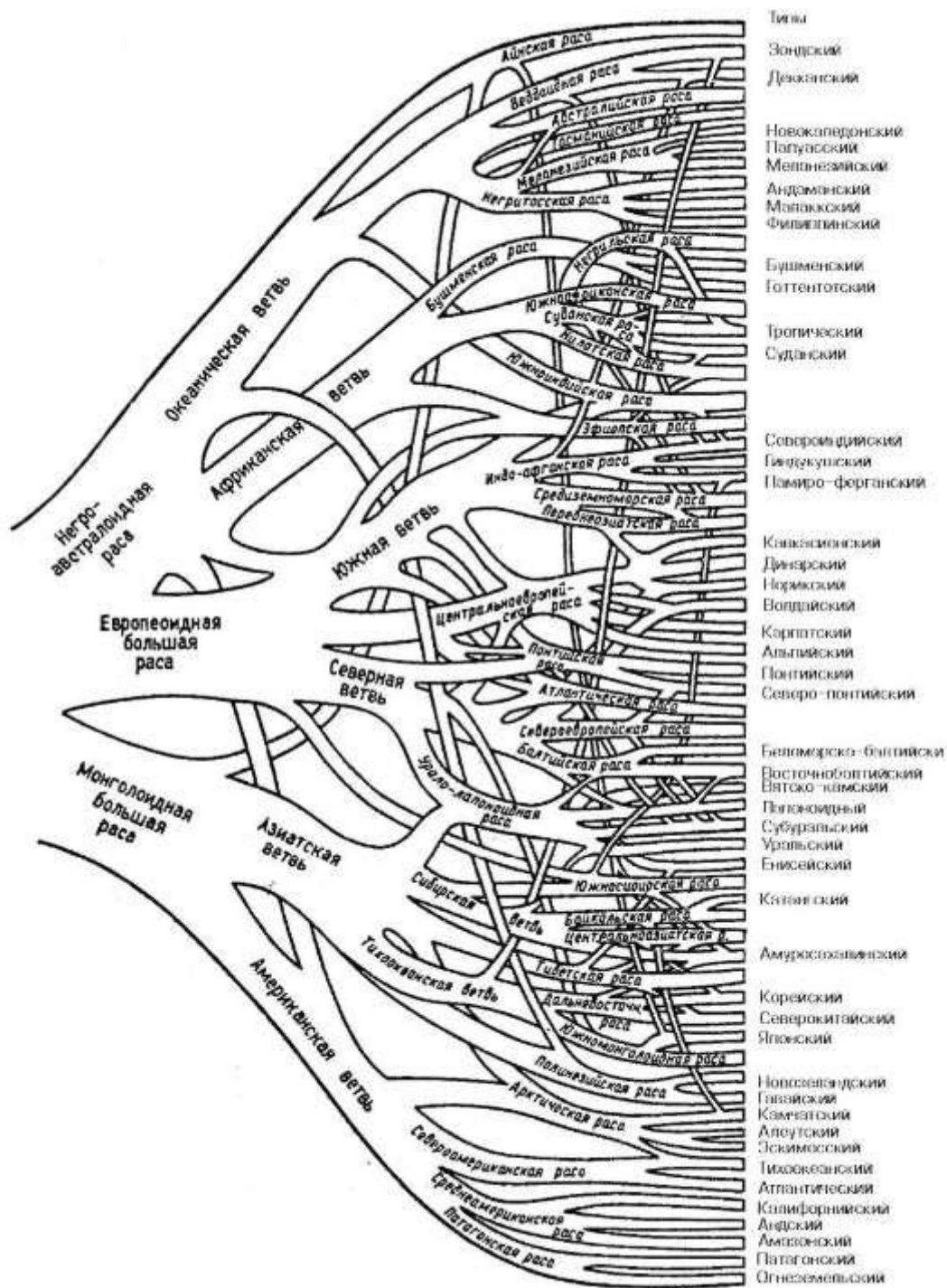


Рис. 15.23. Расовая классификация человечества. Переплетение и слияние ветвей отражают процессы смешения в различные исторические периоды

Это заключение хорошо согласуется с популяционной концепцией рас. Суть ее заключается в следующем. Если принять, что большие расы человека представляют собой огромные популяции, то малые расы - субпопуляции больших, локальные естественные общности людей внутри которых - конкретные этнические образования (нации, народности) - являются меньшими популяциями. Если предположить при этом, намеренно упрощая ситуацию, что этносы не разделяются на элементарные популяции, и считать их просто состоящими из конкретных особей, то получится сложная структура, включающая в себя четыре уровня иерархии: большие расы, малые расы, этносы, индивидуумы (рис. 15.24).

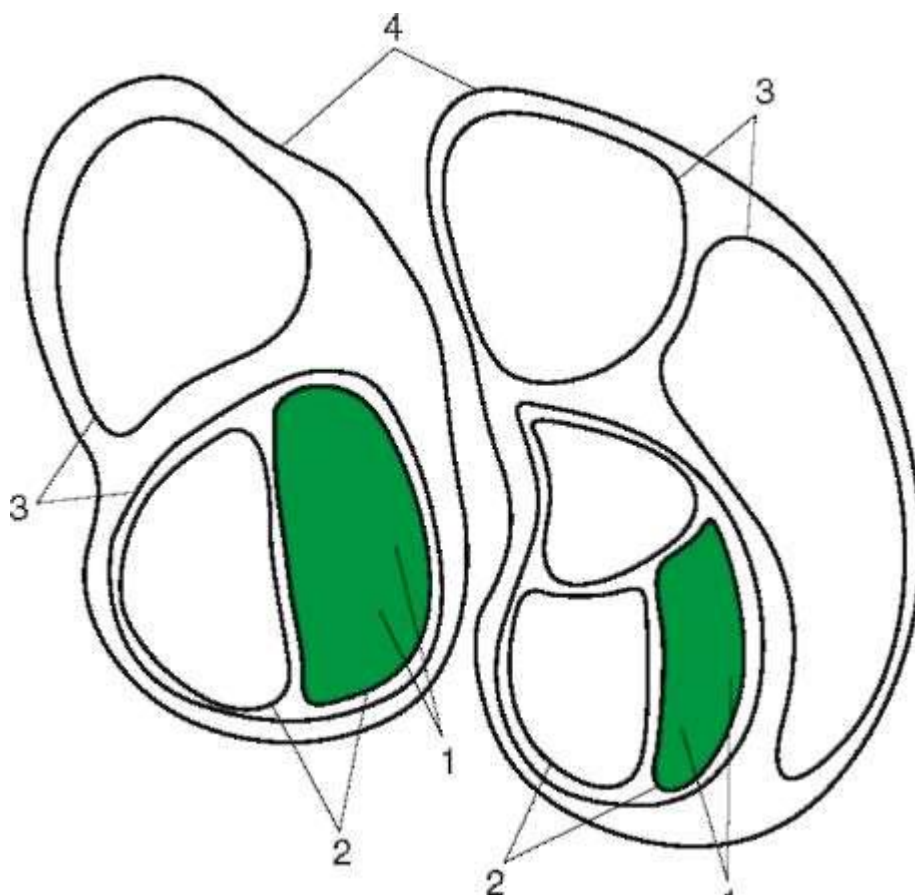


Рис. 15.24. Расы как выражение генетического полиморфизма человечества: 1 - отдельные индивидуумы; 2 - этносы; 3 - малые расы; 4 - большие расы

На основании исследований распределения различных групп крови и белков в популяциях человека произведено сравнение доли каждого из четырех уровней меж- и внутрипопуляционных различий в общем объеме генетического полиморфизма человека по этим признакам (табл. 15.1):

Таким образом, от тотального генетического полиморфизма человечества расовые признаки составляют только 8%, в то время как основная доля генетического разнообразия определяется многообразием отдельных индивидуумов. Иными словами, немец может быть генетически гораздо ближе к полинезийцу, чем к другому немцу, живущему в соседней квартире. Изучение геногеографии популяций человека показало, что географическое распределение частот аллелей генов групп крови системы *ABO*, *MN*, *Lutheran*, *Duffy*, *Diego* и др., а также различных форм ферментов и иммуноглобулинов не соответствует ареалам расселения ни одной из рас. Так, по группам крови *ABO* и *MN* жители Европы оказываются ближе к африканцам, в то время как по системе иммуноглобулинов они ближе к монголоидам Азии. Сходные результаты получены и в отношении распределения в популяциях вариантов митохондриальной ДНК.

Таблица 15.1. Доля генетического разнообразия в зависимости от уровня популяционных различий

Уровни различий	Доля генетического разнообразия, %
Индивидуумы	84
Этносы	5
Малые расы	3
Большие расы	8
Итого	100

Эти данные свидетельствуют о том, что биохимический полиморфизм человека эволюционно возник раньше и развивался дольше по сравнению с возникновением комплексов расовых признаков. Из этого следует, что расы не представляют собой особых изолированных групп людей, характеризующихся наборами специфических генов. Расовые же характеристики - не более чем отдельные проявления общего генетического полиморфизма, выражающегося в первую очередь в сложных морфологических признаках. Некоторые из них адаптивны, другие сформировались на основе коррелятивной изменчивости, но все они касаются лишь ряда второстепенных особенностей (цвета кожи, волос, глаз и т.д.) и не затрагивают таких общечеловеческих признаков, как морфология головного мозга, а также строение и функции руки как органа труда.

На основании определения числа аллелей, свойственных той или иной группе организмов, возможно определение генетического расстояния между ними. Эта величина для больших рас человека составляет 0,03. Она гораздо ниже цифр, характерных для истинных подвидов (0,17-0,22), и еще незначительнее по сравнению с межвидовым расстоянием (0,5-0,6 и более). В животном мире генетическое расстояние, равное 0,03, соответствует обычно генетическим отличиям местных популяций друг от друга. Все эти данные свидетельствуют о том, что понятие расы условно, второстепенно и не позволяет подводить под иерархическую классификацию рас глубокую биологическую, а значит, и социальную базу.

#### 15.9.2. АДАПТИВНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЧЕЛОВЕКА

Человечество, заселившее уже около 15 тыс. лет назад все более или менее благоприятные для жизни природно-географические зоны, встретилось с необходимостью адаптироваться к самым разнообразным условиям существования. Адаптации человека к среде, как уже указывалось, проявляются в основном на социальном уровне, однако человечество на ранних этапах эволюции подвергалось непосредственному действию биотических и абиотических экологических факторов в значительно большей степени по сравнению с современной эрой научно-технического прогресса. Комплексы таких факторов имели разнонаправленное действие на человеческие популяции. В результате в разных климато-географических зонах сформировались разнообразные адаптивные типы людей.

Адаптивный тип представляет собой норму биологической реакции на комплекс условий окружающей среды и проявляется в развитии морфофункциональных, биохимических и иммунологических признаков, обеспечивающих оптимальную приспособленность к данным условиям обитания.

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 или холодным климатом. Именно их сочетание служит основанием к выделению адаптивных типов: арктического, тропического, зоны умеренного климата, высокогорного, пустынь и др.

Разберем особенности условий жизни человеческих популяций в различных климато-географических зонах и адаптивные типы людей, сформировавшиеся в них.

Условия обитания в Арктике характеризуются постоянно низкими температурами воздуха, скудной растительностью, богатством животного мира и сезонной периодичностью поступления продуктов питания: растительная пища доступна только в



короткие летние месяцы, а животная - в периоды нереста рыбы, гнездования птиц, размножения оленей и морского зверя. Продукты питания богаты витаминами, белками, жирами и микроэлементами, но бедны углеводами растительного происхождения. Воздух и почва в Заполярье содержат очень мало микроорганизмов, низкие температуры препятствуют сохранению цист патогенных простейших, яиц и личинок гельминтов.

Из перечисленных факторов наибольшее влияние на формирование комплекса признаков арктического адаптивного типа 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. Практически стерильные условия окружающей среды определяют относительно низкий уровень иммунитета.

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 большим количеством тепла и влаги и 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 саваннах животный мир разнообразен и включает крупных стадных животных, издавна используемых человеком как объект охоты. Почва, воздух и вода содержат большое количество микроорганизмов, яиц гельминтов и цист патогенных простейших. Богатство и разнообразие животного мира обеспечивает существование огромного множества промежуточных и окончательных хозяев гельминтов и переносчиков возбудителей трансмиссивных заболеваний. К преобладающим экологическим факторам, под влиянием которых формировался комплекс признаков тропического адаптивного типа, относят жаркий влажный климат и рацион с относительно низким содержанием животного белка.

В тропической области наблюдается исключительно широкая вариабельность групп населения в расовом, этническом и экономическом отношениях. Это проявляется в поразительном размахе изменчивости, например по соматическим признакам. Тем не менее преобладающие экологические факторы, особенно климатический, способствовали образованию определенного комплекса морфофизиологических признаков обитателей тропиков и субтропиков. К характерным признакам тропического типа относят удлиненную форму тела, сниженную мышечную массу, относительное уменьшение массы тела при увеличении длины конечностей, уменьшение окружности грудной клетки, более интенсивное потоотделение за счет повышенного количества потовых желез на 1 см<sup>2</sup> кожи, низкие показатели основного обмена и синтеза жиров, сниженную концентрацию холестерина в крови (рис. 15.25).

Антропологическое изучение современных обитателей зоны умеренного климата под углом зрения формирования биологических механизмов адаптации к природным

условиям затруднено, так как значительная часть людей проживает в промышленно развитых странах с большой долей городского населения. Результаты наблюдения позволяют, однако, судить 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.

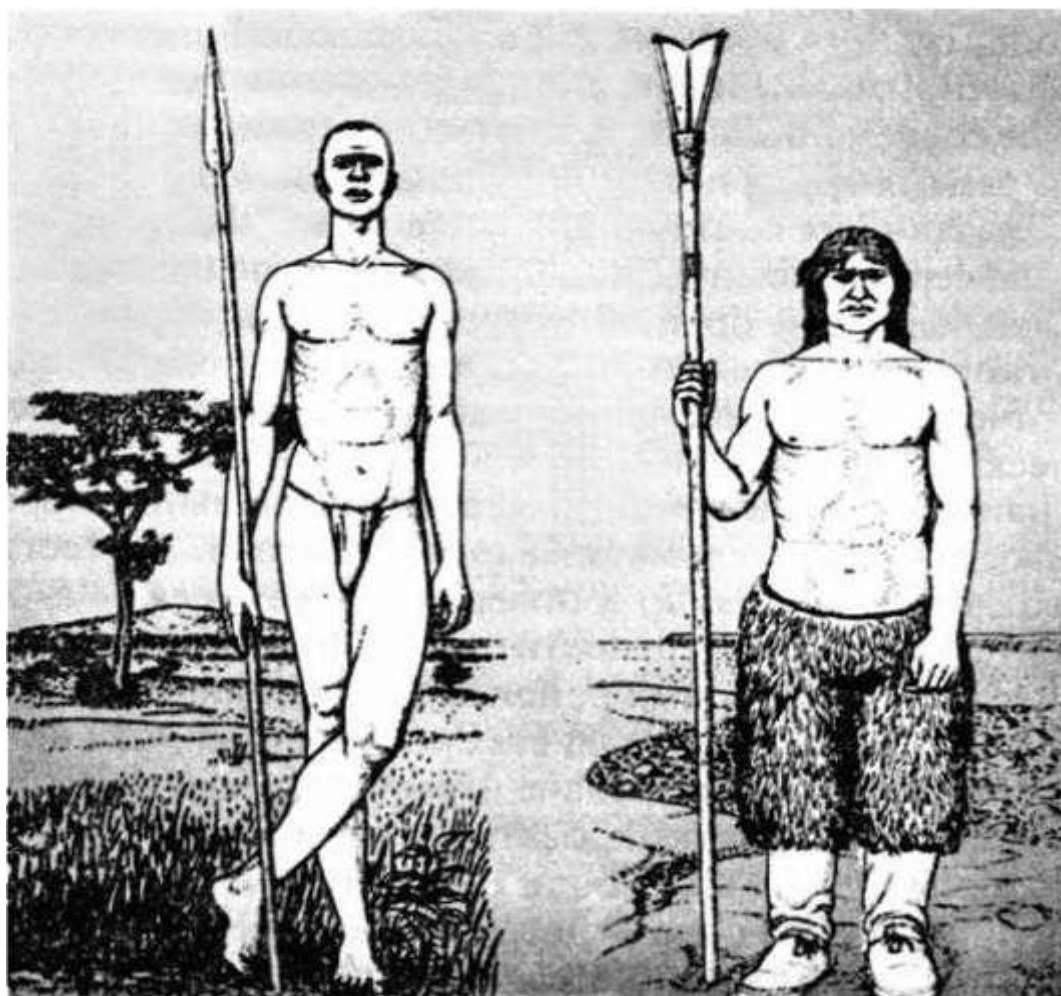


Рис. 15.25. Адаптивные типы человека и большие расы.

Условия высокогорья для человека во многих отношениях экстремальны. Их характеризуют низкое атмосферное давление, сниженное парциальное давление кислорода, холод, относительное однообразие пищи. Основным экологическим фактором формирования горного адаптивного типа стала, по-видимому, гипоксия. У жителей высокогорья независимо от климатической зоны, расовой и этнической принадлежности наблюдаются повышенный уровень основного обмена, относительное удлинение длинных трубчатых костей скелета, расширение грудной клетки, повышение кислородной емкости крови за счет увеличения числа эритроцитов, содержания гемоглобина и относительной легкости его перехода в оксигемоглобин.

### 15.9.3. ПРОИСХОЖДЕНИЕ АДАПТИВНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ

Человечество возникло в тропической зоне Африки, и поэтому следует полагать, что наиболее древним и исходным для остальных экологических типов человека является тропический тип. Об этом свидетельствует и наибольший полиморфизм морфофункциональных признаков человека в рамках этого типа на территории Центральной и Северо-Восточной Африки. В связи с этим уместно обратиться к учению Н.И. Вавилова о центрах происхождения и многообразия культурных растений, в соответствии с которым именно в зонах первоначального вовлечения биологических видов в социальную среду наблюдается наиболее выраженный наследственный полиморфизм местных популяций по большому числу признаков.

Об этом свидетельствует и то, что именно в тропической Африке в непосредственной близости друг от друга, т.е. под действием сходных экологических факторов, обитают наиболее низкорослые и наиболее высокорослые племена, например пигмеи, готтентоты и бушмены, с одной стороны, и масаи - с другой. Пределы изменчивости африканских популяций, например, по росту и массе тела таковы, что в них укладываются все известные на Земле человеческие популяции. Основные же черты тропического типа в Африке, отмеченные выше, остаются неизменными. Они же характеризуют монголоидные популяции Индокитая, Малайского архипелага и некоторые группы индейских племен зоны влажных тропических лесов Центральной и Южной Америки.

Это указывает на то, что тропический адаптивный тип развивается в результате асинхронного параллелизма в эволюции человека, причем вначале на африканском континенте, а потом и в других областях (см. п. 3.13). Отсюда следует и еще один вывод: адаптивный тип формируется на фоне расогенеза и вне зависимости от него. В процессе адаптогенеза в популяциях человека можно проследить и проявление закона гомологических рядов (см. п. 13.3.5). Это выражается, например, в том, что в бассейне Меконга в Индокитае и на острове Суматра имеются пигмеоидные популяции, по антропометрическим признакам соответствующие африканским пигмеям.

Экологический тип умеренного пояса сформировался на базе исходного генетического и фенотипического полиморфизма тропического типа при расселении популяций человека в умеренных зонах Евразии и позже - Северной Америки. Он оформился в рамках двух больших рас: европеоидной и монголоидной.

При заселении человеком арктической зоны в Евразии и Северной Америке произошло формирование арктического типа. Независимо от него среди индейцев Южной Патагонии и Огненной Земли в приантарктической зоне Южной Америки возникли популяции индейцев, по основному комплексу признаков соответствующие арктическому типу. Это еще один убедительный пример параллелизма эволюции человеческих популяций и реализации закона гомологических рядов, а также доказательство вторичности адаптивных типов по отношению к большим расам человечества.

Формирование горного адаптивного типа иллюстрирует общие закономерности адаптогенеза, отмеченные выше. Этот тип также развился независимо от расовой и этнической принадлежности популяций - среди европеоидов Альп, Кавказа, Памира и Гималаев, а также в монголоидных популяциях Тибета, Тянь-Шаня и Анд. В связи с тем, что высокогорья заселялись человеком в последнюю очередь, горный экологический тип является по происхождению самым молодым. Интересно, что, несмотря на особенно выраженную расовую и этническую разнородность этого типа, комплекс основных признаков его монолитен. Однако в отличие от других типов, вероятно, именно горный проявляется в основном только на фенотипическом уровне и не имеет наследственной

природы. Об этом свидетельствует то, что число эритроцитов в крови и объем грудной клетки людей, переселяющихся в условия высокогорья и обратно, могут меняться на протяжении жизни одного поколения.

Следовательно, адаптивные типы человека не только отражают его прошлое, но формируются и в настоящем, а разные типы имеют и разную по длительности историю.

В настоящее время пока еще на фенотипическом уровне идет формирование адаптивного типа человека городской среды, который характеризуется широкой лабильностью психических реакций, обеспечивающих способность относительно легко переживать состояния практически постоянного стресса, вызванного высокой плотностью населения и рядом других морфофизиологических особенностей, оптимальных для жизни в специфических условиях города (см. п. 17.3.2).

Формирование экологических типов человека в значительной степени обеспечило всемирное расселение людей. Меняющаяся среда обитания под действием антропогенных факторов ставит перед популяциями человека новые задачи, решаемые и сегодня за счет не только социальных, но и биологических адаптации. Схему эволюционных взаимоотношений больших рас и адаптивных типов человека см. на рис. 15.26.



**Рис. 15.26.** Адаптивные типы человека и большие расы

Вопросы для самоконтроля

1. По каким признакам человек относится к отряду Приматы?
2. Какие методы применяются для изучения происхождения и дальнейшей эволюции человека?
3. Каковы основные механизмы антропогенеза?
4. Какой континент является древней родиной человечества?
5. Какие методы используются для изучения происхождения и эволюции человека?
6. Охарактеризуйте основные этапы антропогенеза.
7. Является ли неандертальский человек непосредственным предком человека разумного? Ответ обоснуйте.
8. Внутривидовая дифференцировка человечества: расы и антропологические типы.
9. Концепции расовой классификации человечества.
10. Адаптивные типы человека и их происхождение.

## Раздел VI. БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ.

### Глава 16. ВОПРОСЫ ОБЩЕЙ 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 биogeоценозов, представляющих собой комплексы взаимодействующих живых и неживых компонентов в определенных участках биосферы, изучает специальная биологическая наука - экология.

Экологические закономерности проявляются на уровне особи, популяции особей, биоценоза, биogeоценоза. Биоценозом (сообществом организмов) называют пространственно ограниченную ассоциацию 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 (аутэкология), рождаемость, смертность, миграции, внутривидовые отношения (динамика популяций), межвидовые отношения, потоки энергии и круговороты веществ (синэкология).

К основным методам экологии относят полевые наблюдения, эксперименты в природных условиях, моделирование процессов и ситуаций, встречающихся в популяциях и биоценозах.

Среда - это 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, называют экологическим фактором. В соответствии с распространенной и удобной классификацией экологические факторы делят на биотические и абиотические, хотя это деление до некоторой степени условно. Абиотический фактор - температура - может, например, регулироваться изменением состояния популяции организмов. Так, при температуре воздуха ниже 13 °С интенсифицируется двигательная активность пчел, что повышает температуру в улье до 25-30 °С. Учитывая социальную сущность человека, проявляющуюся в его активном отношении к природе, целесообразно выделить также антропогенные экологические факторы. По мере роста народонаселения и технической вооруженности человечества удельный вес антропогенных экологических факторов неуклонно возрастает.

Согласно другой классификации, различают первичные и вторичные периодические экологические факторы. С действием первичных факторов жизнь столкнулась на ранних стадиях эволюции. К ним относят температуру, изменение положения Земли по отношению к Солнцу. Благодаря им в эволюции возникла суточная, сезонная, годовая периодичность многих биологических процессов. Вторичные периодические факторы - производные первичных. 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 хищника, настигающего жертву, и охотника, поражающего 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 жизненно важны. Такие факторы называют лимитирующими, их отсутствие или наличие в концентрации ниже и выше критических уровней делает невозможным освоение среды организмами определенного вида. 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. 16.1.

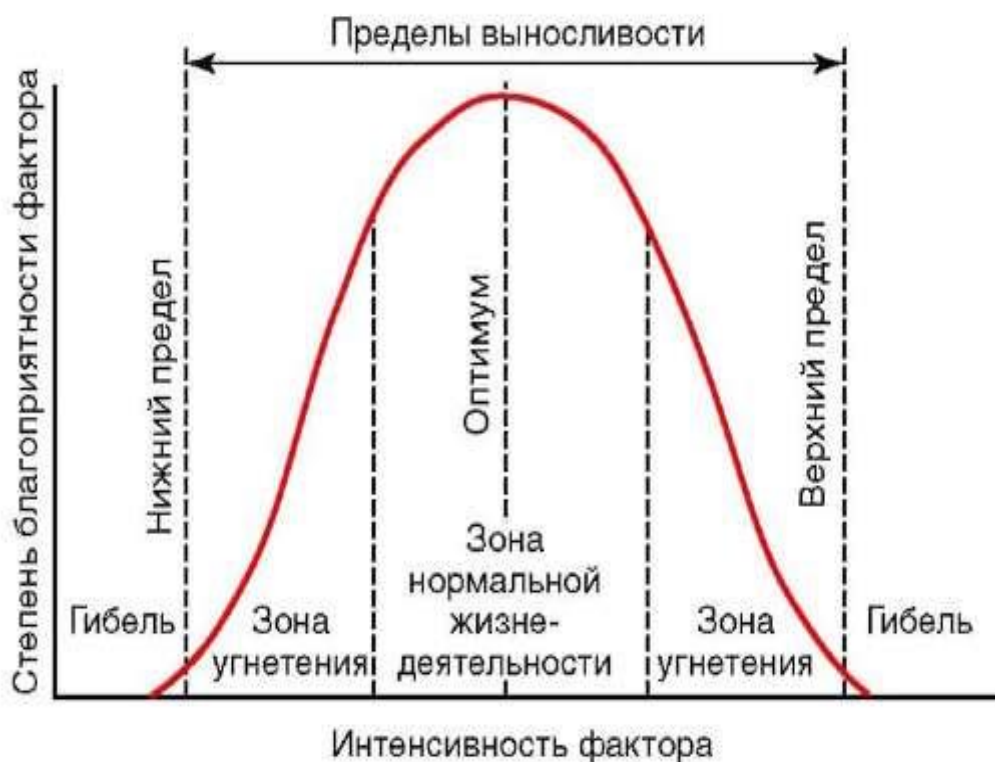


Рис. 16.1. Интенсивность действия экологического фактора и выживаемость вида

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 экологической валентностью называют стенотопными, с большой — эвритопными. Эвритопные 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.

## 16.1. БИОГЕОЦЕНОЗ - ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ЕДИНИЦА БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО УРОВНЯ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ

Всю полноту взаимодействий и взаимозависимости живых существ и элементов неживой природы в области распространения жизни отражает концепция биогеоценоза.

Биогеоценоз - динамическое и устойчивое сообщество растений, животных и микроорганизмов, находящееся в постоянном взаимодействии и непосредственном контакте с компонентами атмосферы, гидросферы и литосферы. Биогеоценоз состоит из биотической (биоценоз) и абиотической (экотоп) частей, которые связаны непрерывным обменом веществом, и представляет собой энергетически и вещественно открытую систему (рис. 16.2). В него поступают энергия Солнца, минеральные вещества почвы, газы атмосферы, вода. Из него выделяются тепло, кислород, углекислый газ, биогенные вещества, переносимые водой, перегной.

Основы межвидовых связей в биогеоценозах могут быть разными. Непищевые взаимоотношения часто зависят от образа жизни организмов. Так, бобры используют стволы деревьев разных видов в первую очередь как строительный материал при возведении плотин на реках и поэтому обитают только в лесной зоне. Дятлы используют дупла старых деревьев для гнездования и поэтому не встречаются в степях и пустынях. Тенелюбивые и влаголюбивые мхи, папоротники и травянистые цветковые растения растут только под пологом лесов и парков, создающих затененность и высокую влажность почвы и воздуха. Москиты, обитающие в степных и пустынных ландшафтах, наиболее жаркие часы суток проводят в норах грызунов.

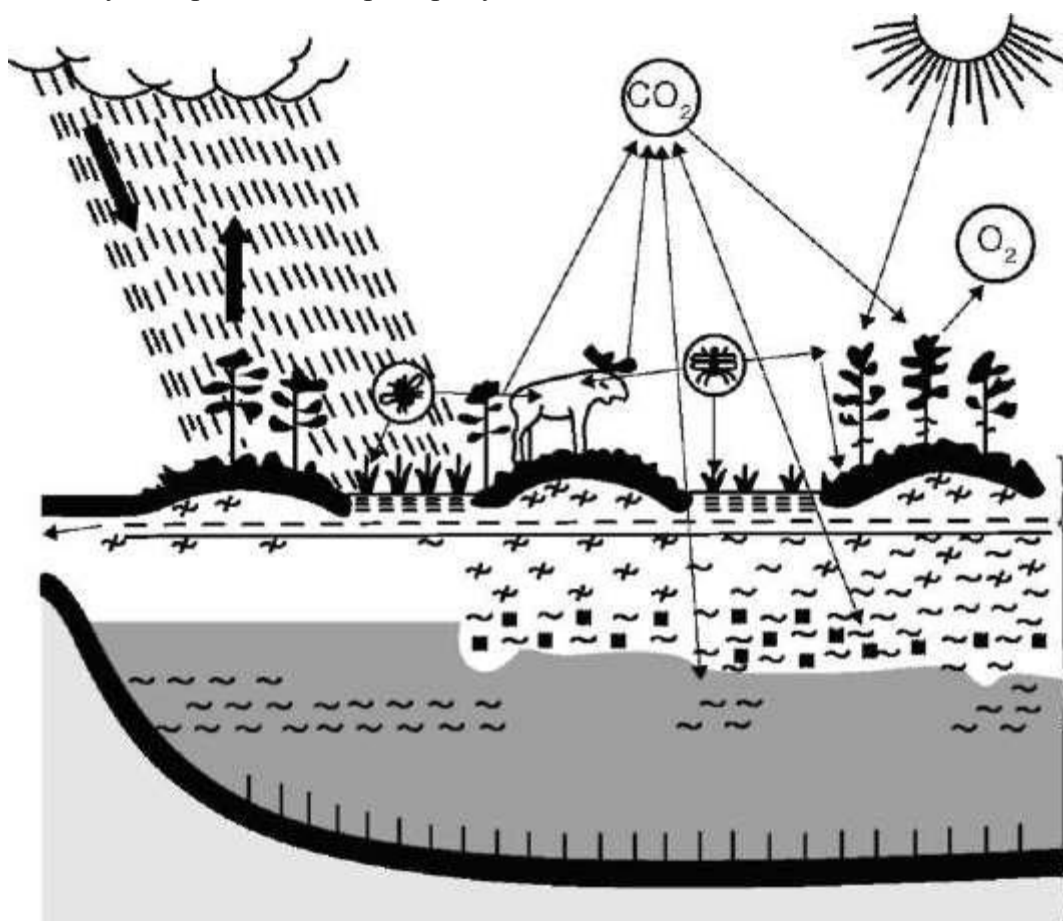


Рис. 16.2. Биогеоценоз - открытая экологическая система

Почти все птицы для строительства гнезд используют биологический материал разного происхождения: шерсть, перья, мох, листья и стебли цветковых растений разных

видов. Но гораздо более известны и важны межвидовые взаимоотношения, основанные на участии их в пищевых цепях и сетях питания (см. рис. 16.3 и 16.4).

В единой системе биогеоценоза организмы разных видов и уровней организации в процессе метаболизма совместно осуществляют безотходный круговорот веществ, обеспечивая тем самым устойчивость и целостность экологической системы.

Биогеоценоз содержит следующие обязательные компоненты (рис. 16.3):

- абиотические неорганические и органические вещества среды;
- автотрофные организмы - продуценты биотических органических веществ;
- гетеротрофные организмы (консументы) - потребители готовых органических веществ первого (растительноядные животные) и следующих (плотоядные животные) порядков;
- детритоядные организмы - редуценты-разрушители, разлагающие органическое вещество.

Как через любую диссипативную (т.е. рассеивающую энергию) систему, через биогеоценоз протекает регулируемый поток энергии. Эта энергия затрачивается на обеспечение постоянного круговорота веществ, поддержание целостности системы и обеспечение ее эволюции. Энергия проходит через серию трофических уровней, являющихся звеньями цепей питания.

Первичный источник энергии - солнечное излучение, энергия которого составляет  $4,6 \cdot 10^{26}$  Дж/с ( $1,1 \cdot 10^{26}$  кал/с),  $1/2\ 000\ 000$  этого количества энергии достигает поверхности Земли, при этом 1,0-2,0% ассимилируется растениями, 30-70% поглощенной энергии используется ими для обеспечения собственной жизнедеятельности и синтеза органических веществ.

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 5-20% продуктивности предыдущего. Это находит отражение в соотношении на планете биомасс растительного и животного происхождения.



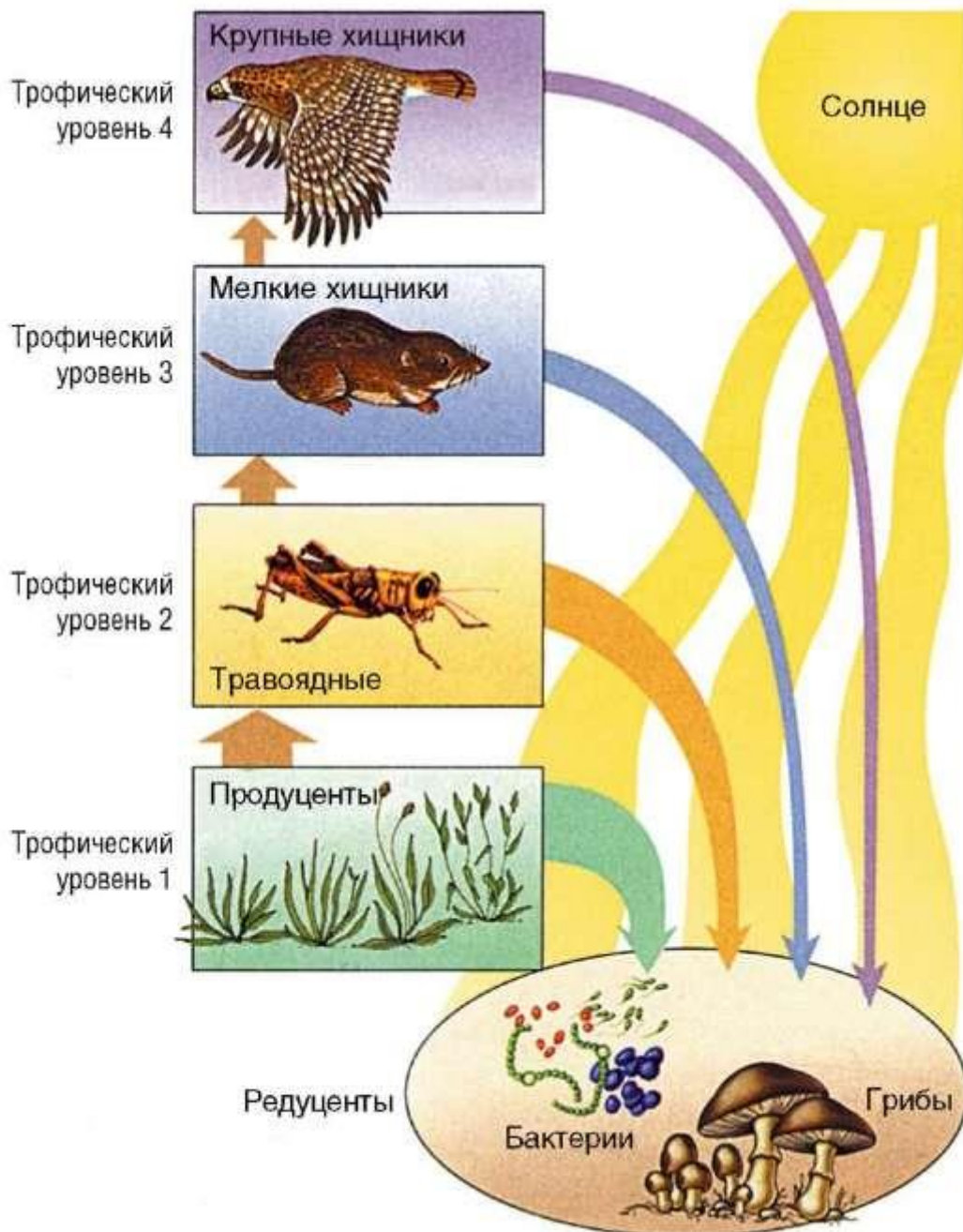


Рис. 16.3. Живые организмы - компоненты биогеоценоза

Так, суммарная биомасса организмов, обитающих на суше, составляет примерно  $3 \cdot 10^{12}$  т. Лишь 1-3% этого количества - зообиомасса.

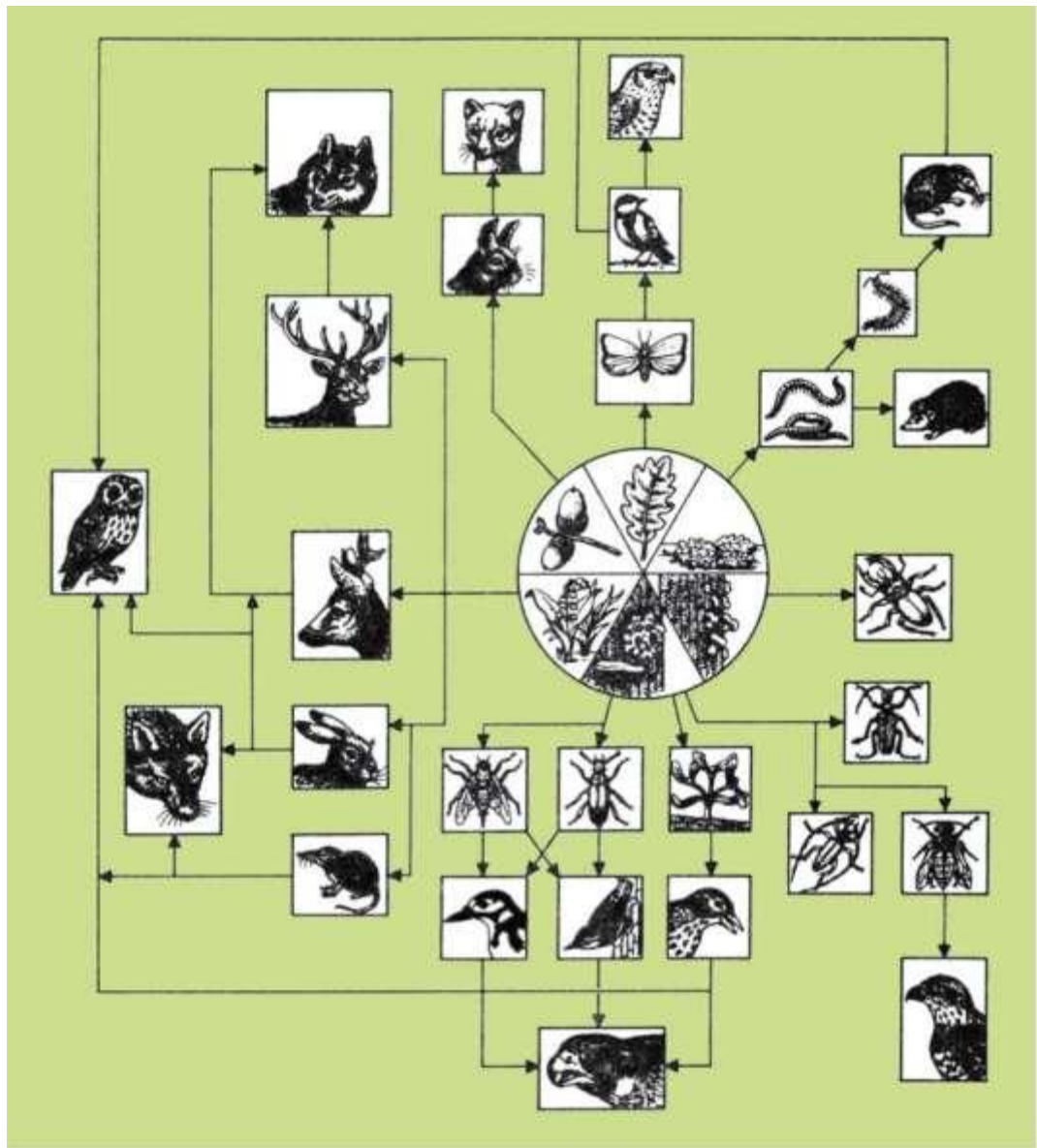


Рис. 16.4. Пищевая сеть в биогеоценозе смешанного леса

Масса животного вещества, приходящегося на людей, составляет около 0,0002% от суммарной массы живого вещества планеты. Объем энергии, необходимый для обеспечения жизнедеятельности организма, растет с повышением уровня морфофункциональной организации. Соответственно, количество биомассы, создаваемой на более высоких трофических уровнях, снижается. Например, 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.

Продукция живого вещества растительными 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.

Размеры биогеоценозов, выделяемых экологами, различны. Совокупности определенных биогеоценозов образуют главные природные экосистемы, имеющие глобальное значение в обмене энергии и вещества на планете. К ним относят:

- тропические леса;
- леса умеренной климатической зоны;
- пастбищные земли (степь, саванна, тундра, травянистые ландшафты);
- пустыни и полупустыни;
- озера, болота, реки и их дельты;
- горы;
- острова;
- моря.

Биоценоз - главный компонент биогеоценоза, от состояния которого зависят его существование и изменения во времени. 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 фитобиомассы. Последнее существенно для состояния популяций и продуктивности растительных 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.

Показатели структуры и функционирования биоценозов - 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, обязательного условия стабильности биоценоза.

В качестве примера рассмотрим ситуацию, возникшую в искусственном озере Гатун, которое образовалось в начале XX в. 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, личинок которых прежде поедала рыба.

Таким образом, появление нового вида вызвало серьезные нарушения в экономике биоценоза озера и временно дестабилизировало его структуру. В дальнейшем, по мере развития коадаптаций, при измененном видовом составе стабильность биоценоза может восстановиться. Состояние коадаптации достигается даже между видами-антагонистами: хищником и жертвой, хозяином и паразитом.

Кроме межвидовых взаимоотношений в форме различных коадаптаций в стабильном существовании экологических систем большое значение имеют и непищевые

взаимодействия одного и того же вида. Известно, что чем больше яиц отложила птица и чем больше ее птенцов развились и приобрели самостоятельность, тем больше шансов у этой птицы погибнуть в этом же году, и наоборот: самки, оказавшиеся менее плодовитыми, имеют больше шансов дожить до следующего года и успешно оставить потомство. Эксперименты показали, что если в гнездо птицы добавить несколько дополнительных яиц, то в будущем году она отложит достоверно меньшее число яиц, и наоборот: изъятие нескольких яиц из кладки приводит к повышению плодовитости птицы в будущем году. Из этого можно сделать вывод о том, что в популяциях разных видов, включенных в экологические системы, разными путями срабатывают сложные регуляторные механизмы, обеспечивающие сохранение целостности биогеоценозов.

Наиболее устойчивы биогеоценозы, характеризующиеся:

- большим видовым разнообразием;
- наличием неспециализированных видов;
- слабой степенью отграниченности от соседних экологических систем;
- большой биомассой.

Действительно, разнообразие видового состава биоценозов обеспечивает реальное существование не столько цепей, сколько сетей питания, поскольку на каждом трофическом уровне находятся организмы разных видов, способные заместить друг друга в выполнении функций биотического круговорота веществ при изменении экологической ситуации (см. рис. 16.4).

Неспециализированные виды, способные обитать в меняющихся условиях и использовать разные источники питания, объединяют разные трофические уровни экологической пирамиды, упрочивая тем самым ее структуру. Обмен видами между соседними биоценозами может обеспечить восстановление даже существенно нарушенного экологического равновесия. Большое количество вещества, накопленного в виде биомассы, обладает свойствами буферности, обеспечивая систему веществом и энергией при длительном действии неблагоприятных экологических факторов, например, во время полярной ночи в высоких широтах или при длительных сезонных наводнениях в странах с мус-сонным климатом.

Обычно поддержание экологического баланса в биогеоценозах в большой степени зависит от так называемых ключевых видов. Так, хищные морские звезды, поддерживающие относительно невысокий уровень численности прикрепляющихся ко дну моллюсков, которыми они питаются, создают благоприятные условия для расселения многочисленных видов других придонных организмов. В отсутствие морских звезд моллюски одного-двух видов занимают огромные территории морского дна и не позволяют другим видам эффективно расселяться.

Не менее важную роль в преобразовании и формировании новых экологических систем играют бобры. Строя плотины на ручьях и малых реках, они создают искусственные слабопроточные водоемы. В них поселяются разнообразные и многочисленные виды растений и животных, которые до расселения бобров на данной территории существовать не могли. При этом одновременно наблюдается и исчезновение видов, местообитанием которых являются ручьи и небольшие речки.

Тесные коадаптации популяций разных видов, входящих в состав биоценоза, проявляются, как и любые другие эволюционные события, на фенотипическом уровне, но по существу они - результат микро- и макроэволюционных процессов, затрагивающих в первую очередь их генофонды. Поэтому экологический гомеостаз базируется на коадаптациях популяционных генофондов и проявляется как выражение свойства наследственности на биогеоценозическом уровне. Приобретение экологической системой

новых видов или их утрата, изменение скорости и объема круговорота веществ, связанное с изменениями генофондов популяций биоценоза, а также приспособление его в целом как системы к меняющимся экологическим факторам есть проявление свойства изменчивости. Другие характеристики живых систем - обмен веществ, выступающий в биогеоценозе в виде биогенного круговорота, и самовоспроизведение, в результате которого на базе исходного биогеоценоза возможно возникновение дочерних экосистем, - также проявляются на этом уровне организации жизни. Благодаря этому в биогеоценозах реализуется и такое фундаментальное свойство живого, как способность эволюционировать.

## 16.2. ЭВОЛЮЦИЯ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Любая территория, пригодная к жизни по набору абиотических факторов, заселяется. Этот процесс называют сукцессией. В соответствии с трофической структурой биоценоза первостепенная роль в освоении новых местообитаний принадлежит растительным организмам. Развитие растительности в местообитаниях, где прежде растений не было, обозначают как первичную сукцессию, а в местах с предсуществовавшим, но разрушенным растительным покровом - как вторичную.

В процессе сукцессии изменяются видовой состав биоценоза и характеристики местообитания. Вслед за растениями в сукцессию вовлекаются представители животного мира, а развивающийся биогеоценоз становится все более богатым видами; цепи питания в нем усложняются, разветвляются и превращаются в сети питания. Среди животных растет число всеядных видов, активизируется функция редуцентов, возвращающих органическое вещество из почвы в состав биомассы, благодаря чему ее объем неуклонно растет.

Сукцессия завершается климаксом - образованием сообщества, видовой состав которого в дальнейшем изменяется незначительно. Скорость сукцессии по мере приближения к состоянию климакса снижается. Процесс практически прекращается, когда добавление или исключение видов не приводит к изменению среды развивающегося биогеоценоза, т.е. между элементами биоценоза и физической средой по достижении климакса устанавливается равновесие.

Из наблюдений за заселением песчаных дюн или вновь образованных потоков лавы в результате первичной сукцессии, а также вырубок или заброшенных пашен в процессе вторичной сукцессии следует, что для достижения состояния климакса требуются сотни и тысячи лет. Климаксные сообщества, возникающие в результате сукцессии разных местообитаний, различаются по производимой биомассе: тропические леса, леса умеренной зоны, болота. Максимальный объем биомассы ограничивается климатом соответствующего района.

Примером сукцессии служит зарастание некрупных пресноводных водоемов. Последовательное отмирание и придонное отложение мелких планктонных организмов, донных водорослей, водоплавающих растений, сопровождаемые сменой преобладающих видов животных и микроорганизмов, обуславливают трансформацию водных биогеоценозов в биогеоценозы болотного типа.

Климаксные сообщества на протяжении определенного времени характеризуются состоянием устойчивого равновесия, что проявляется в их способности возвращаться в исходное состояние после кратковременных внешних воздействий, изменяющих условия существования, и противостоять этим воздействиям. Так, в одном из климаксных биогеоценозов при временном понижении осадков на 50% по сравнению с их обычным количеством продукция фитобиомассы снижалась на 25%, а численность популяций растительоядных - всего на 10%. Устойчивость подобных 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. Несмотря на высокую степень устойчивости биогеоценозов, глобальное изменение условий среды, связанное с эпохальными сменами климата, приводит и к эволюции климаксных экологических систем.

В настоящее время под действием антропогенных факторов климаксные экологические системы сменяются менее устойчивыми либо в связи с прямым их разрушением, либо за счет загрязнения окружающей среды.

Так, в районе Москвы почвенно-климатические условия соответствуют развитию биогеоценозов дубовых лесов, господствовавших здесь до XV-XVIII вв. Вырубка дубрав и хозяйственное освоение территорий привели к появлению на их месте обедненных биогеоценозов березово-осиновых и еловых лесов. Участки древних дубрав сохранились местами в старинных парках и на границе Москвы в ее северо-восточной части, но поддержание состояния относительного равновесия в них требует уже значительных материальных затрат.

Взаимная адаптация популяций разных видов, включенных в состав эволюционирующего биогеоценоза, представляет собой процесс их соотносительной эволюции, сопровождающейся направленными изменениями аллелофондов этих популяций. В результате изменяется система аллелофондов биогеоценоза в целом как уровня организации жизни.

Таким образом, эволюция биогеоценоза базируется на эволюции отдельных популяций разнообразных организмов, а результатом ее является возникновение сообщества, включающего в себя новые виды, каждый из которых выполняет присущую только ему функцию в целостной системе.

Вопросы для самоконтроля

1. Понятия «среда обитания» и «экологические факторы».
2. Классификация экологических факторов.
3. Биогеоценоз, его структура и функционирование.
4. Общие свойства биогеоценозов: устойчивость и способность эволюционировать.
5. Закономерности эволюции биогеоценозов. Экологическая сукцессия.

## Глава 17. ВВЕДЕНИЕ В ЭКОЛОГИЮ ЧЕЛОВЕКА

В настоящее время термином «экология человека» обозначают комплекс полностью еще не очерченных вопросов, касающихся взаимодействия человека с окружающей средой. Главная особенность экологии человека как самостоятельной области науки - ее междисциплинарный характер, так как в ней сходятся социологические, философские, географические, естественно-научные, 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.

Засушливые земли и зона пустынь, на которые приходится 18% суши, - место обитания 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 размерам популяций, по скорости их роста, по способу производства материальных ценностей и структуре социально-экономических отношений, от чего 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 потребностей самого человека. На протяжении истории человечества соотношение названных изменений сдвигалось в сторону преобладающей роли второго направления. Расселение по Земле охотников, использующих оружие, переход от присваивающего типа хозяйства к производимому за счет земледелия и скотоводства привели к тому, что естественная среда, в которой зарождалось человечество, уступила месточастично очеловеченной среде сельских жителей. С возникновением городов современного типа и в результате научно-технической революции произошел переход к существованию сообществ людей в полностью очеловеченной среде, границы распространения которой неуклонно расширяются. Два последних этапа роста численности достигнуты благодаря использованию новых технологий, позволивших увеличить емкость среды (рис. 17.1).

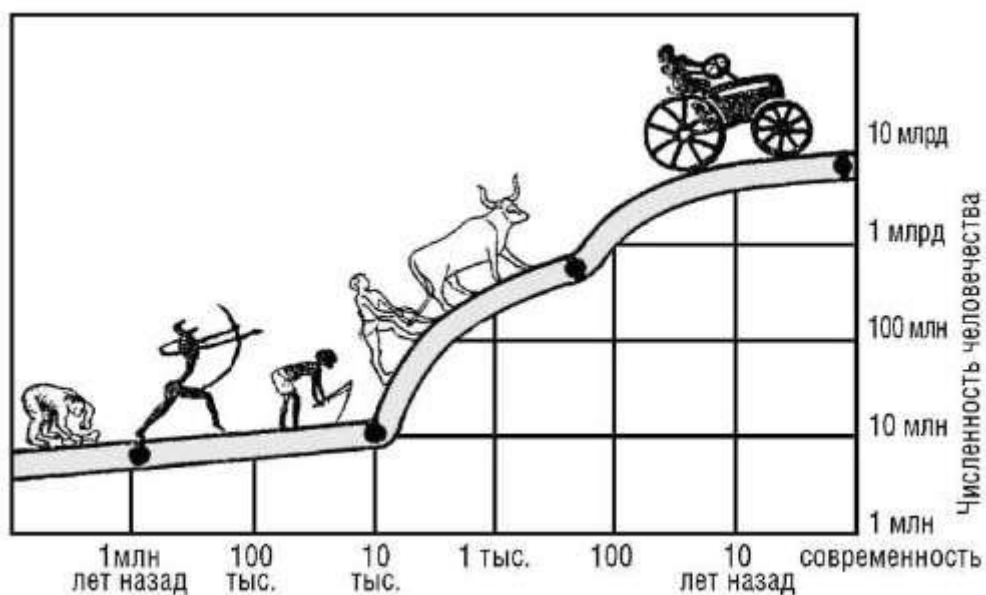


Рис. 17.1. Изменение численности человечества от момента возникновения человека как социального существа до настоящего времени (по В. Дольнику. М., 2004)

Общим результатом биологических и социальных процессов в антропоэкологических системах стала 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 большое значение имеет биологическая изменчивость популяций людей в связи с биогеографическими особенностями среды, а также медико-биологическая характеристика антропогенных экологических систем. Экологические вопросы паразитологии включены в соответствующий раздел учебника и изложены ниже.

### 17.1. СРЕДА ОБИТАНИЯ ЧЕЛОВЕКА

Благодаря наиболее высокому уровню организации человека, которого он достиг как биосоциальное существо, его взаимоотношения со средой обитания имеют существенные особенности (рис. 17.2). Несомненно, человек - самый значимый ключевой вид на Земле, преобразование экологических систем под воздействием которого наиболее ярко выражено.



Рис. 17.2. Среда обитания людей

Человек как экологический фактор в отличие от животных не только пользуется природными ресурсами, но, действуя на нее целенаправленно и осознанно, господствует над ней, адаптируя условия к своим потребностям. Это достигается благодаря тому, что человек, в отличие от растений и животных, использующих для своих потребностей энергию Солнца или органического вещества, накопленного в процессе фотосинтеза, применяет различные источники энергии, в том числе недоступные другим живым организмам: энергию ископаемого топлива, водных потоков, атомную и термоядерную. Энерговооруженность и техническая оснащенность человека неуклонно растут, и это позволяет ему заселять самые разнообразные условия обитания и снимает естественные барьеры ограничения численности человеческих популяций.

Человечество представляет собой единственный на Земле вид, всецело обитающий, что превращает его в экологический фактор с глобальным влиянием. В результате воздействия на все главные компоненты биосферы влияние человечества



достигает самых отдаленных экологических зон планеты. Печальным примером этому служит, в частности, обнаружение опасных пестицидов в печени пингвинов и тюленей, отловленных в Антарктиде, где никогда ни один из них 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 обусловлена также и специфика человека как объекта действия экологических факторов. Это действие всегда опосредовано результатами производственной деятельности людей. Естественные экосистемы вытесняются антропогенными экосистемами, абсолютно доминирующим экологическим фактором которых является человек. Среда обитания человека включает природный 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 влияние. Результаты действия природных факторов, различающихся в разных районах обитаемой части планеты, на протяжении истории человечества проявляются в настоящее время в экологической дифференциации населения Земного шара, подразделении его на расы и адаптивные типы (см. п. 15.4). Социальные факторы определяют образование и закономерную смену хозяйственно-культурных типов сообществ людей. Они представляют собой комплекс хозяйства и культуры, характеризующий народы, которые различаются по происхождению, но обитают в сходных природно-ресурсных условиях и находятся 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 (пигмей-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 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» используют 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.

## **17.2. ЧЕЛОВЕК КАК ОБЪЕКТ ДЕЙСТВИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ. АДАПТАЦИЯ ЧЕЛОВЕКА К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ**

Благодаря биосоциальной природе человека адаптации его 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, совершенствующие средства и системы 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, но и социально-экономический характер.

Каждый человек представляет собой индивидуальность, поэтому экологические и социально-экономические адаптации дополняются психологическими. Индивидуальные и групповые адаптации человека, в отличие от биологических адаптации растений и животных, обеспечивают наряду с выживанием и воспроизведением потомства выполнение им социальных функций, важнейшей из которых является 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, сознательно 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.

В основе адаптации человека лежат социально-экономические механизмы, однако важная роль принадлежит также состоянию естественных приспособительных и защитных механизмов, составляющих биологическое наследие людей. Достаточно демонстративно эта роль выявляется при переходе в местообитания с экстремальными условиями, которые проявляются 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  $-30^{\circ}\text{C}$  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 число лейкоцитов в крови обычно снижено до уровня 3000-3500 в  $1\text{ мм}^3$ . 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.

Через некоторое время у части людей функциональные показатели возвращаются к нормальному уровню. У других они остаются измененными по сравнению с исходными значениями, наблюдавшимися до приезда в Арктику или Антарктику, однако восстанавливаются работоспособность и самочувствие. В таких случаях говорят об акклиматизации 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. Например, у акклиматизированных в Заполярье людей 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.

В адаптациях человеческих популяций к новым экстремальным условиям, в которых они оказываются, огромную роль играет их исходный генетический полиморфизм (см. п. 12.3). В каждой популяции человека можно выделить разнородные конституциональные типы, отличающиеся друг от друга особенностями адаптации к новым условиям благодаря различиям их генотипических характеристик. Особенно отчетливо отличаются друг от друга типы «стайер» и «спринтер». Организм стайера довольно слабо приспособлен к выдерживанию мощных кратковременных нагрузок, однако после относительно короткой перестройки он способен переносить длительные равномерные воздействия экологических факторов в неадекватных условиях.

Тип «спринтер» может отвечать мощными физиологическими реакциями на сильные, но непродолжительные воздействия экстремальных экологических условий. Длительное действие неблагоприятных факторов даже относительно небольшой интенсивности переносится спринтерами плохо. Наряду с этими крайними типами существует промежуточный вариант - «микст», характеризующийся средними адаптационными способностями.

У спринтеров и стайеров обнаруживаются различия по ряду антропометрических показателей, имеющих генетическую природу: масса тела, рост, объем грудной клетки, а также по функциональным признакам: величина артериального давления, емкость легких, соотношение форменных элементов крови, ее свертываемость и др. Отмеченные конституциональные типы отличаются друг от друга также различной заболеваемостью. Так, спринтеры более склонны иметь сердечнососудистые заболевания. Течение их в этой группе лиц более тяжелое. Тип «спринтер» оказывается более легко адаптирующимся в экстремальных экологических ситуациях на протяжении первых месяцев и лет после попадания в соответствующие условия. Особенности стайеров менее выигрышны в условиях акклиматизации, но по истечении указанного срока их состояние значительно улучшается.

Статистические обследования человеческих популяций в разных экологических условиях показали, что в г. Новосибирске среди людей со средним возрастом 30,5 лет 22% составляют спринтеры, 12% - стайеры, 66% - миксты. Среди людей, переселившихся в экстремальные условия БАМа, на протяжении 1-го года спринтеров было 32%, стайеров - 25%, микстов - 43%. В конце 2-го года жизни на БАМе соотношение типов сместилось резко в сторону стайеров и составило 17,6% спринтеров, 53% стайеров и 29,4% микстов. Это произошло в связи с тем, что большая часть людей, генетическая конституция которых не соответствует стайерам, покинула экстремальную зону, в результате чего среди оставшихся больше половины составили именно стайеры.

Знания о конституциональных особенностях и адаптивных возможностях стайеров и спринтеров имеют большое значение для осуществления мероприятий по регулированию и улучшению систем жизнеобеспечения человеческих популяций в регионах с экстремальными экологическими условиями.

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, океанов и морей (на долю которых приходится 71% поверхности планеты), Космоса.

Решение этих задач связано с социально-экономическим прогрессом человечества.

## **17.3. АНТРОПОГЕННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ**

### **17.3.1. ГОРОД**

Город во многом напоминает такие экологические системы, как пещерные, глубоководные и иные биогеоценозы, зависящие в основном от поступления в них энергии и вещества извне. Они полностью или частично лишены продуцентов и поэтому называются гетеротрофными.

Город от большинства природных экологических систем отличается следующими особенностями:

- более интенсивным метаболизмом на единицу площади, для чего используется в первую очередь не солнечная энергия, а энергия горючих материалов и электричества;
- более активной миграцией веществ, в которую вовлекается перемещение металлов, пластмасс и т.д., причем не столько в пределах системы, сколько на входе и на выходе из нее;
- более мощным потоком отходов, многие из которых вообще не реутилизируются и более токсичны, чем естественное сырье, из которого они получены.

Следовательно, для эффективного функционирования города как экологической системы необходима более тесная связь его с окружающей средой и большая зависимость его от нее. Действительно, хотя в большинстве городов имеются мощные зеленые насаждения, органическая продукция их не играет существенной роли в снабжении

города. Кислород, выделенный ими, не покрывает его расходов на дыхание людей, животных, а главное - на технологические процессы промышленных предприятий.

Без постоянных поступлений пищи, строительных материалов, горючего, электричества и воды город вскоре прекратил бы существование. На рис. 17.3 представлены схемы двух экологических систем гетеротрофного типа: устричной банки и города. Обратите внимание на то, что  $1 \text{ м}^2$  городской системы потребляет в 70 раз больше энергии, чем соответствующая площадь естественного биогеоценоза; а также на более интенсивные потоки энергии и вещества на входе-выходе из системы.

Площадь суши, занятая в настоящее время городами, в разных районах мира составляет 1-5%. Однако воздействие их на окружающую среду огромно. Город может влиять на окружающие его биогеоценозы не только как потребитель органического вещества и кислорода, но и как мощнейший загрязнитель, действующий нередко на огромном расстоянии. Так, продукты питания и промышленное сырье могут завозиться в города с расстояний в несколько тысяч километров. Загрязнение воздуха вредными промышленными выбросами в Центральной Европе приводит к выпадению кислотных дождей в Скандинавии, что вызывает деградацию местных лесных биогеоценозов. В США подсчитано, что для обеспечения питанием города с населением в 1 млн человек, занимающего территорию  $259 \text{ км}^2$ , необходимо около 0,8 млн га, или  $8090 \text{ км}^2$  пашни. В слаборазвитых странах города потребляют меньше вещества и энергии, однако отсутствие в них очистных сооружений на промышленных предприятиях и для бытовых отходов приводит обычно к более сильному воздействию на окружающую природу по сравнению с городами промышленно развитых стран.

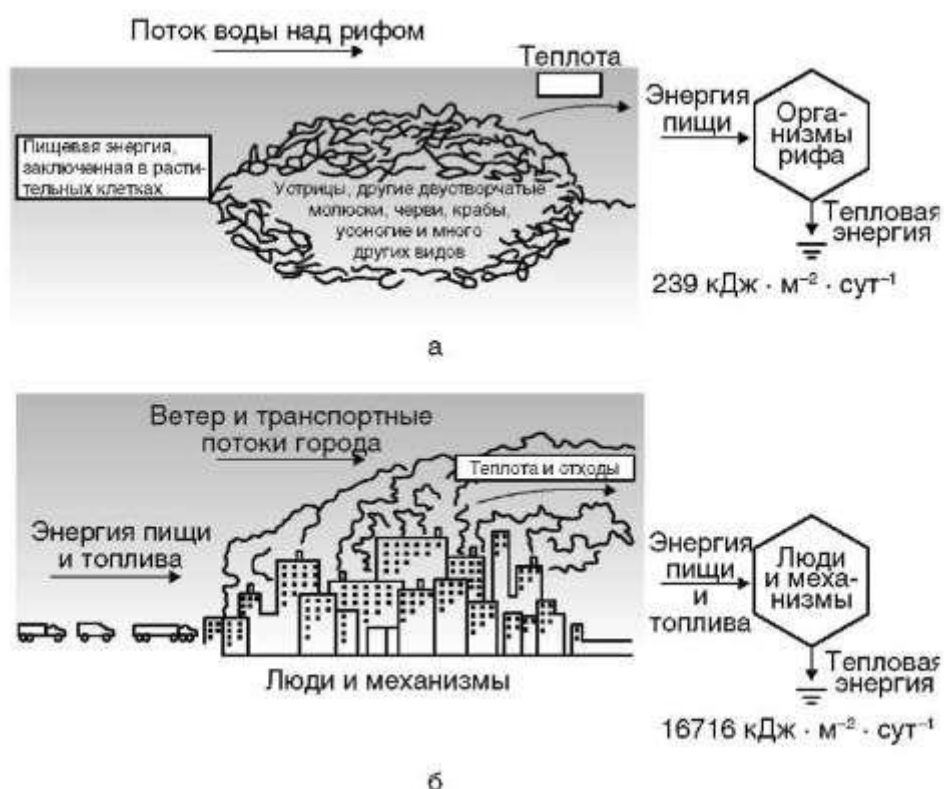


Рис. 17.3. Гетеротрофные экологические системы: а - устричная банка; б - современный город

Современный город сам не производит продуктов питания и других органических веществ, не обогащает воздух кислородом, почти не возвращает воду и неорганические материалы в круговорот веществ. Поэтому в широком экологическом смысле город не может считаться экологической системой. Для того чтобы рассмотреть город как

биогеоценоз с характерными для него признаками устойчивости, саморегуляции и саморазвития, необходимо расширить его границы с учетом тех близких и отдаленных сред, которые определяют его жизнеобеспечение. Поэтому изучение экологических проблем городов необходимо вести не только в самих городах, но и далеко за их пределами.

### 17.3.2. ГОРОД КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ ЛЮДЕЙ

Для современного состояния развития человеческого общества характерна интенсивная урбанизация. Растет число жителей больших городов. В странах с высокой плотностью населения происходит слияние соседних городов и образование обширных территорий с высоким уровнем урбанизации - мегаполисов.

Условия жизни в городах своеобразны: с одной стороны, в городе легче решаются проблемы трудоустройства, снабжения продуктами питания, медицинского обслуживания, с другой - в городах наиболее выражены преобразования человеком природной среды, что часто приводит к отрицательным последствиям.

Неблагоприятно действует на человека высокая плотность населения в городах, облегчающая циркуляцию возбудителей многих инфекционных и паразитарных заболеваний. Промышленные и бытовые отходы загрязняют почву, воду и воздушный бассейн. Аэрозольные загрязнения воздуха приводят к повышению облачности и образованию тумана, нарушают теплообмен таким образом, что города становятся своеобразными «тепловыми островами». Так, в центре Вашингтона последние весенние заморозки отмечаются в среднем 29 марта, а первые осенние - 10 ноября, в то время как на окраине города весенние заморозки кончаются на 1 мес позже, а осенние начинаются на 1 мес раньше. Летний период в городах в целом оказывается гораздо более жарким, и температура в городах даже умеренных широт периодически поднимается до 40 °С. При этом смертность среди населения, в особенности среди людей, страдающих хроническими сердечно-сосудистыми заболеваниями, может увеличиваться в 5 раз и более.

Высокая облачность и туманы в городах приводят к ослаблению освещенности, а также снижают интенсивность ультрафиолетового излучения, достигающего поверхности Земли. Недостаток света приводит к учащению случаев гиповитаминоза D и рахита у городских детей и снижает их сопротивляемость к простудным и детским инфекционным заболеваниям. Другие неблагоприятные факторы городской среды - шум и вибрация, в результате именно здесь чаще встречаются поражения слухового аппарата и неврозы.

Высокий темп жизни, постоянные стрессы, гиподинамия горожан и высокая калорийность пищи способствуют нарушению функций нервной, сердечно-сосудистой систем, обмена веществ. Уровень заболеваемости в городах в 1,5-2 раза выше, чем в сельской местности.

Города характеризуются также низким уровнем рождаемости, а рост их населения происходит в основном за счет притока людей из сельской местности.

### 17.3.3. АГРОЦЕНОЗЫ

В отличие от городов, агроценозы, или сельскохозяйственные экосистемы, характеризуются основным компонентом - автотрофными организмами, которые обеспечивают их органическим веществом и выделяют кислород. От естественных биогеоценозов они отличаются следующими особенностями.

- Кроме солнечной энергии для поддержания агроценозов необходимы затраты дополнительной энергии: химической в виде удобрений, механической в виде работы мышц человека и животных, а также энергии горючих материалов и электричества.

- Видовое разнообразие организмов резко снижено и представлено отдельными сельскохозяйственными культурами, иногда даже только одной, сорняками и вредителями сельскохозяйственных растений, а также ограниченным числом видов домашних животных.

- Доминирующие виды растений и животных находятся под контролем искусственного отбора. Агроценозы организуют таким образом, чтобы получать максимальное количество продуктов питания. В настоящее время около 10% свободной ото льда суши занято пахотными землями, еще 20% используются как пастбища.

Существует два основных типа сельскохозяйственных экосистем: экстенсивные и интенсивные агроценозы. Первые существуют с использованием в основной мышечной энергии человека и животных. Продукция этих систем используется для питания семей мелких фермеров и для продажи или обмена на местном рынке. Вторые связаны с крупными затратами химической энергии и машин. Продукты питания производятся здесь в количестве, превышающем местные потребности, и они вывозятся на продажу, играя важную роль в экономике.

Около 60% сельскохозяйственных угодий используются экстенсивно. Большая часть из них сосредоточена в странах Азии, Африки и Южной Америки. В ряде случаев они могут быть весьма сложными и гармонизировать с природными экосистемами. Эффективность экстенсивных агроценозов может быть очень высокой, особенно в случаях культивирования на ограниченных территориях значительного числа видов растений и животных. Так, на островах Новая Гвинея и Филиппины население получает продукты питания, в пересчете на энергию содержащие примерно 96 млн кДж/га при затратах труда, эквивалентного 6 млн кДж/га. Соотношение полученной и затраченной энергии соответствует 16:1.

Однако даже наиболее продуктивные экстенсивные агроценозы не могут производить достаточно много избыточных продуктов, чтобы снабжать ими большие города. Таким образом, неиндустриальное сельское хозяйство эффективно сберегает энергию, но оно малопродуктивно при учете количества продуктов, произведенных одним фермером.

Интенсивные агроэкосистемы занимают 40% обрабатываемых земель. Они сосредоточены в основном в Европе, Центральной и Северной Америке и в Австралии. Эффективность их столь высока, что 4% населения США, занимающегося сельским хозяйством, не только обеспечивают всю страну основными продуктами питания, но и экспортируют их.

Урожайность многих сельскохозяйственных культур, используемых в индустриальных агроценозах, в настоящее время достигает биологически возможного максимума. Характерно увеличение потерь сельскохозяйственных угодий в связи с эрозией почвы, а также ухудшением качества воды в результате стока поверхностных вод, насыщаемых пестицидами и минеральными удобрениями, в озера и реки.

В последние годы в индустриальном сельском хозяйстве наметились тенденции, направленные на совместное возделывание нескольких культур, уменьшение размеров посевных площадей с чередованием их с садами, водоемами, виноградниками, пастбищами и лесопосадками. На фоне применения технологий обработки почвы без глубокой вспашки, использования в основном органических удобрений и преимущественно биологических мер борьбы с вредителями и сорняками эти мероприятия способствуют созданию искусственных экосистем, по ряду показателей приближающихся к естественным биогеоценозам. Истощение почв и эрозия их, а также загрязнение окружающей среды при такой системе хозяйствования сводятся к минимуму.

#### 17.4. РОЛЬ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ В ЭВОЛЮЦИИ ВИДОВ И БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Наиболее наглядные примеры влияния человека на процесс эволюции видов - одомашнивание животных и выведение сортов культурных растений. Этот процесс продолжается целенаправленно не менее 70 тыс. лет. Существующая генотипическая изменчивость была использована для выведения тысяч сортов растений и пород животных. Таким образом, человек создал огромное разнообразие организмов, которые не могли бы быть получены естественным образом и существовать в естественной среде.

Предковые формы многих культурных растений исчезли с лица Земли. Многие из сегодняшних видов так сильно отличаются от исходных, что их можно уже считать новыми видами антропогенного происхождения. Такова, например, кукуруза, которая в процессе эволюции под контролем человека в естественных условиях утратила способность к самостоятельному размножению: перед прорастанием ее семена обязательно должны быть освобождены от початка.

Параллельно с эволюцией собственно культурных растений человек стимулирует адаптацию огромного числа видов сорных растений и животных-вредителей сельскохозяйственных культур, часто строго приуроченных к определенным культурам. Это вынуждает селекционеров выводить сорта растений, устойчивых к вредителям и болезням. Так, сорта садовой земляники отличаются по чувствительности к грибковому заболеванию - серой гнили, а маниока (распространенная тропическая культура) - даже по чувствительности к поеданию местной саранчой.

Интродукция (введение в культуру) растений и животных из отдаленных мест их естественных обитаний часто кончается неудачей в связи с тем, что в новых биogeоценозах они не могут включиться в эволюционно отработанную систему биотического круговорота веществ, поэтому их успешное культивирование обычно возможно лишь в условиях садов и зоопарков с гарантированным постоянным уходом. Однако для некоторых видов новые условия обитания оказываются даже более благоприятными, чем на их родине, в результате чего возможно их эффективное включение в состав местной фауны и флоры и даже вытеснение некоторых конкурирующих аборигенных видов.

Так, совершенно новые водные экологические системы создало растение элодея канадская, которое попало в Европу через ботанические сады около 100 лет назад и встречается сейчас практически во всех пресных водоемах с медленным течением. Ее быстрое вегетативное размножение привело в ряде мест даже к нарушению судоходства.

Столь же недолга история другого растения - высокого кустарника буддлеи Давида, завезенного в Европу из субтропических зон Центрального Китая. Это растение оказалось устойчивым к довольно низким зимним температурам, к загрязнению воздуха и способно к очень быстрому росту. В Европе оно занимает пустыри, свалки и заброшенные строительные площадки, создавая основу новых биogeоценозов в условиях, мало пригодных для роста большинства аборигенных растений. Цветы буддлеи посещают 20 местных видов бабочек, много видов пчел, мух и жуков. Листьями стали кормиться гусеницы более 12 видов европейских чешуекрылых, а некоторые виды других насекомых перешли к питанию лепестками ее цветков, нектаром и семенами.

Не менее впечатляющие примеры преобразующей деятельности человека на экологические системы дает изучение флоры субтропических районов Западной Грузии, абсолютное большинство кустарников и особенно травянистых растений которой происходит из стран Восточной и Юго-Восточной Азии. Сельскохозяйственное и промышленное производство в Грузии создает новые комплексы условий, в которых растения, адаптированные к жизни в девственных колхидских лесах, не выживают.



Широкие международные связи Грузии через портовые города и работа ботанических садов по культивированию иноземных растений привели к быстрому освоению ими новых территорий, причем в основном в садах, на полях, вдоль дорог, на железнодорожных насыпях и в зонах прямого действия промышленных предприятий. В устойчивые экологические системы колхидских лесов они проникнуть не смогли.

Интересно, что консументами в таких антропогенных биогеоценозах могут быть не только некоторые наиболее экологически пластичные насекомые, синантропные грызуны и воробьи. На территории Южного Закавказья описано несколько видов ящериц, популяции которых представлены исключительно самками, размножающимися партеногенетически. Происходят они от местных видов ящериц, обитающих в условиях среды, не измененной человеком. Переход к партеногенезу снижает возможности адаптации высокоорганизованных животных в естественных биогеоценозах, но облегчает возможности обитания в обедненных экологических системах, продуценты которых представлены практически исключительно иноземными видами растений.

Таким образом, рассмотренные примеры свидетельствуют о том, что как целенаправленная, так и непланируемая преобразовательная деятельность человека не только приводит к исчезновению отдельных видов животных и растений, но и является фактором эволюции популяций, видов и целых экологических систем практически во всех регионах, затронутых его хозяйственной деятельностью.

Вопросы для самоконтроля

1. Характеристика среды обитания человечества: ее естественный и антропогенный компоненты.
2. Адаптации человека к среде обитания: биологический и социальный аспекты.
3. Человек как экологический фактор. Города, агроценозы. Их отличия от естественных экосистем.
4. Влияние человека на эволюцию естественных экологических систем.

## Глава 18. МЕДИЦИНСКАЯ ПАЗИТОЛОГИЯ. ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

### 18.1. ПРЕДМЕТ И ЗАДАЧИ МЕДИЦИНСКОЙ ПАЗИТОЛОГИИ

Болезни животных и человека можно классифицировать по этиологическому принципу как эндогенные и экзогенные. В основе эндогенных заболеваний лежат аномалии структуры или функционирования наследственного аппарата. Экзогенные заболевания имеют разную природу: это травмы, нарушения питания, авитаминозы и т.д. Кроме того, это болезни, вызываемые живыми организмами: вирусами, прокариотами и животными. Болезни, вызываемые вирусами и прокариотическими организмами, называют инфекционными. Болезни, вызываемые животными, называют инвазионными или паразитарными.

Медицинская паразитология изучает особенности строения и жизненных циклов паразитов, взаимоотношения в системе паразит-хозяин, а также методы диагностики, лечения и профилактики инвазионных болезней. В связи с тем что большинство паразитов человека относится к типу Простейшие *Protozoa*, а также к группе Черви (гельминты) - плоские *Plathelminthes* и круглые *Nemathelminthes*, - в рамках паразитологии выделяют разделы: медицинскую протозоологию и медицинскую гельминтологию.

Немало животных, имеющих медицинское значение, и в типе Членистоногие *Arthropoda*. Некоторые из них сами являются возбудителями заболеваний,

другие - переносчиками возбудителей паразитарных и инфекционных болезней. Биологию членистоногих - возбудителей и переносчиков (паукообразных, в частности клещей и насекомых) - изучает медицинская арахноэнтомология. Паразиты могут обитать в любых органах человека, поэтому врач любой специальности может встречаться с паразитарными заболеваниями и обязан уметь распознавать их, лечить больных и проводить профилактику заражения паразитами (рис. 18.1).

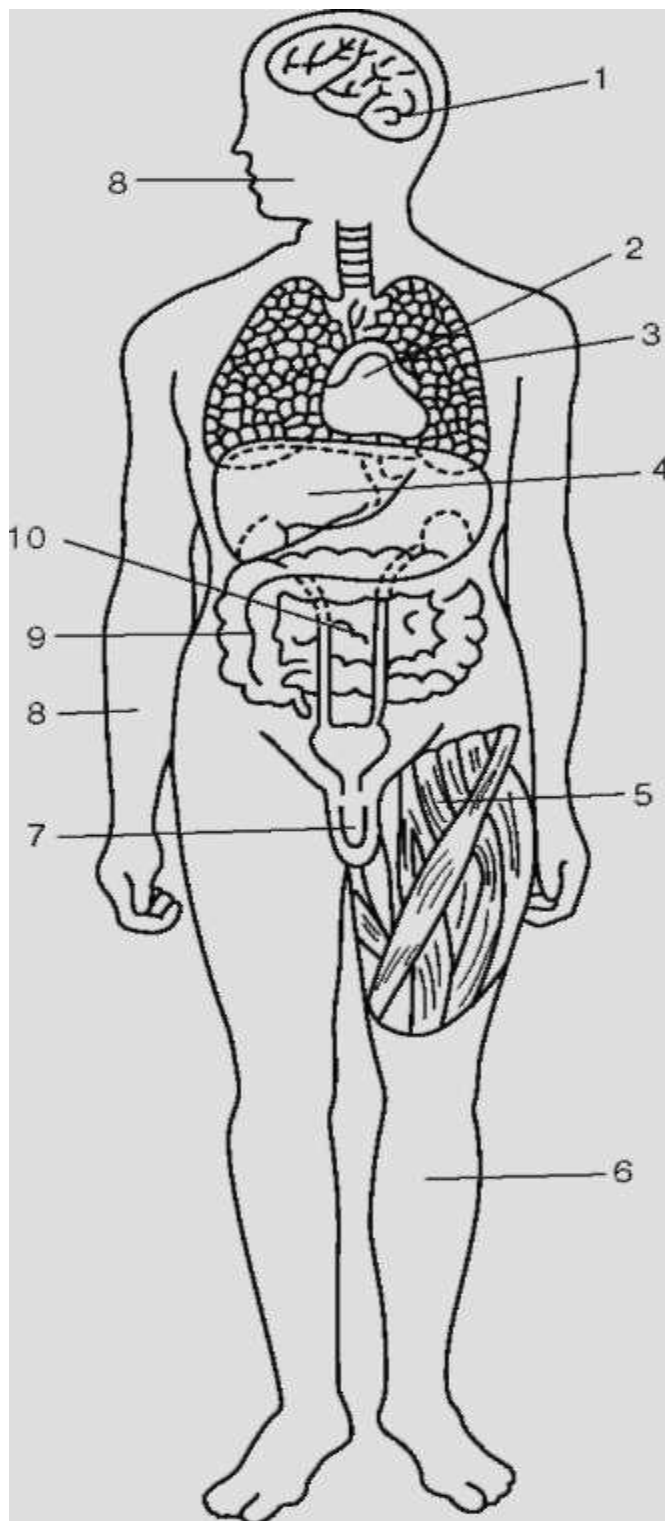


Рис. 18.1. Локализация паразитов в организме человека: 1 - головной мозг (эхинококк, цистицерки свиного цепня, три-паносома, токсоплазма и др.); 2 - кровь (малярийный плазмодий, трипаносома и др.); 3 - легкие (эхинококк, легочный сосальщик и др.); 4 - печень (многие сосальщики, эхинококк, токсоплазма и др.); 5 - скелетные

мышцы (трихинелла, цистицерки свиного цепня и др.); 6 - подкожная клетчатка (ришта и др.); 7 - мочеполовая система (шистосомы, трихомонада и др.); 8 - кожа открытых участков тела (лейш-мания и др.); 9 - толстая кишка (дизентерийная амеба, балантидий, власоглав и др.); 10 - тонкая кишка (лямблия, все цепни, лентецы, аскарида, острица и др.)

## 18.2. ФОРМЫ МЕЖВИДОВЫХ БИОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В БИОЦЕНОЗАХ

Организмы разных видов в биоценозах находятся в постоянном взаимодействии друг с другом. Существуют две основные формы межвидовых взаимодействий: антибиоз и симбиоз.

Антибиоз - невозможность сосуществования двух видов организмов, основанная на конкуренции прежде всего за источники питания. Примером служат взаимоотношения сапрофитных бактерий и ряда плесневых грибов. Первые способны быстро заселять среды, богатые органическими веществами, за счет интенсивного размножения, а вторые, значительно уступая им в этом, приобрели способность делать субстрат неблагоприятным для жизнедеятельности бактерий, выделяя в него продукты своего метаболизма - антибиотики. В результате среда используется либо грибами, либо бактериями, успевшими попасть в нее и размножиться раньше.

Симбиоз в переводе с греческого означает «сожительство». Формы симбиоза разнообразны. В некоторых случаях отношения между организмами разных видов взаимопользны настолько, что раздельное их существование вообще невозможно. Такой симбиоз называют мутуализмом. Пример мутуалистических взаимоотношений - сожительство человека с микрофлорой его кишечника, основным компонентом которой являются разнообразные штаммы бактерий кишечной палочки *Escherichia coli*.

Бактерии в таком сожительстве находят благоприятную среду обитания и неисчерпаемый источник питания. Нормальное же пищеварение в кишечнике человека и всасывание ряда витаминов возможно только при участии бактерий. После длительного лечения больных различными инфекционными заболеваниями с помощью антибиотиков у них нередко наряду с подавлением жизнедеятельности болезнетворных бактерий наблюдается состояние дисбактериоза - гибель нормальных бактерий кишечника и усиленное размножение бактерий, нечувствительных к антибиотикам, и микроскопических грибов, которые, в свою очередь, сами могут стать причиной заболевания. Для восстановления нормальной кишечной микрофлоры часто необходимо искусственное заселение пищеварительной системы человека симбионтными штаммами кишечной палочки. То же касается взаимоотношений человека и нормальной микрофлоры его кожных покровов и слизистых оболочек.

Комменсализм - форма симбиоза, при которой один вид использует остатки или излишки пищи другого, не причиняя ему видимого вреда. Часто комменсалы даже поселяются в теле хозяина, не снижая его жизнеспособности. Примеры комменсалов - непатогенные ротовая и кишечная амебы, живущие в пищеварительной системе человека и питающиеся бактериями.

При хищничестве между организмами разных видов существуют только пищевые взаимоотношения, а пространственные отсутствуют. Хищники используют представителей другого вида для питания однократно, убивая их. При этом они играют роль фактора естественного отбора по отношению к своим жертвам, способствуя выживанию среди них наиболее здоровых, сильных и плодовитых особей.

Наибольшее значение для медицины имеет паразитизм - форма межвидовых взаимоотношений, при которой один вид использует другой как источник питания и среду обитания. В тех случаях когда паразит не живет в организме хозяина, он посещает его для питания многократно.



Рис. 18.2. Терракотовая статуэтка «паразита» - персонажа римской комедии «Паллиата» (184 г. до н.э.)

Слово паразит стало применяться в Древней Греции для обозначения пассивных участников жертвоприношений во время религиозных обрядов. Позже паразитами стали называть непрошенных гостей, а также персонажей драматических произведений, не выполняющих в действии серьезных функций (рис. 18.2). Понятие «паразит» в современном биологическом смысле стало применяться в Европе с XV-XVI вв.

Разные формы симбиотических взаимоотношений организмов не являются абсолютно стойкими и могут переходить друг в друга. Так, комменсалы могут становиться паразитами при ослаблении иммунитета хозяина. При нормальном питании и физическом здоровье хозяина некоторые паразиты могут долгое время не оказывать на него патогенного действия. Некоторые хищники, питающиеся мелкими животными, могут становиться паразитами крупных, и наоборот. Об этом подробнее см. п. 18.5.

Условность классификации биотических связей и нечеткость их отграничения друг от друга отражают эволюцию не только взаимодействующих видов, но и самих межвидовых взаимоотношений.

### 18.3. РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ПАРАЗИТИЗМА В ПРИРОДЕ

Паразитический образ жизни могут вести самые разнообразные организмы, не имеющие между собой ничего общего. Паразитами являются все вирусы. Паразитизм известен среди прокариотических организмов, в царствах Грибы, Растения, Животные. Вирусологи изучает отдельная наука - вирусология. Паразитические прокариоты изучаются микробиологией, паразитические грибы - микологией, паразитизм в растительном мире - фитопатологией, паразиты-животные, или зоопаразиты, - паразитологией.

От общего числа известных видов животных зоопаразиты составляют 6-7%.

Однако среди первично примитивных форм паразитизм встречается чаще, нежели среди высокоорганизованных организмов. Действительно, большая часть паразитов относится к типам Простейшие, Плоские черви, Круглые черви и Членистоногие. В целом в 17 классах вторичноротых животных паразитизм встречается только у отдельных видов, в то время как из 37 классов первичноротых в 20 классах паразитизм - обычное явление, а 6 классов представлены исключительно паразитами. В подтипе Позвоночные паразитизм встречается в классе Кругло-ротые, к которому относятся миноги и миксины - водные организмы, присасывающиеся к покровам рыб и питающиеся кровью, и в классе Млекопитающие в отряде рукокрылых. Это группа южноамериканских летучих мышей-вампиров. В обоих случаях паразитизм позвоночных представлен в виде временного и больше напоминает хищничество, с которым связан по происхождению.

Таким образом, одна из предпосылок к паразитическому образу жизни - исходно низкий уровень организации. Если паразитический образ жизни избирают организмы, принадлежащие к высокоорганизованным группам, у них обычно проявляется вторичное упрощение строения и физиологии. Например, мухи-кровососки, в ряду которых обнаруживается постепенная утрата таких характерных для насекомых структур, как крылья (рис. 18.3).

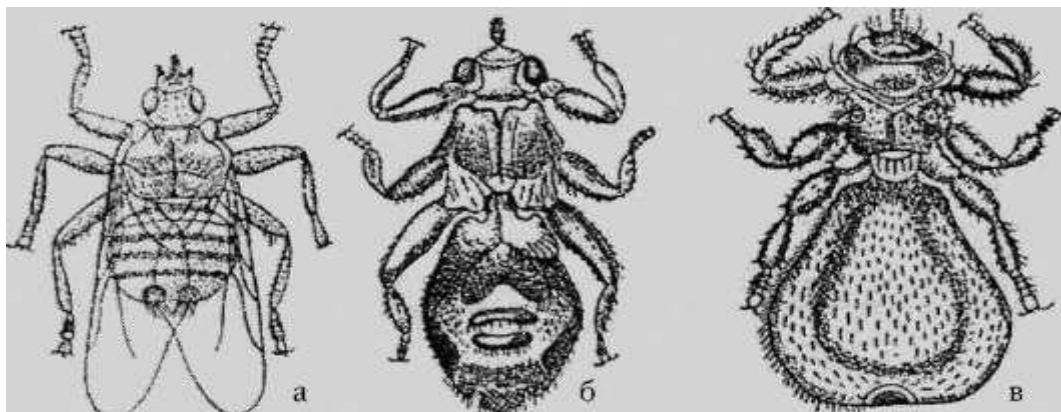


Рис. 18.3. Мухи-кровососки разных видов семейства *Hippoboscidae* с разной степенью редукции крыльев: а - *Lychnia maura*; б - *Lipoptena cervi*; в - *Melophagus ovinus*

Кроме того, большинство паразитов имеют малые размеры, по крайней мере, по сравнению с хозяевами. Поэтому наибольшее число специализированных паразитов встречается в систематических группах, представленных мелкими животными.

Встречаются и очень крупные паразиты, такие, как широкий лентец, достигающий 10-12 метров в длину, или круглый червь *Placentonema gigantissima*, длиной 30 м и более, но масса их тела обычно достигает лишь нескольких десятков граммов, что по сравнению с размерами их хозяев представляет ничтожные величины. Действительно, первый вид обитает в кишечнике человека и крупных хищных животных, а второй - в плаценте кашалотов.

## 18.4. КЛАССИФИКАЦИЯ ПАРАЗИТИЗМА И ПАРАЗИТОВ

Формы паразитизма чрезвычайно многообразны, и классификация их возможна по разным критериям. С точки зрения обязательности паразитического образа жизни для данного вида различают истинный и ложный, а также облигатный и факультативный паразитизм.

При истинном паразитизме взаимоотношения между паразитом и хозяином закономерны и имеют эволюционную основу. Паразитология изучает в основном феномен истинного паразитизма.

О ложном паразитизме говорят, когда паразитизм - явление для данного вида случайное и собственно паразитизмом не является. В нормальных условиях данный вид ведет свободный образ жизни. При попадании в организм другого вида ложный паразит может некоторое время сохранять жизнеспособность и нарушать жизнедеятельность хозяина. Примеры ложного паразитизма - случаи обнаружения пиявок в носовой полости и носоглотке человека. Ложный паразитизм пиявок может привести хозяина к смерти в связи с закупоркой дыхательных путей или из-за носовых кровотечений, которые они могут вызвать. В клинике детской оториноларингологии хорошо известны случаи попадания различных насекомых, паукообразных и многоножек в наружный слуховой проход и органы дыхательной системы. Пытаясь выйти в окружающую среду, они вызывают неприятные ощущения и могут повреждать слизистые оболочки и вызывать воспалительные процессы.

Облигатный паразитизм - паразитизм, обязательный для данного вида организмов. Абсолютное большинство видов паразитов относится к этой группе.

Факультативные паразиты способны вести свободный образ жизни, но, попадая в организм хозяина, проходят в нем часть цикла своего развития и нарушают его жизнедеятельность. Таковы многие виды си-нантропных мух, личинки которых могут нормально развиваться либо в пищевых продуктах человека, либо в его кишечнике, вызывая кишечный миаз (см. п. 21.2.4).

По времени контакта хозяина и паразита паразитизм бывает временным и постоянным. Временные паразиты обычно посещают хозяина только для питания. Это в основном кровососущие членистоногие. Постоянные паразиты подразделяются на стационарных и периодических.

Стационарные паразиты всю жизнь проводят на хозяине или внутри него, например вши, чесоточный клещ, трихинелла спиральная и многие другие. Периодические паразиты часть своего жизненного цикла проводят в паразитическом состоянии, остальное время обитают свободно. Типичный паразит такого рода - угрица кишечная.

Нередко паразитический образ жизни ведут только личинки, в то время как половозрелые формы остаются свободноживущими. Паразитизм такого рода называют ларвальным (личиным). Примерами служат вольфартова муха, оводы и др. (см. п. 21.2.4). Противоположное явление, когда паразитирует половозрелая форма, а личинка обитает в открытой природе, называют имагинальным паразитизмом. К паразитам этого типа относят, например, анкилостомид, личинки которых живут в почве, а взрослые стадии - в двенадцатиперстной кишке человека.

Особенно большое медицинское значение имеет классификация паразитов по их локализации в организме хозяина. Эктопаразиты находятся на покровах хозяина. К ним относят кровососущих насекомых и клещей. Эндопаразиты обитают внутри хозяина. Их подразделяют на паразитов, обитающих в полостных органах, связанных с внешней средой (пищеварительная, дыхательная и мочеполовая системы), и паразитов тканей внутренней среды (опорно-двигательный аппарат, система крови, соединительная ткань).

Примеры первых - аскарида, легочный сосальщик, урогенитальная трихомонада, вторых - ришта, малярийный плазмодий, лейшмании.

Выделяют также экологическую группу организмов, называемых паразитоидами. К паразитоидам относятся наездники - перепончатокрылые насекомые, родственные осам. Они откладывают свои яйца в живых личинок либо даже в яйца других насекомых. Развитие личинок наездников и их хозяев обычно вначале идет синхронно. Личинки наездников, развиваясь в теле хозяина, на первых этапах развития ведут себя как типичные паразиты, однако, к моменту превращения во взрослые формы, обычно приводят его к гибели.

Любой подход к классификации паразитизма не дает возможности строго разграничить формы этого сложного экологического явления. Многие виды на протяжении жизненного цикла могут быть по отношению к разным хозяевам и ларвальными, и имагинальными паразитами. Так, сосальщики на начальных этапах развития ведут свободный образ жизни. Позже их личинки обитают в промежуточном хозяине, затем вновь образуются свободноживущие личинки, которые, обнаружив второго промежуточного или окончательного хозяина, паразитируют у последнего на половозрелой стадии.

Паразиты в процессе жизнедеятельности нередко осуществляют миграцию в организме хозяина и способны таким образом вначале обитать в полостных органах, а затем перемещаться в ткани внутренней среды. Таковы трихинелла и свиной цепень. Возможен переход от эктопаразитизма к паразитированию в тканях внутренней среды. К таким видам относятся, например, личинки вольфартовой мухи.

Отсутствие четких границ между разными формами паразитизма отражает объективную ситуацию - эволюцию этого экологического феномена.

Своеобразной экологической группой паразитов являются сверхпаразиты. В качестве среды обитания и источника питания они используют другие паразитические организмы. Обычно сверхпаразиты еще более мелкие и низко организованные, чем паразиты (рис. 18.4). Они могут поражать как простейших, так и многоклеточных паразитов. Сверхпаразитизм - очень широко распространенное явление. Так, подсчитано, что только один вид свободноживущих бабочек - луговой мотылек *Loxostege sticticalis* - является хозяином 40 видов паразитов, за счет которых существуют еще 12 видов сверхпаразитов. Среди сверхпаразитов, обитающих в паразитах человека, известны несколько видов микроспоридий, относящихся к классу споровиков и встречающихся в цитоплазме балантидия (см. п. 19.2.3), в клетках паренхимы цепней (см. п. 20.1.2) и в гонадах аскарид (см. п. 20.2.1).

Сверхпаразиты имеют огромное экологическое значение, выполняя функции стабилизаторов численности популяций паразитов. Медицинское значение сверхпаразитов еще недостаточно изучено, но не исключено, что и в популяциях человека они могут играть роль факторов, сдерживающих численность паразитов.

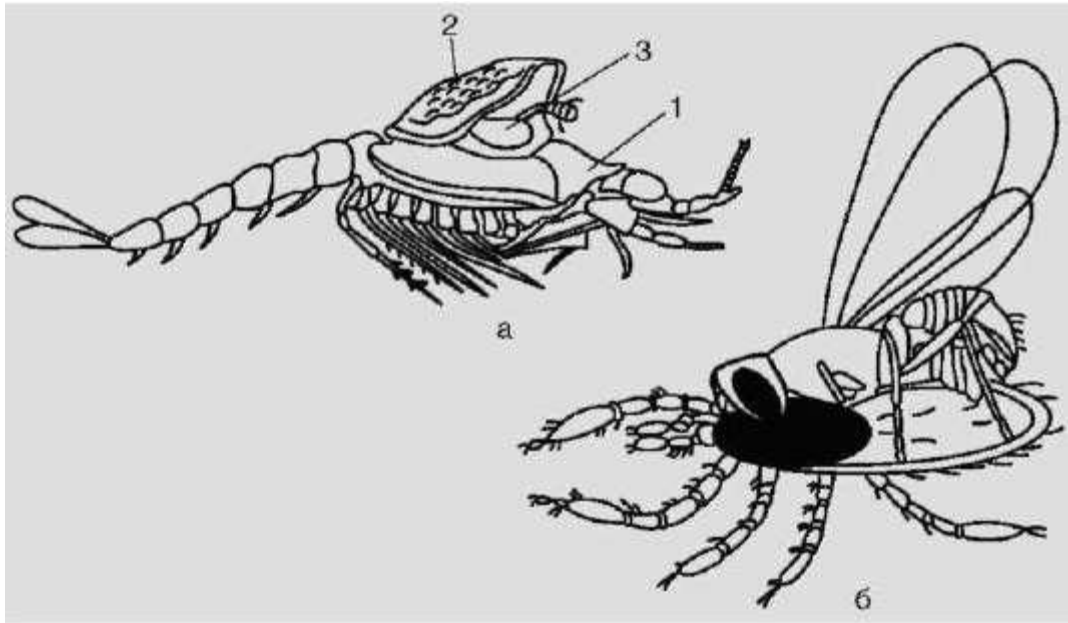


Рис. 18.4. Сверхпаразиты: а - рачок *Erythrops* (1) с паразитическим ракообразным *Aspidophryxus* (2), на котором находится сверхпаразит *Aspidoecia normani* (3); б - наездник *Ixodiphagus* sp. откладывает яйцо в нимфу собачьего клеща

### 18.5. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА

Явление паразитизма, как и любой другой экологический феномен, возникло различными путями. С одной стороны, по-разному развиваются взаимные адаптации паразитов и хозяев в разных систематических группах организмов - классах и типах, с другой - различны направления эволюции, ведущие к возникновению разнообразных форм паразитизма. Первый подход к исследованию происхождения паразитизма конкретен. Он используется при изложении материала по частной паразитологии в разделах, посвященных описанию характеристик типов и классов паразитических организмов и их экологических групп. Второй подход вскрывает общие закономерности перехода к паразитическому существованию вне зависимости от систематического положения организмов, занимающих новые экологические ниши.

Наиболее просто объясняется происхождение эктопаразитизма. Один из путей к этому - через увеличение количества источников питания с последующей их сменой. Так, многие насекомые имеют колюще-сосущий ротовой аппарат, питаются соками растений. Но питание за счет прокалывания ткани и всасывания жидкости и есть способ поглощения пищи всеми кровососущими членистоногими, ряд которых, потребляя кровь человека и теплокровных животных, продолжает пользоваться также и соками растений.

Другой путь, ведущий к эктопаразитизму, - хищничество. Активные хищники, осваивающие для питания все более крупные жертвы, становятся вначале временными, а затем и постоянными эктопаразитами за счет удлинения контактов с организмом хозяина. Так, многие пиявки, ведущие себя как хищники по отношению к мелким организмам, становятся паразитами более крупных животных, питаются их кровью. Увеличение продолжительности питания - основное направление перехода от временного к постоянному эктопаразитизму. Действительно, из большого количества кровососущих форм членистоногих наиболее длительное питание на хозяине характерно именно для постоянных паразитов, степень контакта которых с хозяевами наиболее высока.

Иной путь возникновения эктопаразитизма - через усиление контакта так называемых гнездовых паразитов с поверхностью тела хозяина. Животные, обитающие в убежище другого вида, могут питаться его перьями, волосами и отпадающими чешуйками



кожного эпидермиса. Переход к постоянному обитанию на поверхности тела хозяина дает паразиту большие преимущества. Возможно, так возник паразитизм пухоедов, власоедов птиц и млекопитающих и группы клещей - обитателей эпидермиса животных и человека.

Основная масса случаев эндопаразитизма в полостных органах, имеющих связь с внешней средой, представляет собой явление, развившееся в результате случайного заноса в организм цист, яиц или личинок свободноживущих видов, предварительно имеющих адаптации к обитанию в почве или в воде, содержащей избыток органического вещества. Примером является угрица кишечная, которая в своем развитии сохранила возможность обитать и размножаться как в почве, так и в организме человека (см. п. 20.2.1.1).

Возможен переход к паразитированию в одном хозяине послепредварительной адаптации к обитанию в другом, служащем источником питания первого. Так, известен целый ряд гельминтов, которые, обитая в кишечнике рыбы, не перевариваются в пищеварительной системе хищников, съевших паразитов вместе с хозяином и продолжающих паразитировать в кишечнике или тканях уже нового вида (см. п. 20.1.2.1).

Не исключается и вариант перехода к полостному паразитизму видов, предварительно адаптированных к эктопаразитизму. Этим путем, вероятно, эволюционируют некоторые насекомые, большую часть цикла развития проводящие в ротовой полости птиц, но выходящие для размножения на перьевой покров их головы.

Наиболее сложно и многообразно происхождение паразитов тканей внутренней среды. Один из путей - через изменение инстинкта откладки яиц и предварительных адаптаций к эктопаразитизму. Таким путем, вероятно, произошел тканевой паразитизм личинок некоторых мух, в том числе оводов (см. п. 21.2.4), откладывающих яйца на поверхности кожи и слизистых оболочек животных и человека. Личинки при этом вскоре погружаются под покровы и ведут типичный эндопаразитический образ жизни.

Многие паразиты приспособились к обитанию в тканях после освоения полостных органов, связанных с внешней средой. Так, по-видимому, шла эволюция паразитизма у ленточных червей, у трихинеллы спиральной (см. п. 20.2.1.2). В цикле развития этих паразитов имеются формы, обитающие как в кишечнике, так и в тканях.

Некоторые паразиты внутренней среды возникли, вероятно, предварительно адаптировавшись к обитанию в пищеварительной системе членистоногих, а с переходом последних к гематофагии заселили новую и труднодоступную экологическую нишу - кровь и другие ткани мезо-дермального происхождения. Таким образом, путей перехода к паразитизму у разных видов животных много, но несомненным остается одно: паразитизм - явление вторичное. Об этом свидетельствует наличие в жизненных циклах многих, даже наиболее специализированных паразитов, свободноживущих стадий, рекапитулирующих свободный образ жизни предков (см., например, п. 20.1.1).

## **18.6. АДАПТАЦИИ К ПАРАЗИТИЧЕСКОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ: ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ**

Переход к паразитическому образу жизни отражает адаптивное направление эволюционного процесса. Он открывает организмам, вставшим на путь паразитизма, практически неограниченные источники питания, которые легко использовать: кровь, тканевую жидкость, живые клетки хозяина, либо, в случае обитания в пищеварительной трубке, - полупереваренные ферментами хозяина белки, жиры, углеводы и продукты их гидролиза - аминокислоты, жирные кислоты, моносахариды.

Проблема расселения паразитов также в значительной степени решается хозяевами. В связи с этим ареалы обитания паразитов соответствуют области расселения их хозяев.

Если паразит развивается с обязательной сменой нескольких хозяев, то его ареал охватывает зону совместного обитания всех хозяев, необходимых для прохождения его цикла развития. Расселение паразитов в значительной степени зависит от двигательной активности хозяев, интенсивности их размножения, частоты их контактов друг с другом.

Эндопаразиты находят в организме хозяина максимально благоприятную среду обитания, постоянство которой поддерживается механизмами его гомеостаза. С другой стороны, обитание в организме другого вида приносит много сложностей в жизнь паразитов. Во-первых, необходимо решать задачи обеспечения смены поколений, встречи особей разных полов при размножении, достаточной плодовитости в связи с малой вероятностью попадания следующих поколений к специфическим хозяевам. Кроме того, паразиты должны найти в организме хозяина место с оптимальными условиями существования и надолго закрепиться в нем. При этом они должны быть устойчивы по отношению к защитным механизмам хозяина, противодействующим обитанию в нем паразита. Наконец, паразиты обычно не приводят хозяина к гибели, так как гибель хозяина естественно влечет за собой и гибель паразита. Поэтому большинство видов паразитов формируют с хозяевами относительно равновесные системы, позволяющие долгое время сосуществовать ее обоим компонентам. Некоторые паразиты, например трипаномы, обладают туморотропизмом, поселяясь в первую очередь в опухолевых клетках и разрушая их. Рост опухоли при этом затормаживается, жизнь хозяина удлиняется, и паразиты используют возможность долгое время сосуществовать с ним и активно расселяться.

Переход к паразитическому образу жизни сопровождается появлением у паразитов ряда адаптаций, облегчающих их существование, развитие и размножение в специфических условиях организма хозяина. Разнообразие форм паразитизма, различное систематическое положение паразитов (их принадлежность к разным отрядам, классам и типам), а также обитание их в разных органах и системах хозяина обуславливают многообразие этих адаптаций.

Однако некоторые приспособления являются абсолютно универсальными. К ним в первую очередь относятся высокая плодовитость и особенности половой системы. Действительно, возможность оставления потомства и попадания его в благоприятную среду - организм хозяина - у паразитов часто ничтожна. В связи с этим интенсивность размножения паразитов по сравнению со свободноживущими формами гораздо выше. Достигается это разными способами. У многоклеточных это сильная степень развития половой системы и образование огромного количества половых продуктов. Этому способствуют первичный гермафродитизм плоских червей, изначально высокая плодовитость круглых червей и основной массы членистоногих.

В ряде случаев все тело паразитического организма состоит практически только из гипертрофированной половой системы, структурно и функционально полностью интегрированной в организм хозяина.

Многие паразиты являются гермафродитами, что позволяет им размножаться половым путем даже при попадании в организм хозяина только одного паразитического организма. Некоторые организмы, будучи гермафродитами, приобрели способность соединяться попарно еще на личиночных стадиях развития таким образом, что их половые системы оказываются сросшимися на протяжении всей жизни, что обеспечивает им постоянное перекрестное оплодотворение (рис. 18.5). Некоторые раздельнополые паразиты, например кровяные сосальщики, на протяжении большей части жизни также находятся в постоянном тесном контакте друг с другом (см. рис. 20.4).

Нередко высокая интенсивность полового размножения дополняется размножением личиночных стадий жизненного цикла. Особенно это характерно для

сосальщиков, личинки которых размножаются парте-ногенетически, а личинки некоторых ленточных червей - внутренним или наружным почкованием.

Некоторые паразиты из типа простейших приобретают способность к множественному делению - шизогонии, когда из одного паразита может образоваться более 1000 дочерних особей, или к спорогонии, в результате которой из одной особи могут образоваться десятки тысяч организмов следующего поколения.

Практически у всех эктопаразитов и паразитов, обитающих в полостных органах, имеются адаптации для прикрепления к телу хозяина.

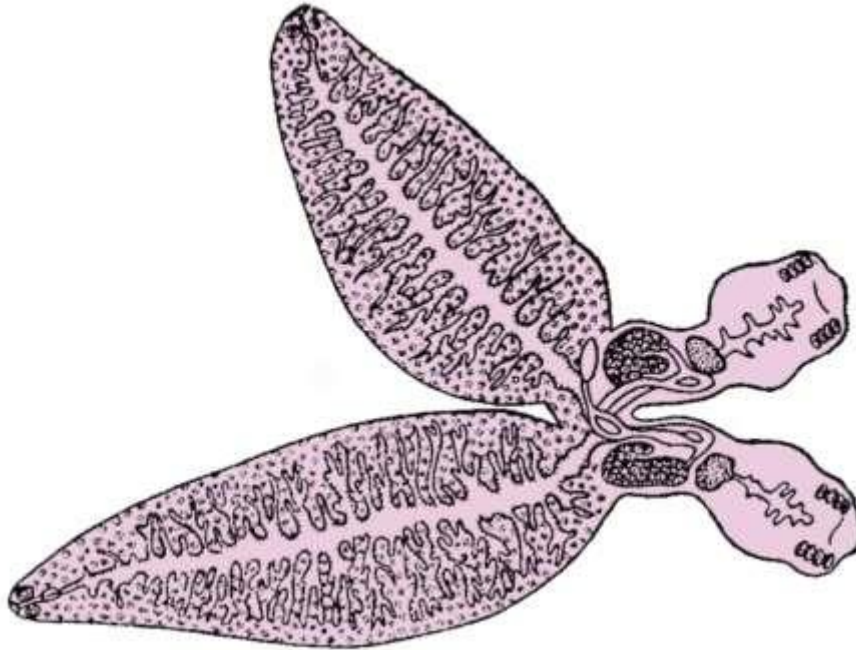


Рис. 18.5. *Diplozoon paradoxum* - два организма, сросшиеся органами половой системы

Они встречаются у простейших (присасывательные диски лямблий), у гельминтов (присоски, шипики, крючья плоских червей, хитинизированный ротовой аппарат ряда круглых червей) и паразитических членистоногих (своеобразные конечности) (рис. 18.6).

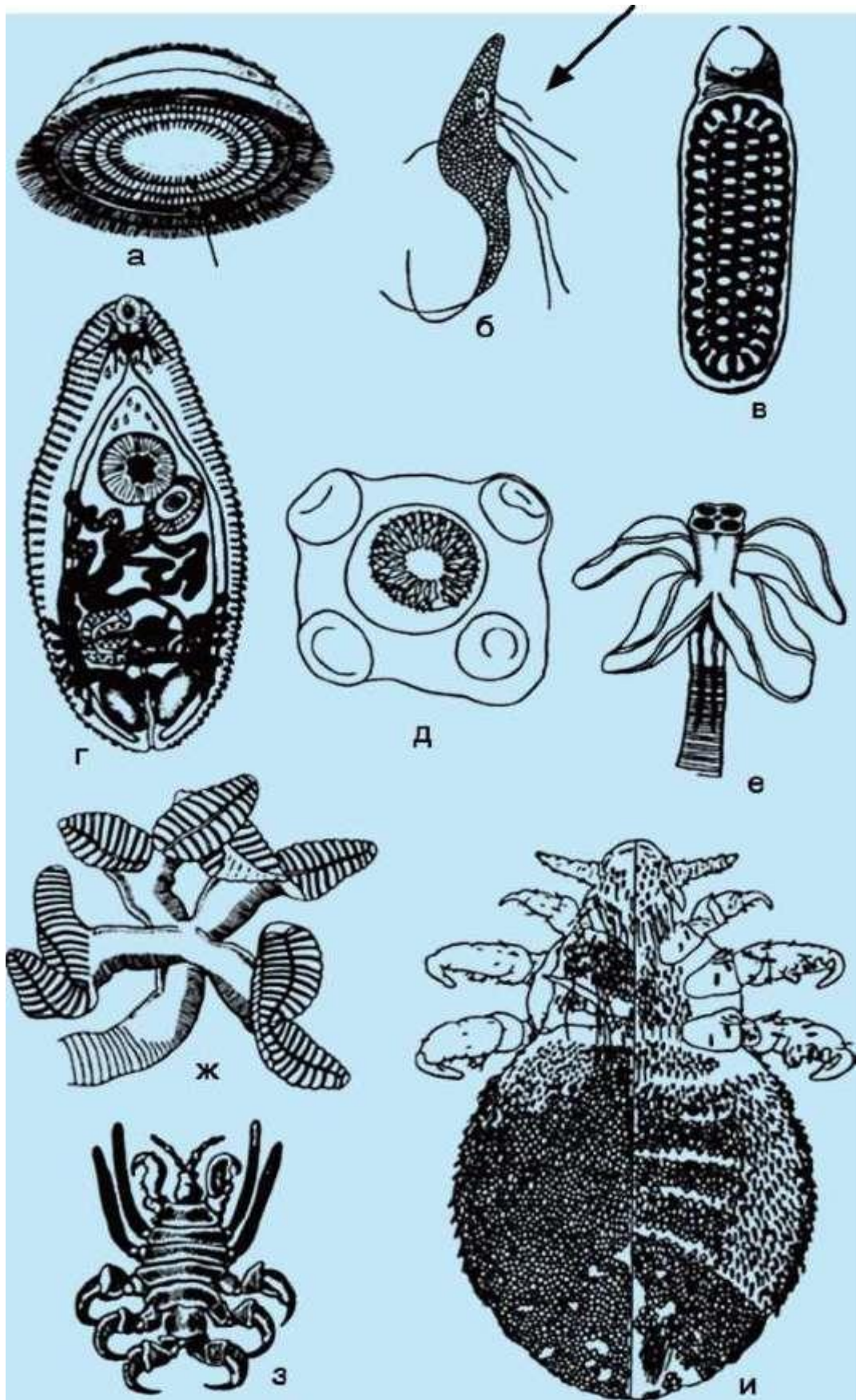


Рис. 18.6. Органы прикрепления паразитов. Присасывательные диски у инфузории (а) и лямблии (б) (указаны стрелками), сложная присоска (в) и кутикулярные шипики на коже (г) у сосальщиков, крючья и сложные присоски на головках ленточных червей (д, е, ж), конечности, служащие для прикрепления, у ракообразного (з) и насекомого (и)

Эндопаразиты, обитающие в полостных органах, имеют покровы, обладающие антиферментными свойствами, быстро регенерирующие либо вообще непроницаемые для ферментов хозяина. Паразиты, живущие в тканях внутренней среды, часто там инкапсулируются (рис. 18.7).

Паразиты, питающиеся кровью (представлены в основном членистоногими), имеют колюще-сосущий ротовой аппарат, а также сильно растяжимый хитиновый покров, часто разветвленную пищеварительную трубку, антикоагулянтные свойства слюны и консервантные свойства ферментов пищеварительной системы. Последние признаки характерны также для червей - гематофагов (рис. 18.8).



Рис. 18.7. Паразиты, обитающие в тканях хозяев: а - личинка трихинеллы, инкапсулированная в мышце; б - личинка кошачьего сосальщика, инцистированная в подкожной жировой клетчатке рыбы

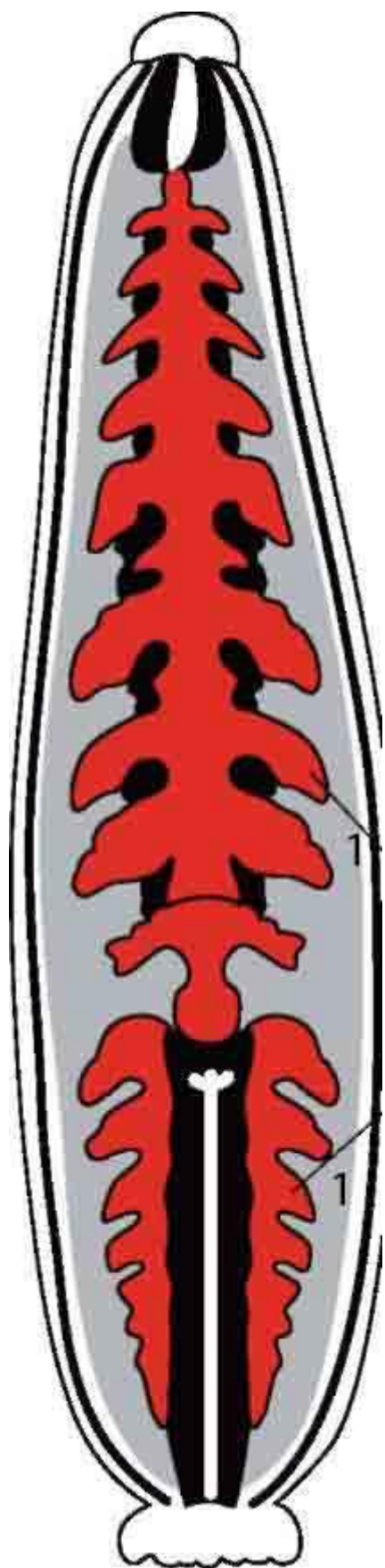


Рис. 18.8. Пищеварительная система пиявки: 1 - слепые выросты кишечника

Эндопаразиты, активно отыскивающие хозяина, обладают органами ориентации в среде, используемыми для поисков хозяина (светочувствительные глазки, термо- и хеморецепторы), и органами передвижения.

Передний конец тела паразитов, внедряющихся в организм хозяина, снабжен органами проникновения - специализированными железами, колющими стилетами и т.д. Это касается даже некоторых простейших, способных проникать в ткани хозяина через неповрежденные покровы (рис. 18.9).

Все паразиты, развивающиеся со сменой хозяев, используют в качестве таковых виды, связанные между собой непосредственными пищевыми взаимоотношениями или обитающие в одной среде. Большинство промежуточных хозяев являются источником питания для основных. Другой распространенный путь попадания паразита в организм хозяина - это использование многочисленных переносчиков, которые обеспечивают не только постоянную циркуляцию паразитов в экологических системах, но и их широкое расселение.

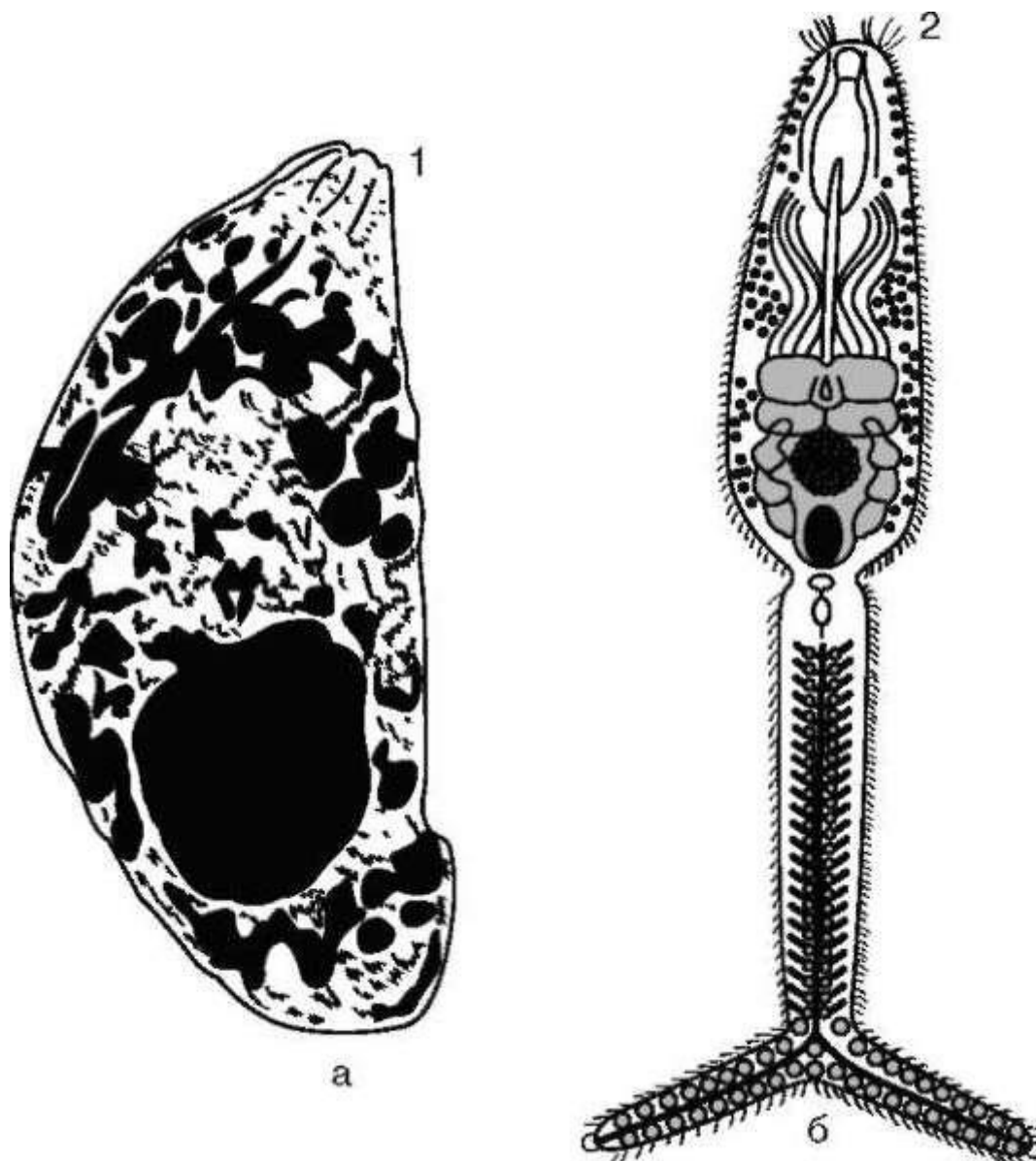


Рис. 18.9. Приспособления, служащие для проникновения в организм хозяина: а - простейшее токсоплазма: 1 - коноид; б - церкарий - личинка кровяного сосальщика: 2 - колющие стилеты

Высшей степенью адаптации паразитов к хозяевам является наблюдаемая часто полная зависимость паразита от жизнедеятельности хозяев. При этом паразит нередко вызывает такие реакции хозяина, которые обеспечивают максимальную вероятность заражения последнего. Так, самки остриц, откладывая яйца в области

анального отверстия, вызывают зуд. Расчесывание зудящих мест способствует распространению яиц этого паразита руками по окружающим предметам. Таким же образом обеспечивается расселение чесоточного клеща. Зуд в пораженной конечности, прекращающийся от соприкосновения с водой, способствует циркуляции в природе такого паразита, как ришта. Лихорадочное состояние, обильное потоотделение, а часто и замутненное сознание больных паразитарными заболеваниями, распространяющимися с помощью кровососущих членистоногих, привлекает переносчиков нередко с больших расстояний и также полезно для паразитов.

Нередко особенности жизнедеятельности паразитов оказываются синхронизированными с образом жизни хозяев. Так, откладка яиц кровяными сосальщиками происходит обычно в самое жаркое время суток, когда наиболее вероятен контакт хозяев с водой, куда для развития должны попасть яйца этих паразитов. В это же время в поверхностных слоях воды скапливаются в поисках хозяев церкарии этих сосальщиков. Таким образом облегчается циркуляция паразита сразу на двух стадиях его жизненного цикла (см. п. 20.1.1.2). Если в циркуляцию паразита включены несколько хозяев, то наблюдаются их взаимные адаптации, оказывающиеся выгодными паразитам и обеспечивающие его эффективное развитие. Так, рождение и выход личинок филярий в кровеносные сосуды человека происходят в часы суток, соответствующие периоду максимальной активности кровососущих насекомых-переносчиков (см. п. 20.2.1.2).

Нередко паразиты даже модифицируют поведение одних хозяев таким образом, что в результате облегчается их попадание к другим. Так, рыбы, пораженные личинками ленточных червей, плавают в основном у поверхности воды и чаще вылавливаются рыбаками и хищными животными. Ленточные черви, использующие в качестве промежуточных хозяев копытных животных, снижают их жизнеспособность, и, таким образом, хищники поедают их в первую очередь. Сосальщики, заражающие травоядных животных и человека через случайное проглатывание насекомых, вызывают обездвиживание последних и плотное прикрепление к растениям, облегчающее им попадание в пищеварительный тракт хозяина (см. п. 20.1.1.3).

Личинки ленточного червя *Multiceps ovis* поселяются обычно в одном из полушарий мозжечка овцы, козы или оленя - промежуточных хозяев паразита. При этом у животного нарушаются чувство равновесия и координация движений и оно начинает передвигаться кругами. Такое необычное поведение привлекает внимание хищников, которые без труда завладевают добычей, поедают ее и становятся окончательными хозяевами паразита.

Во время лихорадочного состояния у больного малярией усиливается потоотделение и часто наступает помутнение сознания. Комары, ориентирующиеся в поисках хозяина-прокормителя обонятельными и терморцепторами, легче находят больных, чем незараженных людей, питаются их кровью и заражаются сами. Таким образом обеспечивается дальнейшая циркуляция паразитов в человеческих популяциях.

Некоторые паразиты приводят к перестройке тела своих хозяев в направлении, выгодном для прохождения их собственного цикла развития. Так, сосальщик рода *Leucochloridium*, на половозрелой стадии паразитирующий у дроздов, обитает на личиночных стадиях в организме наземной улитки *Succinea*, поселяясь в одном из ее щупалец, которое при этом резко увеличивается, приобретает яркую окраску и пульсирует. При этом меняется и поведение зараженных улиток: они перемещаются на наиболее открытые части растений. Птицы издали замечают зараженных моллюсков и поедают их, сами при этом заражаясь.

Еще более яркий пример подобного рода - взаимоотношения простейшего из рода *Nosema* со своим хозяином - личинкой мучного хруща. Паразиты выделяют вещество, соответствующее по действию ювенильному гормону насекомых,



подавляющему превращение личинок во взрослые формы. Личинки при этом растут, достигая гигантских размеров и надолго обеспечивая паразитов оптимальным местом обитания и обилием пищевых продуктов.

Сходного результата, но иным путем достигает ракообразное *Sacculina*, паразитирующая в организме краба. Ее тело подверглось глубокой дегенерации и состоит из гипертрофированной половой системы и ветвящихся корнеобразных отростков, проникающих во все органы хозяина. В первую очередь паразит полностью разрушает половую систему хозяина, заставляя его тратить энергию не на размножение, а на рост собственного тела.

Химическое воздействие личинок печеночного сосальщика - ре-дий - на моллюсков, в которых они паразитируют, также приводит к подавлению развития их половой системы, но при этом у моллюсков резко утолщаются раковины и удлиняется продолжительность жизни. Это создает оптимальные условия для долгого и безопасного развития личинок паразита.

Паразитические простейшие, обитающие в цитоплазме клеток своих хозяев, приобрели способность проникать в них, используя свойства специфических мембранных белков *CD* (*cluster differentiation*) плазмолеммы (подробнее см. п. 19.3.). Они способны синтезировать белки-лиганды, структура которых адекватна определенным белкам *CD* хозяина, используя их как своеобразные рецепторы, и легко проходят сквозь мембрану в цитоплазму клетки хозяина. Так, возбудитель трехдневной малярии *Plasmodium vivax* и возбудитель болезни Чагаса *Trypanosoma cruzi* используют для этого рецепторный белок *CD234*.

Циклы развития многих паразитов полностью зависят от гормонального статуса хозяина таким образом, что момент полового созревания и размножения обоих взаимодействующих видов по времени совпадает. Гормоны гипофиза и половых желез хозяев в этом случае также регулируют половое размножение паразитов. Примеры - синхронное размножение лягушек и их паразитов - простейших и сосальщиков, а также кроликов и обитающих на их шерсти кроличьих блох. В последнем случае в яичниках блохи гаметогенез начинается только после кровососания на беременных крольчихах, кровь которых содержит высокие концентрации эстрогенов. Это обеспечивает новым поколениям паразитов возможность с легкостью инвазировать новорожденное потомство хозяина.

Известно, что возбудитель американского трипаносомоза *Trypanosoma cruzi* обладает туморотропизмом и противоопухолевой активностью. В экспериментах с мышами, зараженными трипаносомозом, которым предварительно были привиты злокачественные опухоли, было обнаружено, что опухолевые клетки HeLa поражаются паразитами в 10-40 раз интенсивнее, чем нормальные, а у 50% мышей с опухолью Саркома-37 рост ее полностью прекращается. Во всех исследованных случаях наблюдается активация иммунитета в виде интенсификации пролиферации Т-лимфоцитов, жизнь хозяина удлиняется, и паразиты получают возможность долгое время сосуществовать с ним и активно расселяться (подробнее см. п. 19.3.2). Считается, что противоопухолевая активность трипаносомы связана с особенностями организации ее митохондриальной ДНК.

Сходные данные получены при исследовании действия антигенов токсоплазмы и яиц ряда круглых червей на мышей, которым предварительно были привиты разные злокачественные опухоли. Во всех случаях наблюдалось существенное торможение роста опухолей.

Отмеченные особенности паразитов дают им возможность надолго сохранить живым своего хозяина, а значит, и выжить, размножиться и при соответствующих условиях продолжить расселение, инвазируя новых хозяев.

Рассмотренные морфологические и физиологические адаптации паразитов и адекватные им изменения, наблюдаемые в организме их хозяев, оказываются полезными паразитам, а одинаковые результаты этих изменений при многообразии конкретных форм их достижения в парах «паразит-хозяин» - яркие примеры параллелизмов и конвергенций в процессе макроэволюционных преобразований в живой природе.

Одновременно с перечисленными признаками свойства паразитов переживать неблагоприятные условия внешней среды являются также несомненными адаптациями к паразитизму. Большинство простейших, заражение которыми происходит без участия переносчиков, во внешней среде способны инцистироваться. Яйца большинства гельминтов обладают феноменальной устойчивостью к неблагоприятным воздействиям. Капсулы с личинками трихинелл переносят не только промораживание, кипячение, но и многократное прохождение через пищеварительную систему рыб, земноводных, птиц, насекомых и ракообразных, не теряя жизнеспособности.

Для большинства паразитов, переживших нахождение во внешней среде или в промежуточном хозяине в покоящихся стадиях и попавших в организм окончательного хозяина, существует комплекс условий, дающий сигнал к началу активной жизнедеятельности. У млекопитающих он часто неспецифичен: это температура тела около 37 °С, водная среда и высокая ее кислотность, а также наличие ферментов желудочного сока. Такие условия характерны для желудка любого млекопитающего, поэтому цисты, яйца и другие инвазионные стадии паразитов, обитающие у разных млекопитающих, могут, попадая в желудок человека, начинать развитие. Некоторые из них проходят лишь часть цикла и, не находя специфических условий, гибнут (см. п. 20.2.1.3), успевая, однако, привести к тяжелым последствиям.

Указанные особенности паразитов, общие для многих из них, не состоящих в родстве, возникли в разных их группах независимо друг от друга, что иллюстрирует конвергентный характер эволюции организмов разных видов, классов и типов, адаптирующихся к сходным условиям.

## **18.7. ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА**

Экологическое значение паразитизма в первую очередь состоит в том, что паразиты выступают как фактор естественного отбора, регулируя численность популяций хозяев.

Это проявляется, с одной стороны, в том, что ослабленная паразитами часть популяции хозяина либо гибнет, либо не достигает половой зрелости. Часто у хозяев паразитов снижается репродуктивный потенциал. В то же время паразиты, элиминируя из популяций хозяев ослабленных особей с низким уровнем иммунитета, способствуют выживанию и преимущественной репродукции более жизнеспособных особей.

Широко известна роль таких кровяных паразитов, как малярийный плазмодий, в сохранении состояния генетического полиморфизма популяций человека по генам различного рода гемоглобинопатий (см. рис. 12.9).

Существует много примеров, свидетельствующих и о том, что паразитические виды могут приводить также к увеличению общего видового разнообразия популяций в экологических системах. Так, два близких вида жуков р. *Tribolium* обычно не могут сосуществовать в одной среде, так как один вид размножается быстрее другого и быстро

его вытесняет. Наличие в среде одноклеточного паразита р. *Adelina* снижает интенсивность размножения первого в большей степени, чем второго. В результате сосуществование обоих видов жуков становится возможным.

Сходная форма взаимоотношений видов хозяев и паразита описана на примере совместного обитания на острове Сан-Мартен двух видов южноамериканских ящериц р. *Anolis* и споровика р. *Plasmodium*, близкого к возбудителям малярии человека. Один из видов этих ящериц характеризуется высокой устойчивостью к паразиту, а другой такой устойчивостью не обладает. На территории, свободной от возбудителя заболевания, обитает только один вид, высокочувствительный к нему. На других же участках острова, где *Plasmodium* распространен, встречаются представители обоих видов ящериц.

## 18.8. ЦИКЛ РАЗВИТИЯ ПАРАЗИТОВ И ОРГАНИЗМ ХОЗЯИНА

Онтогенез паразитов обычно бывает сложнее, чем развитие свобод-ноживущих видов. Действительно, свободноживущие организмы довольно легко преодолевают проблемы размножения и расселения, что значительно сложнее для паразитов. Поэтому большинство паразитов развивается сосложным метаморфозом, включающим много личиночных стадий, обитающих в разных средах и выполняющих разные функции: расселения, активного роста, пассивного ожидания попадания в другую среду обитания и иногда даже размножения.

Совокупность всех стадий онтогенеза паразита и путей передачи его от одного хозяина к другому называют его жизненным циклом. Личинки могут вести как свободный, так и паразитический образ жизни. Хозяин, в котором обитают личинки паразита, носит название промежуточного. Значение промежуточных хозяев в циклах развития паразитов очень велико: это источники заражения окончательных хозяев, часто они выполняют функции расселения, а иногда обеспечивают выживание популяций паразита в случае временного исчезновения окончательных хозяев.

Иногда в цикле развития паразита последовательно сменяются два-три промежуточных хозяина и даже больше. Хозяина, в котором развивается и размножается половым путем половозрелая стадия паразита, называют окончательным или дефинитивным. Заражение его осуществляется либо при поедании промежуточного хозяина, либо при контакте с последним в одной среде обитания.

При анализе взаимоотношений паразита с его окончательными и промежуточными хозяевами выясняется, что промежуточный хозяин обычно страдает от личинок или неполовозрелых стадий паразита более тяжело, чем окончательный - от половозрелых.

Действительно, активная жизнедеятельность окончательного хозяина обеспечивает широкое рассеивание яиц, цист или личинок паразита в среде, повышая вероятность попадания их в промежуточного хозяина. В то же время промежуточный хозяин обычно выполняет пассивную роль в цикле развития паразита: он должен быть замечен и съеден или укушен окончательным хозяином.

Это отражается и на клинической картине паразитарных заболеваний: обычно личинки ленточных и круглых червей, а также формы простейших, размножающиеся без участия полового процесса, вызывают более тяжелое течение заболеваний, чем половозрелые формы соответствующих видов.

Выделяют также понятие «резервуар паразита», или «резервуар-ный хозяин». Это такой хозяин, в организме которого возбудитель заболевания может жить долго, накапливаясь, размножаясь и расселяясь по окружающей территории.

Наиболее часто резервуарами паразитов служат их дефинитивные хозяева. В том случае когда продолжительность жизни промежуточного хозяина велика, а личинка в нем долго сохраняет жизнеспособность и иногда даже размножается, он также может выполнять роль резервуара.

Примерами могут служить промежуточные хозяева эхинококка и альвеококка - травоядные животные, в которых личинки указанных паразитов не только развиваются, но и активно размножаются на протяжении долгого времени.

То же касается и другого паразита - широкого лентеца. Крупные хищные рыбы - его промежуточные хозяева - на протяжении своей жизни многократно поедают более мелких рыб, зараженных личинками паразита. Личинки при этом не гибнут, а инвазируют нового хозяина, развиваются в нем и накапливаются, а хозяин обеспечивает их перемещение в пространстве до тех пор, пока сам не станет жертвой хищного млекопитающего или человека.

Продолжительность жизненного цикла разных паразитов очень сильно колеблется в зависимости от их систематического положения, видовой принадлежности и условий. Так, жизнь аргасовых клещей может продолжаться до 20 лет, кровяных сосальщиков - до 40, а детская острица и карликовый цепень живут не более 2 мес. Знание длительности онтогенеза паразитов необходимо для разработки мер профилактики паразитарных заболеваний.

Расселение паразитов может происходить на разных стадиях их жизненного цикла. Расселение во времени обычно осуществляется покоящимися стадиями: развитие на этих стадиях приостанавливается до тех пор, пока не возникают новые условия, благоприятные для дальнейшего развития. Такими стадиями у простейших являются цисты, а у гельминтов - обычно яйца и иногда инкапсулированные личинки. Обычно покоящиеся стадии очень устойчивы к изменениям внешней среды. Так, яйца аскариды могут сохраняться жизнеспособными до 7 лет, а цисты дизентерийной амебы - до 7 мес. При попадании покоящейся стадии в благоприятного хозяина перемещение последнего способствует расселению паразита часто далеко за пределы ареала его первоначального существования. Цисты, яйца и инкапсулированные личинки могут также разноситься ветром, водными потоками и животными - механическими переносчиками.

Так объясняется расширение ареалов распространения паразитов, не имеющих активных расселительных стадий в цикле развития. Многие паразиты, однако, имеют также свободноживущие подвижные стадии, служащие специально для расселения. Помимо расселения, подвижные стадии часто выполняют функцию поиска новых хозяев. Подвижный образ жизни промежуточных хозяев повышает вероятность контактов с окончательным хозяином. Перемещение окончательных хозяев, в которых обитают половозрелые паразиты, обеспечивает эффективное рассеивание цист, яиц и личинок паразитов по территории ареала.

Паразиты попадают к хозяевам разными путями. Нередко хозяев заражают переносчики - обычно кровососущие членистоногие. Такой способ передачи возбудителя называют трансмиссивным. Существует два его варианта: инокулятивный и контаминативный. При первом возбудитель проникает в кровь хозяина через ротовой аппарат переносчика, при втором - выделяется переносчиком с фекалиями либо иным способом на кожу или слизистые оболочки и оттуда попадает в организм хозяина через рану от укуса, царапины, расчесы и т.п. (см. п. 21.2.2; 21.2.3).

Другой способ заражения - через промежуточных хозяев. В этом случае сам паразит не участвует в поисках хозяина, а промежуточного хозяина поедает окончательный. Столь же пассивно ведет себя паразит в случае заражения окончательного хозяина покоящимися стадиями - цистами, яйцами и инкапсулированными личинками.

Ряд паразитов внедряются в организм хозяина на стадии свободно-живущих личинок через неповрежденную кожу и слизистые оболочки.

При любом способе заражения не исключена возможность попадания паразита к неподходящему хозяину. При этом развитие паразита либо вообще невозможно, либо прерывается на начальных стадиях.

Знание путей и способов проникновения паразитов в организм хозяина необходимо для разработки мер общественной и личной профилактики соответствующих заболеваний.

Существует много путей выведения паразитов из организма хозяина. Так, паразиты, обитающие в пищеварительной системе, выделяют яйца, цисты или личинки с фекалиями. Живущие в мочеполовой системе - с мочой или содержимым влагалища, в легких - с мокротой. Паразиты внутренней среды обычно не покидают организм хозяина сами, а используют для расселения либо переносчиков, либо пассивно ожидают поедания хозяина другим хозяином.

Знание путей выведения паразитов или их покоящихся стадий из организма хозяина необходимо для правильной диагностики заболеваний. Действительно, если при постановке диагноза в одних случаях достаточно исследовать фекалии, мочу или мокроту больного с помощью микроскопа, то в других приходится применять сложные иммунологические реакции или даже биопсию тканей больного<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Биопсия - метод гистологического исследования обычно окрашенных тканей, извлеченных из организма больного.

## 18.9. ФАКТОРЫ ВОСПРИИМЧИВОСТИ ХОЗЯИНА К ПАРАЗИТУ

Различные факторы генетической и негенетической природы обуславливают различную чувствительность организма хозяина к паразиту.

Среди негенетических факторов выделяют возраст, питание, гормональный статус, сопутствующие заболевания и особенности их лечения. У детей с нарушенным белковым питанием более тяжело протекают амебиаз, стронгилоидоз и пневмоцистоз, в то время как тропическая малярия - легче, причем такие дети почти никогда не умирают от церебральных ее форм.

Люди, страдающие тяжелыми формами злокачественных опухолей, как правило, не заражаются висцеральным лейшманиозом. Железодефицитные анемии практически обеспечивают защиту человека от малярии, в то время как лечение препаратами железа сопровождается утяжелением течения этого заболевания.

Злокачественные опухоли толстой кишки и женской половой системы утяжеляют течение амебиаза и трихомоноза. Запор и все формы нарушения перистальтики кишечника способствуют утяжелению стронгилоидоза и аутоинвазии паразитом, его вызывающим. Поражение периферической нервной системы способствует протеканию чесотки в наиболее тяжелой форме.

Все формы иммунодефицитных состояний (ВИЧ-инфекция, лечение кортикостероидными гормонами и иммунодепрессантами) приводят к утяжелению течения большинства инвазионных заболеваний.

Огромное значение в восприимчивости человека к паразитарным заболеваниям имеет его генетическая конституция.

Люди с группой крови II (A) наиболее восприимчивы к лямблиозу. В Западной Африке в человеческих популяциях отсутствуют люди с группой крови *Duffy*, причем в этом регионе крайне редко встречается возбудитель трехдневной малярии *Plasmodium*

*vivax*. Показано, что восприимчивость человека к этому возбудителю зависит от наличия в крови антигена *Duffy*.

Важно, что этот адаптивный признак, защищающий человека от возбудителя трехдневной малярии, одновременно резко повышает его чувствительность к вирусу иммунодефицита. Вероятно, это одна из причин, по которой ВИЧ-инфекция на африканском континенте становится в настоящее время одной из самых трудноразрешимых медицинских и социальных проблем. При этом резкое снижение иммунитета при ВИЧ-инфекции сопровождается активацией синтеза цитокинов, ФНО. Цитокины IL2 и IL3 выполняют функцию регуляции размножения лейшманий. С этим, вероятно, связан эпидемический характер лейшма-ниозов в зонах широкого распространения ВИЧ-инфекции.

Талассемии - группа наследственных моногенных заболеваний системы крови, выражающихся в генетически обусловленном нарушении гемопоэза. Это проявляется в нарушении синтеза  $\alpha$ - или  $\beta$ -цепей гемоглобина, при этом эритроциты становятся мельче и приобретают неправильную форму. Гомозиготные состояния приводят к резкому снижению жизнеспособности, а часто и к смерти в детском возрасте. Как гетеро-, так и гомозиготные по генам талассемии пациенты болеют малярией в более легкой форме, чем здоровые люди.

Это объясняется тем, что при данном заболевании обычно существенно усилен процесс гемопоэза, и увеличенное количество эритроцитов частично компенсирует их разрушение паразитами. При этом гетерозиготные по аллелям талассемии люди имеют в зонах широкого распространения малярии преимущества в выживании по сравнению как с гомозиготными по нормальному гемоглобину и погибающими от малярии, так и с гомозиготными по талассемии, которые обычно не доживают до половой зрелости.

Другие формы гемоглобинопатий, например серповидноклеточная анемия, а также дефицит эритроцитарного фермента ГбФД, также обеспечивают устойчивость к малярии.

Так, известно, что в эритроцитах людей, гетерозиготных по гену серповидноклеточной анемии, развитие малярийных плазмодиев идет быстрее и это приводит к преждевременному образованию гаметоцитов, что способствует ускоренному выведению паразитов из крови (см. п. 18.7 и 19.3.2).

Любые формы иммунодефицитных состояний резко повышают восприимчивость человека к возбудителям практически любого паразитарного заболевания.

## **18.10. ВЛИЯНИЕ ПАЗАРИТОВ НА ОРГАНИЗМ ХОЗЯИНА**

Влияние паразитов на организм хозяина может быть различным и зависит от многих факторов: вида и систематического положения паразита, его расположения в организме хозяина, размеров, интенсивности метаболизма, способности перемещаться, выделять токсины и т.д. Действие паразита даже на одного и того же хозяина может зависеть от того, на какой стадии паразит обитает в его организме и каково состояние самого хозяина. Так, один и тот же паразит, обитающий в организме ребенка, может привести к задержке его физического и психического развития, в то время как у взрослого человека он может вообще не привести к развитию специфической симптоматики.

Наиболее простое действие паразита - механическое раздражение тканей хозяина в процессе его перемещения по поверхности кожи или внутри тканей и органов. Механическое повреждение тканей ротовыми органами или органами прикрепления паразитов может сопровождаться введением в кровь хозяина слюны, токсинов, ферментов, вызывающих гемолиз эритроцитов, или веществ, обладающих

антикоагулянтным действием (см. п. 21.2.2), а также вирусов, бактерий, простейших и личинок паразитических червей.

Поражения кожи обычно сопровождаются образованием ранок, папул или везикул, вызывающих чувство зуда или болевые ощущения. Ряд паразитов вызывает более грубые повреждения тканей, иногда приводя даже к полному разрушению отдельных органов (рис. 18.10).

Паразиты, живущие в полых органах, могут вызвать их закупорку, а паразиты, обитающие в тканях внутренней среды, сдавливая органы, нередко приводят к их атрофии (см. п. 20.1.2.2.). Один и тот же паразит может оказывать разное действие в зависимости от того органа, в котором он находится. Естественно, что обитание паразита в подкожной жировой клетчатке может оказаться незамеченным, в то время как тот же паразит, развиваясь в области продолговатого мозга, почти неминуемо приведет хозяина к смерти.

Долговременное обитание паразита в организме хозяина, сопровождающееся хроническим химическим и механическим повреждением органа, нередко приводит к злокачественному перерождению тканей. Это особенно характерно для многих сосальщиков (см. п. 20.1.1.2).



Рис. 18.10. Проявления лейшманиоза, вызванного паразитом *Leishmania braziliensis*: а - разрушение носовой перегородки; б - полное разрушение носа и нёба

Важный механизм действия паразитов на организм хозяина - «эффект отнятия пищи». Он проявляется в первую очередь при паразитировании в хозяине крупных быстрорастущих паразитов, таких, как ленточные черви, а также при одновременном развитии в нем большого числа более мелких форм, например аскарид. При этом у детей часто может наблюдаться задержка роста, физического и психического развития. У взрослых это может проявляться в потере массы тела. На этом основан оригинальный экологический метод лечения ожирения у человека: пациентам дают капсулы, содержащие инвазионные яйца аскарид. По достижении клинического эффекта паразиты из организма пациента изгоняются.

В связи с тем что видовые потребности паразитов в разных пищевых продуктах специфичны и отличаются от потребностей хозяина, они способны извлекать из его организма определенные вещества в больших или меньших количествах. Так, широкий

лентец поглощает из кишечника хозяина большую часть витамина В<sub>12</sub>, нарушая там самым его кроветворение, а эритроцит, пораженный малярийным плазмодием, поглощает из плазмы крови в 100 раз больше аминокислот и в 8 раз больше оротовой кислоты, чем интактный (см. п. 19.3.2 и 20.1.2.1).

Практически все паразиты, выделяя продукты своей жизнедеятельности в среду, которой является организм хозяина, вызывают его аллергизацию. Поэтому при большинстве паразитарных заболеваний на фоне их специфических симптомов практически всегда выявляются признаки, характерные для различного рода аллергических состояний: эозинофилия, кожный зуд, крапивница, отеки лица, бронхоспазм и др. Именно поэтому увеличение числа эозинофилов в крови больного при неясных причинах и диагнозе - симптом, при котором необходимо провести обследование на наличие паразитов в организме пациента.

Существуют и исключения из этого правила: *Schistosoma haematobium*, или кровяной сосальщик, попадая в организм человека, снижает вероятность проявления у него различного рода аллергических состояний. Этот необычный феномен в настоящее время активно изучается.

Часто паразиты модифицируют поведение своих хозяев таким образом, что заражение ими следующих хозяев резко облегчается. В результате повышается вероятность успешного прохождения цикла развития паразита и в следующих поколениях.

Не все рассмотренные примеры в настоящее время объяснены. Некоторые известны как эмпирические факты. Однако они убеждают в необходимости индивидуальной работы врача с больными паразитарными заболеваниями и делают необходимым дальнейшее изучение факторов восприимчивости человека к паразитам.

## 18.11. ДЕЙСТВИЕ ХОЗЯИНА НА ПАЗАРИТА

Защитные действия хозяина против паразитарной инвазии обеспечиваются главным образом иммунными механизмами. Иммунные реакции хозяина возникают в ответ на действие антигенов двух разных типов: входящих в состав организма паразита и выделяемых паразитами в окружающую среду. Антигены первого типа, кроме входящих в состав покровов, высвобождаются только после гибели паразитов. Они очень многообразны, но у многих, особенно родственных форм, часто бывают сходными. Поэтому антитела на эти антигены обладают слабой специфичностью. Антигены покровов разнообразны и специфичны. Часто они имеют гликопротеиновую природу и на разных этапах жизненного цикла паразитов могут меняться, поэтому выработка иммунитета к ним затруднена. Антигены второго типа специфичны. Это компоненты слюны кровососущих паразитов, ферменты, выделяющиеся различными железами гельминтов.

Простейшие, обитающие вне клеток, покрываются антителами и в таком виде теряют свою подвижность. При этом облегчается их захват макрофагами. В некоторых случаях антитела обеспечивают агглютинацию (склеивание) паразитов, которые после этого гибнут. Внутриклеточные паразиты, обитающие в макрофагах, - лейшмании, токсоплазма - в случае активации макрофагов антителами могут перевариваться на месте пребывания. Против многоклеточных паразитов эти механизмы иммунной защиты не действенны. К неповрежденным покровам гельминтов антитела не прикрепляются. Иммунитет при гельминтозных заболеваниях поэтому частичный и действен в основном против личинок: мигрирующие личинки червей в присутствии антител замедляют или прекращают свое развитие. Некоторые типы лейкоцитов, в частности эозинофилы, способны прикрепляться к мигрирующим личинкам. Поверхность тела личинок при этом повреждается лизосомальными ферментами, что облегчает контакт тканей с антителами и



часто приводит к гибели личинок. Гельминты, прикрепляющиеся к стенке кишки, могут подвергаться воздействию клеточного иммунитета в слизистой оболочке. При этом перистальтика кишечника выбрасывает гельминтов во внешнюю среду.

При многих паразитарных заболеваниях между хозяином и паразитом устанавливаются компромиссные взаимоотношения: хозяин адаптируется к обитанию в его организме небольшого числа паразитов, а их существование в организме хозяина создает состояние иммунитета, препятствующего выживанию личинок, вновь попадающих в организм больного. Такое состояние называют нестерильным иммунитетом. В сохранении нестерильного иммунитета хозяин заинтересован не только потому, что он предотвращает усиление степени инвазии: нередко в случае гибели паразита возникают серьезные тканевые реакции, способные привести хозяина к гибели. Пример таких реакций - местные и общие осложнения после гибели личинок филярий в лимфатических узлах и в глазах, а также цистицерков свиного цепня в головном мозге. Пока паразиты живы, такие реакции вообще не проявляются. Поэтому во многих случаях система паразит-хозяин долгое время остается равновесной.

## **18.12. СОПРОТИВЛЕНИЕ ПАРАЗИТОВ РЕАКЦИЯМ ИММУНИТЕТА ХОЗЯИНА**

Многие паразиты в процессе эволюции выработали механизмы, позволяющие им ослаблять неблагоприятное влияние иммунитета хозяина. Именно поэтому длительные и повторные инвазии возможны только в случае снижения иммунитета хозяина.

Многие простейшие обитают внутри клеток, что делает их малодоступными для антител хозяина. Кроме того, такие паразиты способны размножаться и расселяться по организму хозяина, не выходя даже за пределы клеток, потому что клетки хозяина, в которых они находятся, нередко сохраняют способность к делению и перемещению.

Некоторым паразитам дает преимущества и локализация в тканевой жидкости, где концентрация антител обычно в 5 раз ниже, чем в плазме крови.

На паразитов, обитающих в просвете кишечника, не действуют ни антитела плазмы крови, ни механизмы клеточного иммунитета. Некоторые взрослые гельминты покрыты толстой кутикулой, которая в неповрежденном виде почти не вызывает защитных реакций со стороны хозяина. Ряд паразитов находятся в тканях внутренней среды в инкапсулированном состоянии. В состав стенки капсулы входят как компоненты хозяина, так и паразита. В неповрежденном виде стенка такой капсулы почти непроницаема. Поэтому через нее не выходят антигены паразита и не проникают антитела хозяина.

Некоторые паразиты прибегают к очень своеобразному средству защиты - антигенной маскировке. Они синтезируют поверхностные антигены, настолько сходные с белками хозяина, что организм не распознает их как чужеродные. Другие паразиты заимствуют антигены хозяина, включая и антигены групп крови, и, таким образом, также не воспринимаются хозяином как чужеродный материал. Иммуная защита против многоклеточных паразитов многократно усложняется многоступенчатостью их циклов развития, в которых каждая стадия может вырабатывать свой антигенный комплекс. К тому моменту, когда хозяин приобретает к нему иммунитет, паразит вступает в следующую стадию развития и меняет свой антигенный состав.

Паразитические простейшие способны менять антигенную структуру своей оболочки, причем разными путями. Это может быть либо естественный отбор, формирующий возникновение популяций паразитов с новыми антигенными свойствами, как в случаях с малярийным плазмодием, либо, как у трипаносом, поочередная активация разных, но функционально сходных и родственных по происхождению генов, постоянно меняющих антигенную конституцию организма (см. п. 19.3.2).

### 18.13. МЕЖВИДОВЫЕ И ВНУТРИВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПАРАЗИТОВ В ОРГАНИЗМЕ ХОЗЯИНА

Локализация большинства видов эндопаразитов в организме хозяина специфична. Наиболее консервативны в этом отношении сосальщики. Так, среди многих видов сосальщиков, обитающих на жабрах рыб, большинство из них поселяется только на определенной жаберной дуге. Это приводит к ослаблению межвидовой конкуренции паразитов и обеспечивает сосуществование нескольких близких видов, использующих как среду обитания одного и того же хозяина. То же касается и ленточных червей, поселяющихся в разных отделах пищеварительной трубки хозяина. Половозрелые цестоды, не имеющие пищеварительной системы, обнаруживаются в тех отделах тонкой кишки, где происходит активное всасывание продуктов расщепления питательных веществ. Восемь видов нематод живут в тонкой кишке греческой черепахи таким образом, что каждый вид заселяет только определенный ее участок и проникает на разную глубину ее стенки.

При одновременной инвазии крыс тремя видами цепней рода *Hymenolepis* один из них заселяет двенадцатиперстную кишку, другой - желчный проток, а третий - заднюю кишку.

Интересны взаимоотношения между разными видами паразитов и сверхпаразитов в организме общего хозяина. Так, микрофилярии, находящиеся в пищеварительной системе комара, становятся более патогенными по отношению к человеку при наличии в них бактерий рода *Wohlbachia*. Те же микрофилярии, попадающие в организм комара, в случае его одновременной зараженности арбовирусами, нарушают целостность стенки кишечника хозяина и облегчают попадание вирусов в полость тела комара и далее - в его слюнные железы. В результате укуса человека таким комаром осуществляется его одновременное заражение как филяриатозом, так и соответствующим вирусным заболеванием.

Лейшмании, зараженные специфическим вирусом *Tovivirus*, распространенным в Южной Америке, вызывают у человека особо тяжелое течение болезни.

Попадание в организм хозяина большого числа эндопаразитов одного вида сопровождается усилением внутривидовой конкуренции, что выражается в возникновении эффекта скученности. При этом средние размеры каждой особи паразита оказываются уменьшенными, а площадь поверхности на единицу массы нарастает и резко снижается репродуктивный потенциал. Приживаемость новых паразитов в хозяине также снижается, а время достижения половой зрелости удлиняется на фоне увеличения длительности всего жизненного цикла.

В связи с разными потребностями к условиям обитания разных видов паразитов в одном хозяине их межвидовые взаимоотношения оказываются относительно сглаженными. Конкуренционные взаимодействия обнаруживаются только между очень близкими видами.

Близкие формы паразитов нередко вызывают у хозяев выработку антител, обладающих перекрестным действием. Так, различные штаммы американских трипаносом вызывают формирование хозяином антител, предотвращающих заражение его и другими штаммами этого вида паразитов.

Взаимоотношения эктопаразитов с хозяевами часто имеют противоположный характер. Так, вши и клещи - постоянные эктопаразиты, имеют тенденцию максимально широкого расселения по поверхности тела хозяина. Эта закономерность еще более выражена у временных кровососущих членистоногих. Для комаров, москитов и других двукрылых характерен так называемый «эффект приглашения»: их самки более охотно

нападают на прокормителя, если одна или несколько особей соответствующего вида уже занимается кровососанием. Клещи - временные паразиты - в ожидании хозяина выделяют феромоны, привлекающие особей своего вида, и собираются группами. В случае зараженности прокормителя трансмиссивным заболеванием при одновременном нападении на него большой группы клещей шансы возбудителя на дальнейшее расселение существенно повышаются. (см. также п. 21.1.1.1).

#### **18.14. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМЕ «ПАЗАРИТ - ХОЗЯИН» НА УРОВНЕ ПОПУЛЯЦИЙ**

Популяции как хозяев, так и паразитов являются обязательными членами биогеоценозов, устойчивость которых зависит, в частности, от видового разнообразия живых организмов, входящих в их состав (см. п. 16.1). Паразиты в экосистемах - консументы второго и третьего порядков, играющие существенную роль в биотическом круговороте веществ. Даже самые патогенные из них, вызывающие гибель большого числа хозяев, выступают, с одной стороны, как стабилизаторы численности хозяев, периодически изымая из популяций избыток организмов, который мог бы привести к нарушению экологического баланса. С другой стороны, наиболее тяжелое течение паразитарных заболеваний обычно наблюдается у особей с ослабленным иммунитетом, страдающих наследственными дефектами или с врожденной предрасположенностью к аллергическим реакциям. Гибель именно этих организмов оказывает на генетическую структуру популяций хозяина благотворную роль, элиминируя из его аллелофонда аллели, снижающие жизнеспособность. Таким образом, взаимоотношения между популяциями хозяев и паразитов в условиях конкретных биогеоценозов способствуют их устойчивости и одновременно выступают как фактор естественного отбора, снижая неспецифический генетический груз популяции хозяина (см. п. 11.7 и 12.4).

Кроме того, утрата биогеоценозами наиболее восприимчивых к заражению паразитами особей хозяина сопровождается и уничтожением части паразитарной популяции, гибнущей вместе с ним. Это обеспечивает активизацию микроэволюционных процессов в оставшейся части популяции паразитов, способствуя в конечном счете появлению у них новых адаптаций.

В связи с социальностью человека в настоящее время паразитизм как фактор естественного отбора в человеческих популяциях значения практически не имеет. Однако целенаправленная борьба человека с паразитами, осуществляющаяся разными способами, несомненно, стала важным фактором эволюции самих паразитов (см. гл. 22).

Изучение распределения паразитов в популяциях хозяина показало, что оно зависит от многих факторов, один из которых - возраст хозяина. Ряд паразитов чаще встречается у взрослых хозяев. Действительно, у взрослых организмов больше шансов прийти в соприкосновение со многими паразитами и быть инвазированными. Например, влагалищная трихомонада поражает только половозрелых людей, поскольку передается только половым путем.

Дифиллоботриозом и описторхозом человек заражается, поедая недостаточно термически обработанную рыбу. Такой путь заражения маловероятен для ребенка. Восточноафриканский трипаносомоз встречается чаще у людей среднего возраста - охотников, путешественников, участников геолого-разведочных партий в необжитых саваннах Африки. Эта закономерность часто проявляется и у промежуточных хозяев: взрослые крупные рыбы имеют больше возможностей стать носителями метацеркарий сосальщиков или плероцеркоидов ленточных червей, чем мелкие молодые.

Другие паразиты чаще встречаются у детей. Причины этого разнообразны. Во-первых, это связано с незрелостью иммунной системы детей, а во-вторых, с не

отработанными еще навыками личной гигиены. Поэтому для детей характерен особый спектр паразитарных заболеваний, в заражении которых большое значение имеет состояние иммунитета, а инвазия осуществляется просто при проглатывании цист, яиц или личинок, без участия промежуточных хозяев. Этолямблиоз, энтеробиоз, гименолепидоз, аскаридоз. Более частому заражению детей способствует их тесный и продолжительный контакт друг с другом в детских учреждениях.

На вероятность заражения также часто накладывает отпечаток профессия. Так, тениозом и тениаринхозом обычно заражаются работники мясокомбинатов, анкилостомидозами в умеренных широтах - шахтеры, а в тропиках - работники сельского хозяйства. Дифиллоботриозом чаще заражаются рыбаки, а альвеококкозом - охотники и лица, обрабатывающие меховое сырье.

Генетический полиморфизм человеческих популяций по разным признакам - фактор, от которого тоже зависит способность паразитов использовать человека в качестве хозяина. Так, к заражению вухерери-озом наиболее чувствительны люди с группой крови АВ. Малярийные плазмодии поражают в первую очередь людей, не имеющих генных мутаций, определяющих аномальное строение молекул гемоглобина.

Некоторые паразиты, в первую очередь простейшие, а также острица, угрица кишечная, карликовый цепень и трихинелла, попав в организм человека, способны размножиться в нем. То же касается личинок сосальщиков и некоторых ленточных червей в промежуточных хозяевах. Все это способствует тому, что в популяциях хозяина паразиты распределяются не равномерно, а перерассеянно. Это означает, что в меньшей части популяции хозяина сосредоточена большая часть популяции паразита.

Эта особенность имеет принципиальное значение для выживания хозяев, так как сводит к минимуму результаты массированных инвазий их паразитами, сохраняя основное ядро популяции интактным. Перерассеянное распределение паразита в популяции хозяина необходимо учитывать при проведении профилактических мероприятий. Действительно, для выживания популяции паразита и передачи ее следующему поколению хозяев нередко важными оказываются лишь несколько особей или даже один организм, несущий в себе очень большое число паразитов.

### **18.15. СПЕЦИФИЧНОСТЬ ПАЗАЗИТОВ ПО ОТНОШЕНИЮ К ХОЗЯИНУ**

Характерная особенность паразитизма - соответствие определенного вида паразита определенному хозяину. Это соответствие называют специфичностью паразита.

Степень специфичности паразитов может быть различна: от строгой к определенному подвиду до форм, встречающихся в десятках различных видов хозяев. Примеры специфических паразитов человека - малярийные плазмодии, острица детская и некоторые другие. Источником инвазии этими паразитами всегда бывает человек. Такие специфические паразиты человека вызывают заболевания, называемые антропонозными.

Ряд других паразитов, встречающихся у человека, может поражать также и человекообразных обезьян. Таковы, например, вши, вухерерия Банкрофта и некоторые другие. Источником инвазии ими в абсолютном большинстве случаев также является человек.

Многие паразиты обладают меньшей специфичностью, чаще встречаясь у домашних и диких животных, но могут поражать также и человека. К таким паразитам относятся печеночный сосальщик, широкий лентец, вольфартова муха и многие другие. Источником заражения человека в этом случае обычно бывают животные. Заболевания, вызываемые этими паразитами, называют зоонозными.

Деление инфекционных и паразитарных заболеваний на антропо- и зоонозные имеет огромное эпидемиологическое значение в связи с разными подходами к их профилактике. Для профилактики антропонозных болезней в первую очередь необходимы выявление и лечение больных. Полное излечение всех больных людей этими заболеваниями должно привести к полному исчезновению этих паразитов как биологических видов. В то же время профилактика зоонозных заболеваний значительно сложнее. Для ее успешного проведения необходимы мероприятия не только по оздоровлению человека, но и других хозяев, что намного труднее, в особенности в отношении диких животных.

У одного и того же вида паразитов специфичность может быть выражена в разной степени на различных стадиях жизненного цикла. У некоторых видов специфичность более выражена на личиночных стадиях, а половозрелые организмы обитают в большом числе окончательных хозяев. Таковы, например, сосальщики, личинки которых адаптированы к определенным видам моллюсков, а взрослые формы могут паразитировать у разных видов млекопитающих.

Многие ленточные черви, наоборот, строго специфичны по отношению к окончательным хозяевам и проявляют меньшую разборчивость к промежуточным хозяевам.

Изменение специфичности паразитов к хозяевам на протяжении жизненного цикла обеспечивает им широкую экологическую пластичность, позволяющую выживать в меняющихся условиях, и открывает дальнейшие эволюционные перспективы.

Учет этой особенности паразитов необходим для проведения личной профилактики заражения соответствующими заболеваниями. Действительно, для предотвращения заражения лейшманиозами, трипаносомозами или малярией (см. п. 19.3.2) оказывается достаточным предохранение от укусов определенным видом кровососущих насекомых, в то время как для личной профилактики, например, токсоплазмоза (см. п. 19.3.1) необходим сложный комплекс мероприятий.

## 18.16. ПРИРОДНО-ОЧАГОВЫЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Большая группа паразитарных и инфекционных заболеваний характеризуется природной очаговостью. Для них характерны следующие признаки:

- возбудители циркулируют в природе от одного животного к другому независимо от человека;
- резервуаром возбудителя служат дикие животные;
- болезни распространены не повсеместно, а на ограниченной территории с определенным ландшафтом, климатическими факторами и биогеоценозами.

Компоненты природного очага:

- возбудитель;
- восприимчивые к возбудителю животные - резервуары;
- соответствующий комплекс природно-климатических условий, в котором существует данный биогеоценоз.

Особую группу природно-очаговых заболеваний составляют трансмиссивные болезни, такие, как лейшманиоз, трипаносомоз, клещевой энцефалит и т.д. Поэтому обязательным компонентом природного очага трансмиссивного заболевания является также наличие переносчика. Структура такого очага приведена на рис. 18.11.

Категорию заболеваний с природной очаговостью выделил акад. Е.Н. Павловский в 1939 г. на основании экспедиционных, лабораторных и экспериментальных работ. В настоящее время природно-очаговые заболевания активно изучают в большинстве стран мира. Освоение новых, незаселенных или малообжитых территорий приводит к открытию и новых, неизвестных ранее природно-очаговых заболеваний.

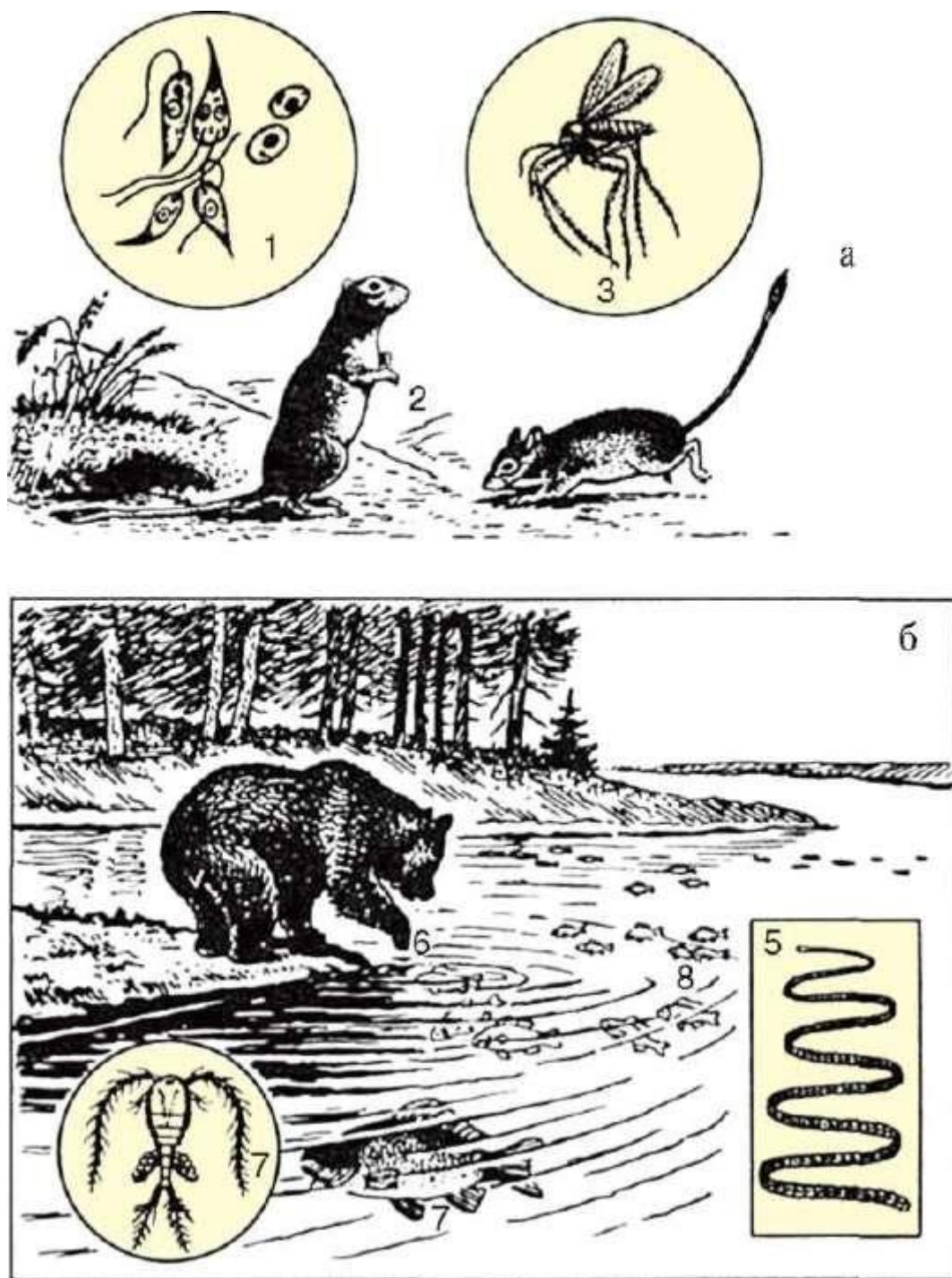


Рис. 18.11. Структура природных очагов паразитарных заболеваний: а - лейшманиоза (трансмиссивное заболевание); б - дифиллоботриоза (нетрансмиссивное заболевание); 1 - возбудитель заболевания - лейшмания; 2 - природный резервуар - монгольские песчанки; 3 - переносчик возбудителя - комар; 4 - норы грызунов в полупустынях и степях Центральной Азии; 5 - возбудитель заболевания - широкий лентец; 6 - природный резервуар - рыбацкие млекопитающие; 7 - промежуточные хозяева - циклопы и рыбы; 8 - крупные пресноводные водоемы Северной Евразии и Америки

Природно-очаговые заболевания распространены широко. Их возбудителями могут быть вирусы, бактерии, простейшие, черви и ряд паразитических членистоногих.

Примеры вирусных заболеваний с природной очаговостью - клещевой и японский энцефалиты, желтая лихорадка, бешенство.

Бактериальные заболевания с природной очаговостью - чума, туляремия, сибирская язва, бруцеллез, ку-лихорадка, лихорадка цуцуга-муши и др.

Протозойные болезни - балантидиаз, лейшманиозы, трипаносо-мозы, токсоплазмоз.

Гельминтозы - описторхоз, филяриатозы, дракункулез и многие другие.

Установлено, что природно-очаговый характер имеют и многие при-оновые болезни человека, такие, как болезнь Крейцефельда-Якобса, фатальная семейная бессонница, губчатая энцефалопатия, спонгиформ-ный миозит и ряд других. Заражение человека происходит при поедании недостаточно термически обработанных мяса и мозга зараженных диких и домашних копытных, включая коров, оленей, коз и овец, а также в случаях каннибализма. В природных условиях травоядные животные заражаются, поедая растения, находившиеся в контакте с продуктами выделения больных или с трупами погибших животных (рис. 18.12). Это свидетельствует о высокой устойчивости прионовых белков к сре-довым факторам.

В связи с тем что каннибализм является все же основным путем заражения прионовыми болезнями, есть гипотеза, что их возникновение представляет собой эволюционный механизм, направленный на отбраковку особей, поедающих представителей собственного вида, и способствующий таким образом сохранению его целостности и устойчивости. Однако попадание больших доз патогенных прионов в организм приводит к преодолению межвидовых барьеров. Именно поэтому человек, поедая мясо зараженных коров, оленей и других травоядных животных, может заразиться болезнями этой группы. В условиях современного животноводства, приобретшего промышленный характер, когда сельскохозяйственные животные содержатся не на пастбищах, а на фермах, и откармливаются в основном комбикормами, важными компонентами которых являются костная мука, сублимированная кровь и другие продукты животного происхождения, возрастает вероятность их заражения прионовыми болезнями, например, хорошо известным «коровым бешенством» - губчатой энцефалопатией крупного рогатого скота.



Рис. 18.12. Фрагмент скелета оленя, умершего от специфического заболевания, вызванного прионовыми белками. Молодые побеги травянистой растительности тщательно объедены оленями

Некоторые природно-очаговые заболевания характеризуются эндемизмом, т.е. встречаемостью на строго ограниченных территориях. Это связано с тем, что возбудители соответствующих заболеваний, их промежуточные хозяева, животные-резервуары или переносчики встречаются только в определенных биогеоценозах. Так, только в отдельных районах Японии расселены четыре вида легочных сосальщиков из р. *Paragonimus* (см. п. 20.1.1.3). Расселению их препятствует узкая специфичность в отношении промежуточных хозяев, которые обитают только в некоторых водоемах Японии, а природным резервуаром являются такие эндемичные виды животных, как японская луговая мышь или японская куница.

Вирусы некоторых форм геморрагической лихорадки встречаются только в определенных зонах Восточной Африки, потому что здесь расположен ареал их специфических переносчиков - клещей из р. *Amblyomma* (рис. 18.13).

Хорошо известны природно-очаговые заболевания, вызываемые лентецами р. *Diphyllobothrium*, распространенными в некоторых районах Сибири. Так, на оз. Байкал известно несколько видов ленточных червей, которые обычно паразитируют у чаек, заражающихся при проглатывании инвазированной рыбы, например байкальского омуля. Рыбы заражаются при поедании рачков, а те, в свою очередь, становятся промежуточными хозяевами гельминтов от фекалий птиц, попадающих в воду. Съев зараженную рыбу, заболеть дифиллоботриозом этой группы может и человек (см. п. 20.1.2.1).



Рис. 18.13. Клещ *Amblyomma* sp.



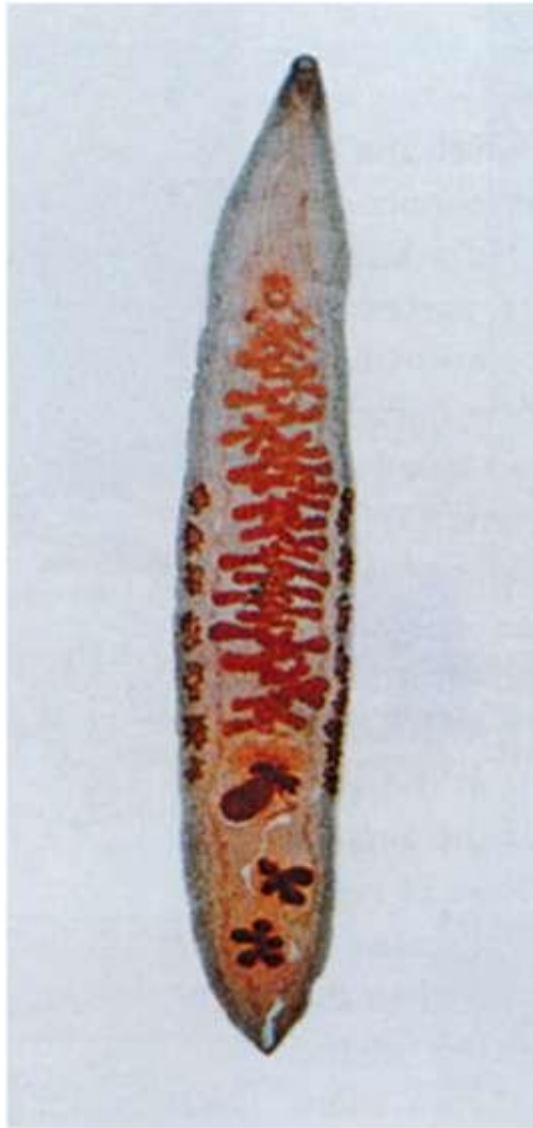


Рис. 18.14. Сосальщик виверры *Opisthorchis viverrini*

Существуют природно-очаговые заболевания, имеющие более широкий ареал. Так, в бассейне рек Оби и Иртыша, а также в некоторых других зонах Сибири и Восточной Европы распространено заболевание описторхоз, встречающееся у медведей, выдр, кошек, волков, лис, а также у человека. Возбудитель этого заболевания - кошачий сосальщик, расселение которого ограничивается, вероятно, комплексом природно-климатических факторов. Об этом свидетельствует то, что ближайший родственник этого паразита, сосальщик виверры, встречается только в Юго-Восточной Азии и не выходит за пределы этого региона, являясь, таким образом, компонентом восточноазиатских тропических биогеоценозов (рис. 18.14).

Некоторые природно-очаговые заболевания встречаются практически повсеместно. Это такие заболевания, возбудители которых, как правило, не связаны в цикле своего развития с внешней средой и поражают самых разнообразных хозяев. К заболеваниям такого рода относятся, например, токсоплазмоз и трихинеллез. Этими природно-очаговыми болезнями человек может заразиться в любой природно-климатической зоне и в любой экологической системе.

Абсолютное же большинство природно-очаговых болезней поражает человека только в случае попадания его в соответствующий очаг (на охоте, рыбной ловле, в туристических походах, в геологических партиях и т.д.) при условиях его

восприимчивости к ним. Так, таежным энцефалитом человек заражается при укусе инфицированным клещом, а описторхозом - съев недостаточно термически обработанную рыбу с личинками кошачьего сосальщика.

Профилактика природно-очаговых заболеваний представляет особые сложности. В связи с тем что в циркуляцию возбудителя бывает включено большое число хозяев, а часто и переносчиков, разрушение целых биогеоценологических комплексов, возникших в результате эволюционного процесса, экологически неразумно, вредно и даже технически невозможно. Лишь в тех случаях, если очаги невелики и хорошо изучены, возможно комплексное преобразование таких биогеоценозов в направлении, исключающем циркуляцию возбудителя. Так, рекультивация опустыненных ландшафтов с созданием на их месте орошаемых садоводческих хозяйств, проводящаяся на фоне борьбы с пустынными грызунами и москитами, может резко снизить заболеваемость населения лейшманиозами. В большинстве же случаев природно-очаговых болезней профилактика их должна быть направлена в первую очередь на индивидуальную защиту (предотвращение укусов кровососущими членистоногими, термическая обработка пищевых продуктов и т.д.) в соответствии с путями циркуляции в природе конкретных возбудителей, профилактические прививки, а иногда и профилактическое медикаментозное лечение.

Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика паразитизма как формы межвидовых взаимоотношений в природе. Происхождение паразитизма.
2. Формы паразитизма.
3. Универсальные адаптации к паразитическому образу жизни.
4. Жизненный цикл паразитического организма. Окончательные и промежуточные хозяева паразитов. Резервуарные хозяева. Пути проникновения паразитов в организм хозяина.
5. Экологические основы профилактики паразитарных заболеваний.
6. Адаптации паразитов к паразитическому образу жизни.
7. Взаимодействия в системе «паразит - хозяин» на уровне организмов.
8. Взаимодействие паразитов и хозяев на уровне популяций.
9. Природно-очаговые заболевания. Структура природного очага. Основы профилактики природно-очаговых заболеваний.

## Глава 19. МЕДИЦИНСКАЯ ПРОТОЗООЛОГИЯ

### 19.1. ТИП ПРОСТЕЙШИЕ *PROTOZOA*

К типу Простейшие относят организмы, тело которых состоит из одной клетки, функционирующей, однако, как целый организм. Клетки простейших способны к самостоятельному питанию, передвижению, защите от врагов и к переживанию неблагоприятных условий. В строении простейших обнаруживаются как все особенности эукариотических клеток, так и специфические органеллы, обеспечивающие выполнение организменных функций.

Питание простейших происходит с помощью пищеварительных вакуолей, содержащих пищеварительные ферменты и связанных по происхождению с

лизосомами. Оно осуществляется за счет фаго- или пиноцитоза. Остатки непереваренной пищи выбрасываются наружу. Некоторые простейшие содержат хлоропласты и способны питаться за счет фотосинтеза.

Большинство простейших имеют органеллы передвижения: жгутики, реснички и псевдоподии (временные подвижные выросты цитоплазмы). Формы органелл движения лежат в основе систематики простейших.

Пресноводные свободноживущие простейшие имеют органеллы, регулирующие водно-солевой баланс, - сократительные вакуоли. Периодически они сокращаются и выделяют во внешнюю среду избытки воды и жидкие продукты диссимилиации. Морские и паразитические простейшие, живущие в среде с высокой концентрацией солей, могут не иметь сократительных вакуолей.

Размножение простейших осуществляется обычно разными формами деления-разновидностями митоза. Характерен также половой процесс: в виде слияния клеток - копуляция, или обмен наследственным материалом - конъюгация.

Большинство простейших имеют одно ядро, но встречаются и многоядерные формы. Ядра некоторых простейших характеризуются по-липлоидностью.

В жизненном цикле большинства простейших выделяют стадию тро-фозита - активно питающуюся и перемещающуюся форму, и стадию цисты. Циста - неподвижная форма жизненного цикла простейших, покрытая плотной оболочкой и характеризующаяся резко замедленным обменом веществ. Паразитические простейшие инцистируются, попадая во внешнюю среду. В таком состоянии они способны переноситься ветром, водой и животными на огромные расстояния и таким образом расселяться. При попадании цисты в благоприятные условия происходит эксцистирование и простейшее начинает активно функционировать в состоянии трофозита.

В настоящее время известно около 10 тыс. видов простейших. Основные среды их обитания - вода и почва. Многие простейшие перешли к паразитическому или к комменсальному образу жизни.

Болезни, вызываемые простейшими, называют протозойными. Большинство простейших имеют время генерации от 6 до 24 ч. В связи с этим их размножение в организме хозяина обычно сопровождается экспоненциальным увеличением размеров их популяций до тех пор, пока этот процесс не замедлится или не остановится защитными механизмами хозяина или другими внешними факторами. Это означает, что один паразитический организм в принципе способен, размножившись, привести к гибели своего хозяина. В этом плане простейшие - возбудители заболеваний - сходны с возбудителями инфекционных болезней, например с патогенными бактериями и вирусами. Медицинское значение имеют простейшие, относящиеся к классам Саркодовые, Жгутиковые, Инфузории и Споровики.

#### 19.1.1. КЛАСС САРКОДОВЫЕ *SARCODINA*

Представители этого класса - самые примитивные простейшие. Форма их тела непостоянна. Передвигаются они с помощью ложноножек. Обитают в пресных водах, в почве, морях. В биогеоценозах выполняют функции консументов и редуцентов. Некоторые саркодовые адаптировались к комменсальному и паразитическому образу жизни. Медицинское значение имеют представители отряда амёб *Amoebina*. Паразитические амёбы обитают у человека в основном в пищеварительной системе. Некоторые саркодовые, ведущие свободный образ жизни и обитающие в почве и загрязненной воде, при попадании в организм человека могут вызывать тяжелые заболевания, нередко заканчивающиеся смертью.

### 19.1.2. КЛАСС ЖГУТИКОВЫЕ *FLAGELLATA*

Тело жгутиковых, кроме цитоплазматической мембраны, покрыто еще и пелликулой - специальной оболочкой, обеспечивающей постоянство его формы. Имеется один или несколько жгутиков, органелл движения, представляющих собой нитевидные выросты эктоплазмы. Внутри жгутиков проходят фибриллы из сократительных белков. Некоторые жгутиковые имеют также ундулирующую мембрану - своеобразную органеллу передвижения, в основе которой лежит тот же жгутик, не выступающий свободно за пределы клетки, а проходящий по наружному краю длинного уплощенного выроста цитоплазмы. Жгутик приводит ундулирующую мембрану в волнообразное движение. Основание жгутика всегда связано с кинетосомой, видоизмененной митохондрией, обеспечивающей его энергией. Ряд жгутиковых имеет также и опорную органеллу - аксостиль - в виде плотного тяжа, проходящего внутри клетки.

Ряд видов паразитических жгутиковых обитает в различных органах человека. Циклы их развития очень разнообразны.

### 19.1.3. КЛАСС ИНФУЗОРИИ *INFUSORIA*

Для инфузорий, как и для жгутиковых, характерно наличие пелликулы, им свойственна постоянная форма тела. Органеллы передвижения - многочисленные реснички, покрывающие все тело и представляющие собой полимеризованные жгутики. У инфузорий обычно два ядра: крупное - макронуклеус, регулирующее обмен веществ, и малое - микронуклеус, служащее для обмена наследственной информацией при конъюгации. Макронуклеусы инфузорий полиплоидны, микронуклеусы - гаплоидны или диплоидны. Сложно организован аппарат пищеварения. Имеется постоянное образование: клеточный рот - цитостом, клеточная глотка - цитофаринкс. Пищеварительные вакуоли перемещаются по эндоплазме, при этом литические ферменты выделяются поэтапно. Это обеспечивает полноценное переваривание пищевых частиц. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через порошицу - специализированный участок клеточной поверхности.

Инфузории - наиболее высоко организованные простейшие. Паразитов среди них относительно немного. У человека паразитирует единственная инфузория - балантидий, которая обитает в пищеварительной системе.

### 19.1.4. КЛАСС СПОРОВИКИ *SPOROZOA*

Все споровики - паразиты и комменсалы животных и человека. Органеллы движения у них отсутствуют. Питание споровиков осуществляется за счет поглощения пищи всей поверхностью тела. Многие споровики - внутриклеточные паразиты. Они претерпели наиболее глубокую дегенерацию. Цикл развития включает стадии бесполого размножения, полового процесса в виде копуляции и спорогонии. Бесполое размножение осуществляется путем простого или множественного деления - шизогонии. Половому процессу предшествует образование половых клеток - мужских и женских гамет. Гаметы сливаются, а образовавшаяся зигота покрывается оболочкой, под которой происходит спорогония - множественное деление с образованием спорозоитов (рис. 19.1).

Ниже описаны паразитические и комменсальные простейшие, обитающие в разных органах человека. От специфики органа, являющегося средой обитания паразита, зависят пути проникновения и патогенное действие паразита, методы диагностики соответствующих заболеваний и меры их профилактики. Поэтому простейшие с медицинской точки зрения могут быть разделены на виды, обитающие в полостных органах, которые имеют связь с внешней средой, и живущие в тканях внутренней среды

человека. Кроме того, выделяют группу свободноживущих простейших, случайное попадание которых в организм человека может приводить к острейшим патологическим процессам и даже к смерти. Соответствующие три экологические группы простейших описаны отдельно.

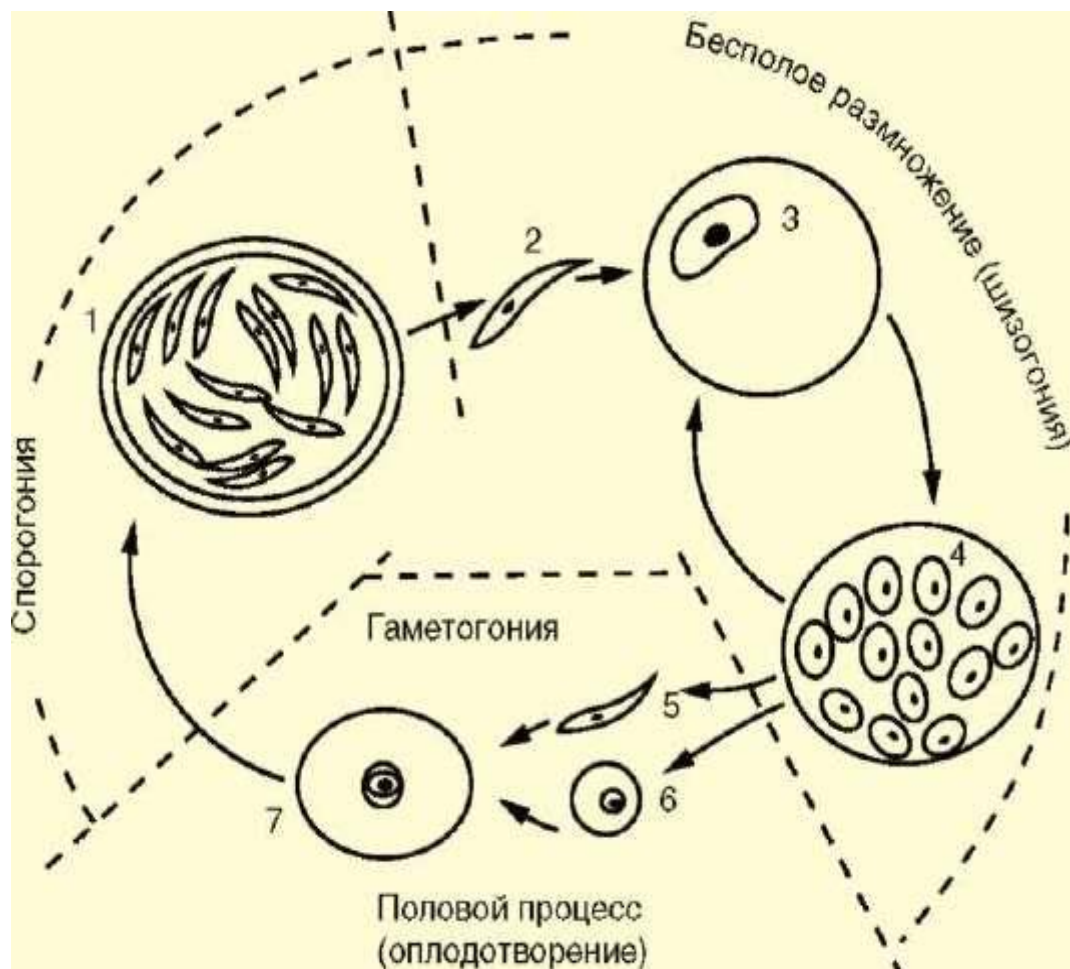


Рис. 19.1. Цикл развития спорозоитов: 1 - спорозоиты под оболочкой цисты; 2 - спорозоит; 3 - паразит в клетке хозяина; 4 - дочерние паразиты в клетке хозяина; 5 и 6 - мужская и женская гаметы; 7 - зигота

## 19.2. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ПОЛЫХ ОРГАНАХ, СООБЩАЮЩИХСЯ С ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ

Простейшие, относящиеся к этой экологической группе, став паразитами, не претерпели глубокой дегенерации в связи с тем, что условия их обитания относительно мало отличаются от условий внешней среды. Большинство этих паразитов анаэробны. Циклы их развития просты: у многих имеются стадии трофозоида и цисты. Некоторые не образуют и цист. Заражение большинством этих паразитов осуществляется путем проглатывания цист или трофозоитов. В их распространении большое значение имеют насекомые - механические переносчики возбудителей. Диагностика соответствующих заболеваний основана на обнаружении цист или трофозоитов в выделениях из пораженных органов. В профилактике заражения основное значение имеет соблюдение правил личной гигиены.

Многие виды, живя в просвете пищеварительной трубки и других органов и находя там благоприятную среду, являются комменсалами. Однако возможно усиление степени их контакта с хозяином и переход к паразитированию.

### 19.2.1. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ПОЛОСТИ РТА

Ротовая амеба *Entamoeba gingivalis* (кл. Саркодовые) - комменсал, обитающий на деснах, зубном налете и в криптах нёбных миндалин более чем у 25% здоровых людей (рис. 19.2, а). У лиц с заболеванием полости рта встречается чаще. Размеры клетки 6-30 мкм, псевдоподии широкие. Питается бактериями и лейкоцитами, при кровотечении из десен может захватывать и эритроциты. Цист не образует.

*Trichomonas tenax* (кл. Жгутиковые) - такой же комменсал, как и предыдущий вид. Форма тела грушевидная, длина 6-13 мкм (рис. 19.2, б). На переднем конце расположены четыре жгутика, сбоку находится ундули-рующая мембрана длиной около  $\frac{3}{4}$  длины тела. Встречается у 30% здоровых людей, причем у взрослых чаще, чем у детей. Обитает в складках слизистой оболочки рта, кариозных полостях зубов, криптах миндалин при хроническом тонзиллите, а при низкой кислотности желудочного сока встречается и в желудке. Цист не образует, как и предыдущий вид. Передача от человека к человеку обоих видов осуществляется при поцелуях, пользовании общей посудой и зубными щетками, а также с капельками слюны и мокроты при чихании и кашле.

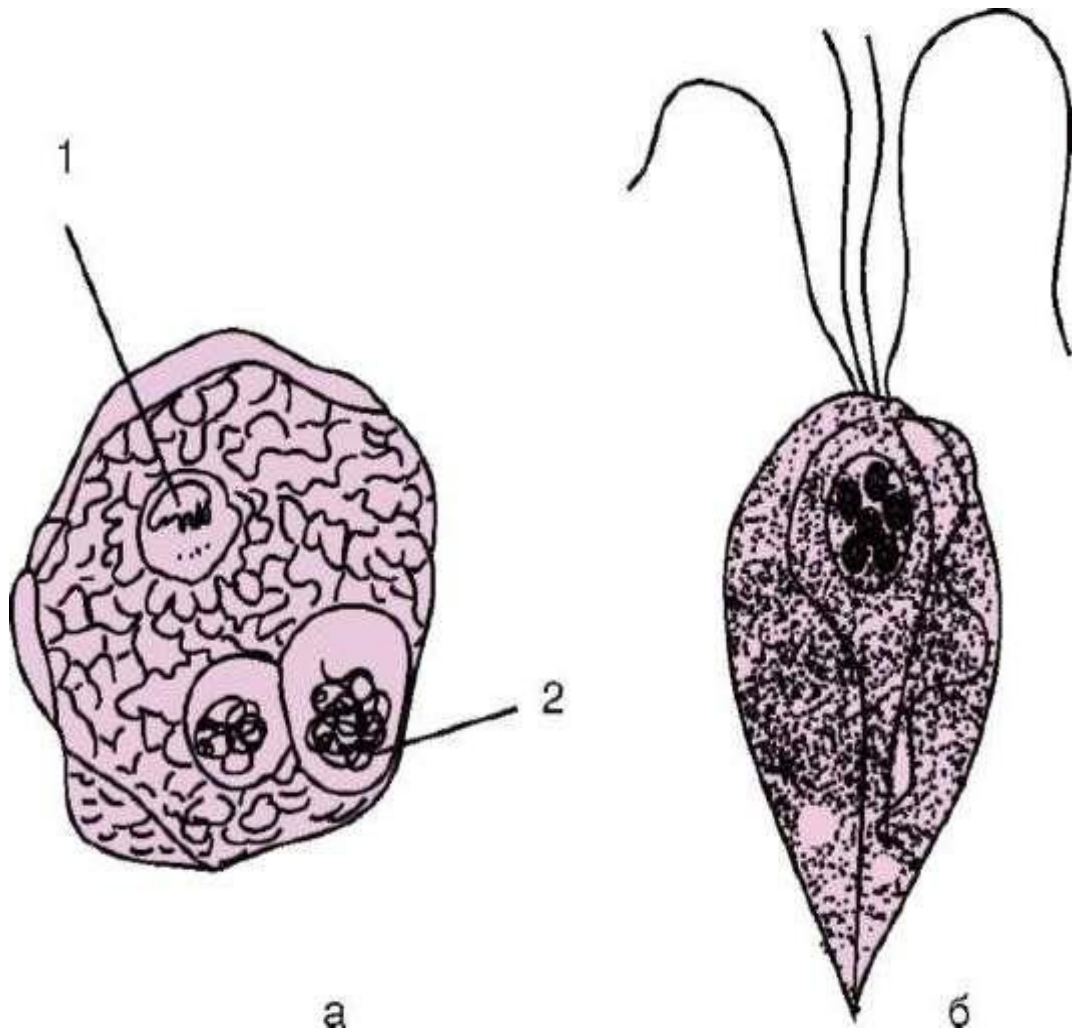


Рис. 19.2. Комменсальные простейшие, обитающие в полости рта: а - ротовая амеба: 1 - ядро; 2 - пищеварительная вакуоль; б - *Trichomonas tenax*

Оба вида самостоятельного медицинского значения не имеют, однако считается, что при патологических процессах в полости рта могут утяжелять их течение.

## 19.2.2. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТОНКОЙ КИШКЕ

В тонкой кишке человека паразитирует единственный вид простейших - лямблия *Lamblia intestinalis* (кл. Жгутиковые) - возбудитель лямблиоза, которым чаще болеют дети. Форма паразита напоминает грушу, разрезанную вдоль. Длина тела 10-18 мкм. В расширенной части на уплощенной стороне расположен присасывательный диск, с помощью которого лямблии присасываются к ворсинкам кишечника. Вдоль тела проходят две тонкие опорные органеллы - аксостили. Симметрично в клетке располагаются два ядра и четыре пары жгутиков (рис. 19.3, а).

Трофозоиты используют питательные вещества с поверхности клеток кишечного эпителия. Захват пищи осуществляется пиноцитозом.

Большие количества лямблий, которые покрывают обширные поверхности кишечной стенки, нарушают процессы всасывания и пристеночного пищеварения. Попадая в нижние отделы тонкой кишки, лямблии инцистируются. Зрелые цисты имеют овальную форму, четыре ядра и несколько аксостилей. Во внешней среде цисты сохраняют жизнеспособность в течение нескольких недель. Заражение человека происходит при проглатывании цист.

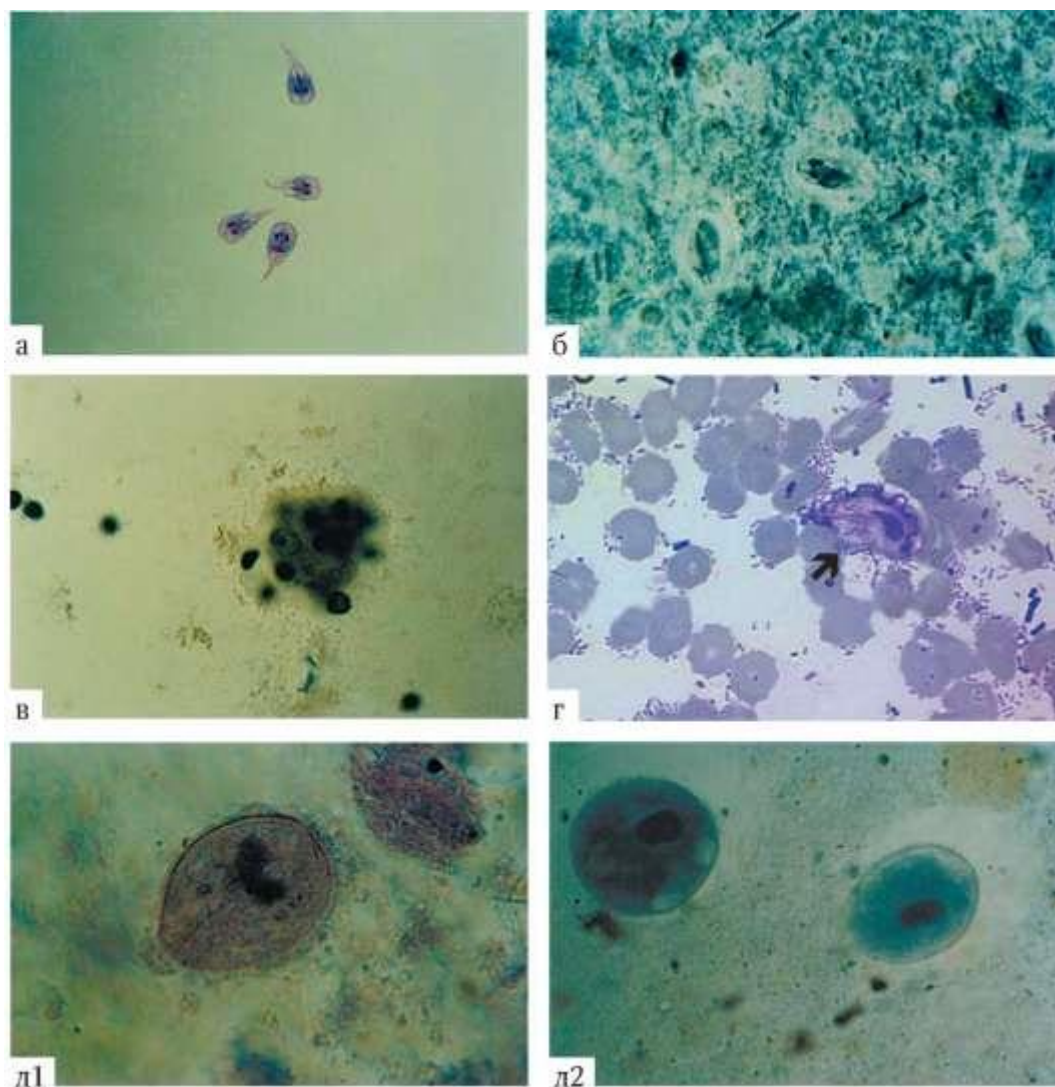


Рис. 19.3. Простейшие, обитающие в тонкой и толстой кишке: а - лямблия; б - цисты лямблии; в - дизентерийная амеба; г - кишечная трихомонада; д - балантидий кишечный: 1 - трофозоиты, 2- цисты

Лабораторная диагностика - обнаружение цист в фекалиях и трофозоитов в содержимом двенадцатиперстной кишки, полученном при дуоденальном зондировании.

Личная профилактика - соблюдение правил гигиены питания. Общественная профилактика - санитарное благоустройство туалетов, предприятий общественного питания.

### 19.2.3. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТОЛСТОЙ КИШКЕ

Толстая кишка очень благоприятна для обитания простейших. Паразиты располагаются вблизи слизистой оболочки, в слизи, покрывающей эпителий крипт. Большинство этих простейших - комменсалы, питающиеся бактериями и слущенными клетками кишечника. Два вида простейших - дизентерийная амeba и балантидий - патогенны, но в организме здорового человека они могут долгое время вести комменсальный образ жизни.

Дизентерийная амeba *Entamoeba histolytica* (кл. Саркодовые) - возбудитель амeбиаза (рис. 19.3, б). Амeбиаз встречается повсеместно, но чаще в зонах с влажным жарким климатом. В цикле развития амeбы имеется несколько стадий, морфологически и физиологически отличающихся друг от друга. Мелкая вегетативная форма обитает в просвете кишки. Размеры ее 8-20 мкм. В цитоплазме можно обнаружить бактерии и грибки - элементы микрофлоры кишечника.

Крупная вегетативная форма также обитает в просвете кишки в гнойном содержимом язв кишечной стенки. Ее размеры - до 45 мкм. Цитоплазма четко разделена на прозрачную, стекловидную эктоплазму и зернистую эндоплазму. В ней расположены ядро с характерной темно окрашенной кариосомой и эритроциты, которыми она питается. Крупная форма энергично передвигается с помощью широких псевдоподий. В глубине пораженных тканей располагается тканевая форма. Она мельче крупной вегетативной формы и не имеет в цитоплазме эритроцитов. Цисты обнаруживаются в фекалиях хронически больных и пара-зитоносителей, у которых заболевание проходит бессимптомно. Цисты имеют округлую форму, диаметр 8-15 мкм и от одного до четырех ядер.

Возможность длительного паразитирования дизентерийной амeбы в организме человека обеспечивается как возможностью аутоинвазии, так и специфической адаптацией этого вида к паразитизму: амeba экс-прессирует белок, близкий по строению к рецепторному протеину CD59, который в качестве маскирующего агента защищает ее от лизиса мембранным лизирующим комплексом хозяина.

Жизненный цикл паразита сложен (рис. 19.4). Человек заражается амeбиазом, проглатывая цисты паразита с водой или пищевыми продуктами, загрязненными землей. В просвете толстой кишки из цисты образуется, за счет следующих друг за другом делений, восемь мелких клеток, превращающихся в мелкие вегетативные формы. Вреда человеку они не приносят. Они могут вновь инцистироваться и выходить наружу. При ухудшении условий существования хозяина мелкие вегетативные формы способны превращаться в крупные, которые вызывают образование язв в стенке кишки и кровотечения. Питаются крупные формы эритроцитами. Погружаясь глубже, они превращаются в тканевые формы, которые в особо тяжелых случаях могут попадать в кровь и разноситься по всему организму. При этом возможно образование абсцессов в печени, легких и других органах. В остром периоде заболевания у больного в фекалиях обнаруживаются не только цисты, но и трофозоиты.

Диагноз ставится на основе обнаружения в фекалиях трофозоитов с заглоченными эритроцитами. Четырехъядерные цисты могут свидетельствовать скорее о хроническом течении заболевания или о парази-тоносительстве.



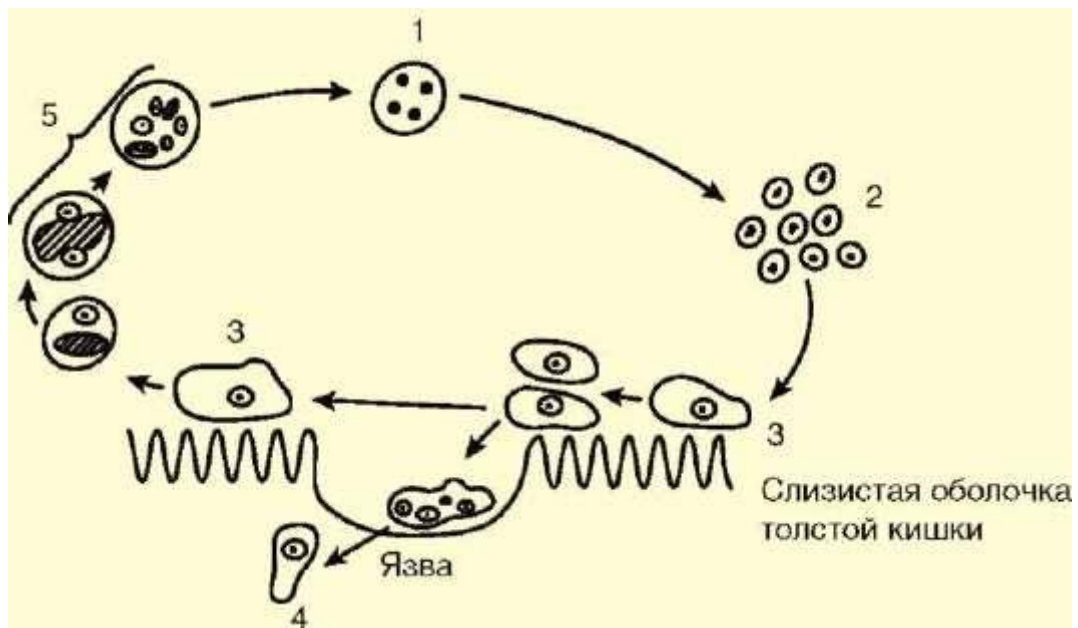


Рис. 19.4. Цикл развития дизентерийной амёбы: 1 - циста; 2 - мелкая вегетативная форма; 3 - крупная вегетативная форма; 4 - тканевая форма; 5- инцистирование

Профилактика - как при лямблиозе. В настоящее время методом генетической инженерии получены штаммы дизентерийной амёбы, не патогенные для человека. На основе этих штаммов получена живая вакцина, введение которой в организм человека стимулирует выработку активного иммунитета против патогенных форм возбудителя.

Балантидий кишечный, *Balantidium coli* (кл. Инфузории) - возбудитель балантидиаза. Это крупное простейшее, длиной до 200 мкм. Сохранены многие признаки свободноживущих инфузорий: все тело покрыто ресничками, имеются цитостом и цитофаринкс. Под пелликулой расположен слой прозрачной эктоплазмы, глубже находится эндоплазма с органеллами и двумя ядрами. Макронуклеус имеет гантелевидную или бобовидную форму, рядом с ним находится маленький микронуклеус, который обычно не виден, а в цитоплазме отчетливо выделяется сократительная вакуоль (см. рис. 19.3, д). Циста балантидия овальная, диаметром до 50-60 мкм, покрыта двухслойной оболочкой, ресничек не имеет.

Балантидий может жить в кишечнике человека, питаясь бактериями и не принося ему вреда, но иногда внедряется в стенку кишки, вызывая образование язв с гнойным и кровавым отделением. В этом случае в его цитоплазме часто обнаруживаются форменные элементы крови хозяина. Для заболевания характерны длительные поносы с кровью и гноем, а иногда и перфорация кишечной стенки с последующим развитием перитонита. Как и при амёбной дизентерии, *B. coli* может попадать в кровеносное русло и оседать в печени, легких и других органах, вызывая там образование абсцессов.

Особенность этих инфузорий в их способности вырабатывать фермент гиалуронидазу, благодаря которой они внедряются и в неповрежденную стенку кишки, где на гистологических препаратах обнаруживаются целые скопления тканевых трофозоитов, морфологически неотличимых от живущих в просвете кишки, но не способных к образованию цист. Кроме человека, балантидий встречается также у крыс и свиней, которые и являются его основным резервуаром.

Лабораторная диагностика - обнаружение цист и трофозоитов в мазках фекалий больного.

Профилактика - как при лямблиозе, однако в связи с зоонозной природой балантидиаза следует также вести борьбу с грызунами и обеспечивать гигиеническое содержание свиней.

Кроме описанных паразитов в пищеварительной трубке человека, особенно в ее нижних отделах, обитает ряд условно патогенных видов простейших. Среди них особенно интересна *Dientamoeba fragilis*, имеющая необычные адаптации к обитанию в кишечнике человека: она сосуществует в своеобразном симбиозе с острицами (см. п. 20.2.1.1). Цист эта амеба не образует, а трофозоиты прикрепляются к яйцам остриц, через которые и происходит заражение новых хозяев одновременно двумя паразитами. Вероятно, заражение этой амебой возможно и без яиц острицы, при прямом контакте. Размножаясь в большом количестве в кишке человека, эта амеба может вызвать недолгие поносы. Такое же медицинское значение имеет и известный жгутиконосец - кишечная трихомонада *Trichomonashominis* (см. рис. 19.3, г).

В плане дифференциальной диагностики следует упомянуть также кишечную амебу *Entamoeba coli* - нормального симбионта толстой кишки человека. Она очень похожа на дизентерийную амебу, но является типичным комменсалом. Трофозоиты имеют размеры 20-40 мкм и передвигаются медленно. Питаются бактериями, грибами, а если у хозяина имеется кишечное кровотечение, то и форменными элементами крови.

В окружающую среду выделяется в виде цист, содержащих восемь ядер и имеющих более крупные размеры, чем у *E. histolytica* (около 18 мкм).

#### 19.2.4. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ПОЛОВЫХ ОРГАНАХ

В половых органах человека обитает влагалищная трихомонада

*Trichomonas vaginalis* (кл. Жгутиковые) - возбудитель трихомоноза. Длина этого паразита 14-30 мкм. Форма тела грушевидная. На переднем конце находятся четыре жгутика. До середины клетки доходит также небольшая ундулирующая мембрана. По середине тела тянется аксостиль, выступающий из клетки на ее заднем конце. Характерна форма ядра, овального, заостренного с двух концов и напоминающего косточку сливы (рис. 19.5).

В пищеварительных вакуолях располагаются лейкоциты, эритроциты и бактерии, которыми этот паразит питается. Цист не образует. Эта трихомонада обитает у женщин во влагалище и в шейке матки, а у мужчин - в мочеиспускательном канале, мочевом пузыре и в предстательной железе. Зараженность женщин достигает 20-40%, мужчин - 15%. Серьезных повреждений хозяину эта трихомонада не наносит, но, тесно контактируя с эпителием мочеполовой системы, она вызывает возникновение мелких воспалительных очагов под эпителиальным слоем и слущивание поверхностных клеток слизистой оболочки. Через нарушенную эпителиальную выстилку в просвет органа поступают лейкоциты. У мужчин заболевание обычно завершается спонтанным выздоровлением примерно через 1 мес. У женщин трихомоноз может протекать несколько лет.

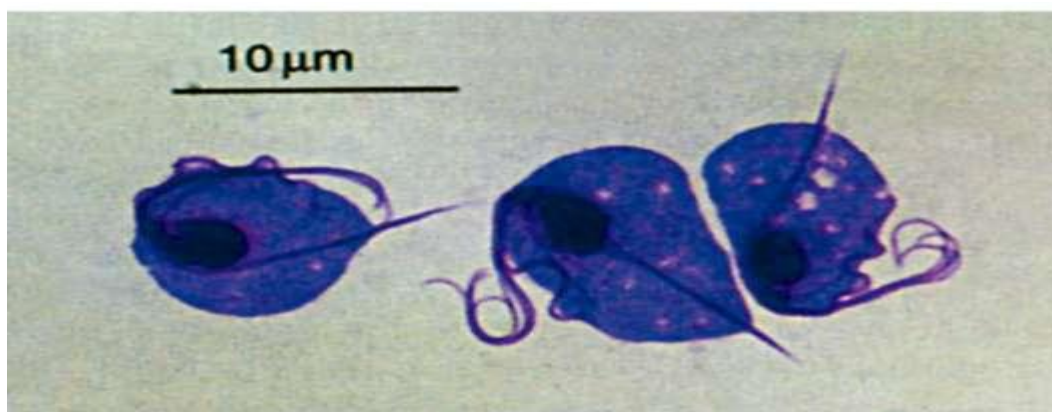


Рис. 19.5. Трихомонада влагалищная

Лабораторная диагностика - обнаружение живых подвижных три-хомонад в мазке из выделений мочеполовых путей.

Профилактика - соблюдение правил личной гигиены при половых контактах.

#### 19.2.5. ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ПАЗАРИТЫ, ОБИТАЮЩИЕ В ЛЕГКИХ

*Pneumocystis carinii* (син. *Pneumocystis jiroveci*) относится к своеобразной группе паразитов, не имеющих полового процесса. Является возбудителем пневмоцистоза. Современные исследования особенностей биохимической и генетической организации позволили отнести этого паразита не к типу простейших, а к особой группе царства Грибов (Fungi). Однако в связи со сходством жизненного цикла пневмоцистиса со многими паразитическими простейшими и с его серьезным медицинским значением авторы сочли уместным поместить его описание в данном разделе книги.

Паразиты имеют неправильную форму, размеры их от 1 до 5 мкм. В цитоплазме содержатся митохондрии, а диссимиляция происходит аэробно.

Обитает в альвеолах легких человека и многих млекопитающих. Человек заражается воздушно-капельным путем, вдыхая клетки пневмоцистиса.

В легких паразиты располагаются на альвеолярном эпителии, прикрепляясь к нему псевдоподиями. Здесь они размножаются простым делением, увеличиваются в размерах, образуют толстую оболочку и делятся обычно несколько раз, образуя споры. При разрыве оболочки споры паразитов выходят из нее, и начинается следующий цикл размножения в данном организме или в другом хозяине, в случае попадания к нему при вдыхании (рис. 19.6).

У 1-10% здоровых людей отмечены *P. carinii*. Инвазия протекает обычно бессимптомно, однако в случае ослабления иммунитета хозяина размножение паразитов усиливается, они закупоривают бронхиолы, что приводит в тяжелых случаях к смерти от асфиксии.

Анализ смертности больных СПИДом в США, Европе и Японии показал, что в 70% случаев основной причиной смерти стал пневмоцистоз. Имеются сведения о том, что если больных СПИДом удастся спасти от пневмоцистоза, то жизнь их значительно продлевается.

Обнаружить *P. carinii* в мокроте больных крайне сложно. Поэтому для диагностики используют иммунологические методы, которые не обладают высокой специфичностью. В настоящее время разработан метод диагностики пневмоцистоза с использованием генетических зондов. У погибших больных диагноз ставят на основании обнаружения паразитов на разных стадиях их жизненного цикла в гистологических срезах легких.

Профилактика пневмоцистоза сложна в связи с широкой распространенностью паразита у здоровых людей и домашних животных. Поэтому из мер профилактики эффективна только вакцинация людей с иммунодефицитом специальными вакцинами, получаемыми методами генетической инженерии.

### 19.3. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТКАНЯХ

Простейшие, обитающие в тканях, - более специализированные паразиты по сравнению с предыдущей группой организмов. В связи с этим у большинства из них, особенно живущих внутриклеточно, обнаруживаются признаки глубокой дегенерации: исчезают органеллы передвижения и питания, форма тела становится

непостоянной, поглощение питательных веществ осуществляется всей поверхностью тела за счет пиноцитоза и активного транспорта через мембраны.

На протяжении эволюции у них выработались адаптации к проникновению в организм хозяина разными способами, к перемещению в тканях. Многие из них инвазируют хозяина трансмиссивным путем, другие используют промежуточных хозяев, которыми питаются основные. Циклы развития большинства простейших этой группы сильно усложняются и часто лабильны: в ряде случаев возможно заражение одного промежуточного хозяина от другого, минуя основного. Часть паразитов этой группы адаптировалась к человеку не только как к биологическому, но и как к социальному существу, используя такие необычные факторы заражения, как хирургический инструмент и медицинские манипуляции.

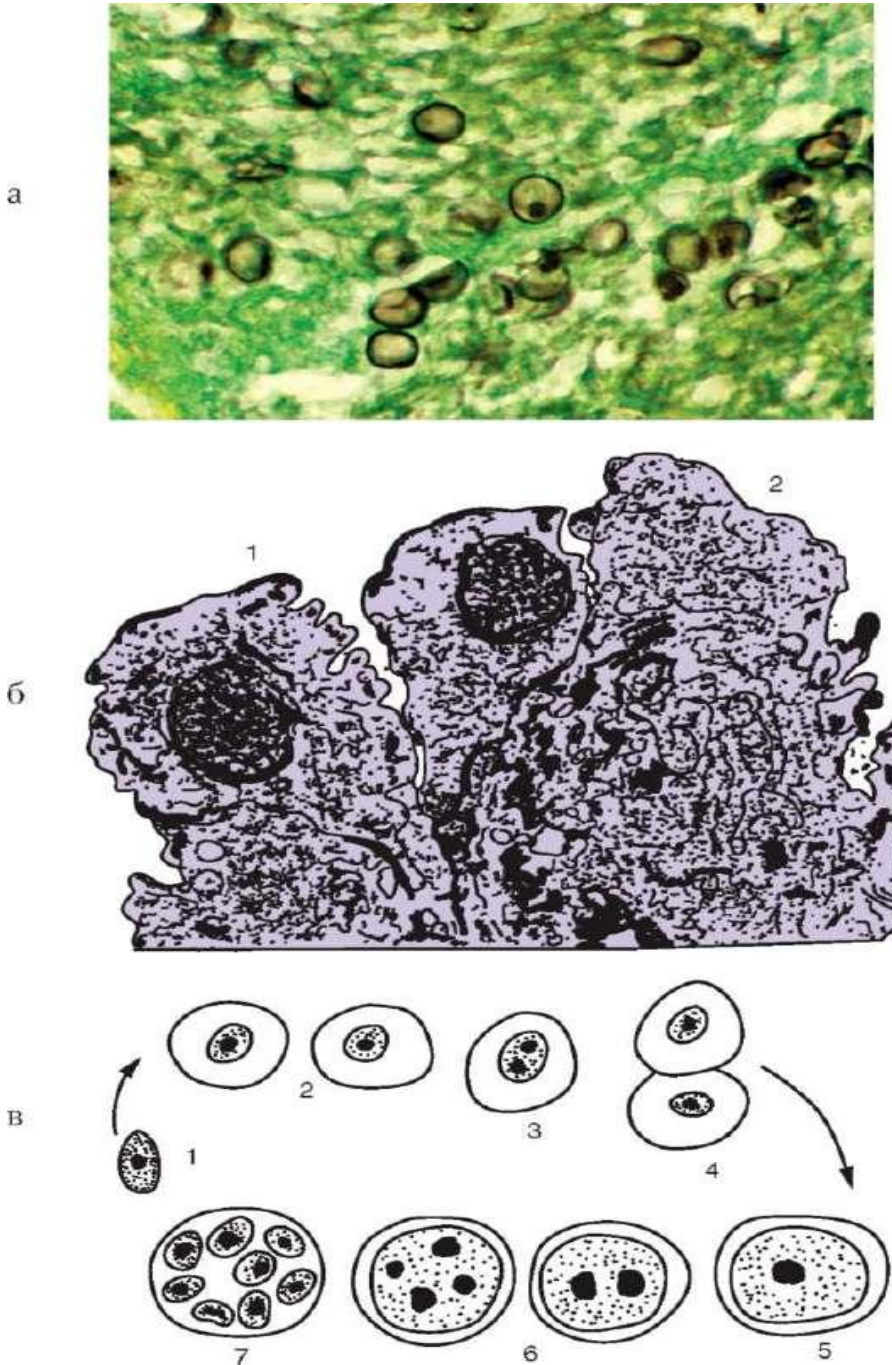


Рис. 19.6. Пневмоцистис: а - паразиты в мокроте больного; б - паразиты (1) на клетках эпителия альвеол (2); в - цикл развития: 1-4 - паразиты в процессе деления, 5-7 - образование спор

Длительный контакт этих паразитов с иммунной системой хозяина выработал своеобразные адаптации к избеганию действия иммунитета хозяина: наиболее специализированные паразиты этой группы обитают не просто в тканях, а внутри клеток, в том числе даже в клетках иммунной системы. Другие, находящиеся в тканевой жидкости, в межклеточных пространствах и плазме крови, вынуждены на протяжении всего онтогенеза постоянно подвергаться действию гуморальных факторов иммунитета. В результате у них возникли своеобразные особенности клеточной поверхности, выражающиеся в том, что постоянно меняется ее антигенный состав.

Простейших, обитающих в тканях, следует подразделить на передающихся нетрансмиссивно и передающихся трансмиссивно.

### 19.3.1. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТКАНЯХ И ПЕРЕДАЮЩИЕСЯ НЕТРАНСМИССИВНО

К этой группе простейших относятся близкие друг другу виды кокцидий (кл. Споровики), ведущих внутриклеточный образ жизни. Они паразитируют не только у человека, но и у большого числа видов домашних и диких животных. Таким образом, вызываемые ими заболевания являются зоонозными и природно-очаговыми, профилактика их осложнена. Не менее сложна и диагностика, что связано, с одной стороны, со слабой выраженностью симптомов заболеваний, а с другой - с тем, что паразиты могут обитать в разных клетках и тканях хозяина, и вероятность обнаружения их невелика.

Обнаружить паразитов в тканях человека весьма сложно, поэтому для диагностики токсоплазмоза используют иммунологические исследования крови и биоптатов тканей. В настоящее время широко применяется метод ПЦР-диагностики.

Токсоплазма *Toxoplasma gondii* - возбудитель токсоплазмоза. Имеет форму полумесяца, один конец которого заострен более другого. В центре располагается крупное ядро. Длина паразита 4-7 мкм (рис. 19.7).

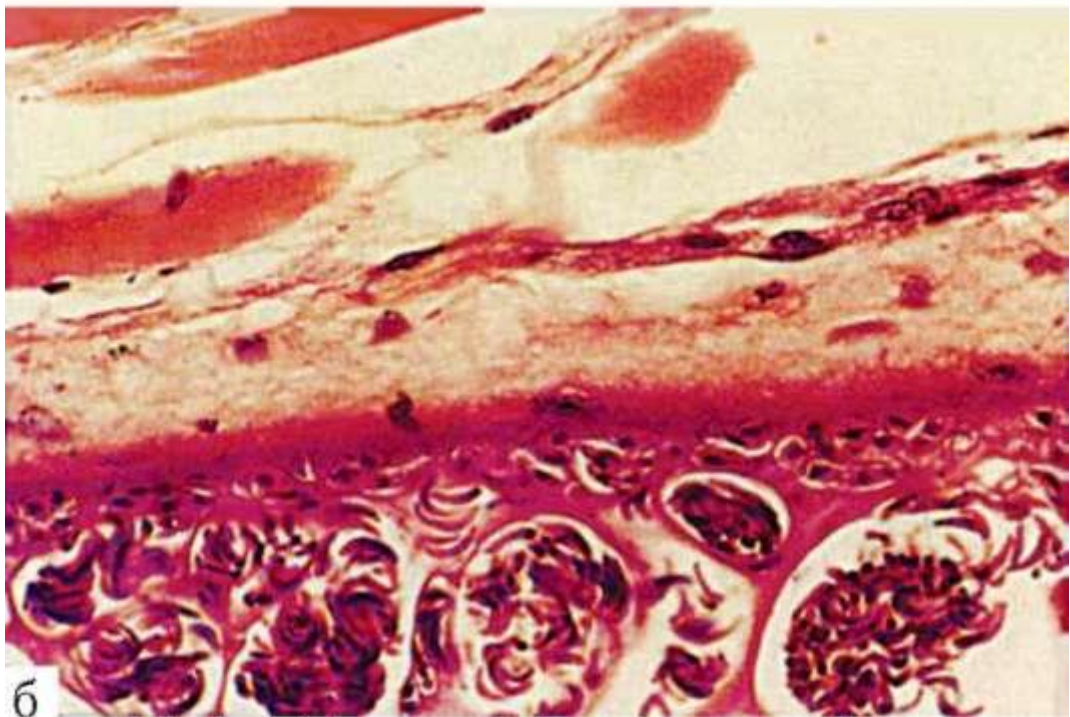
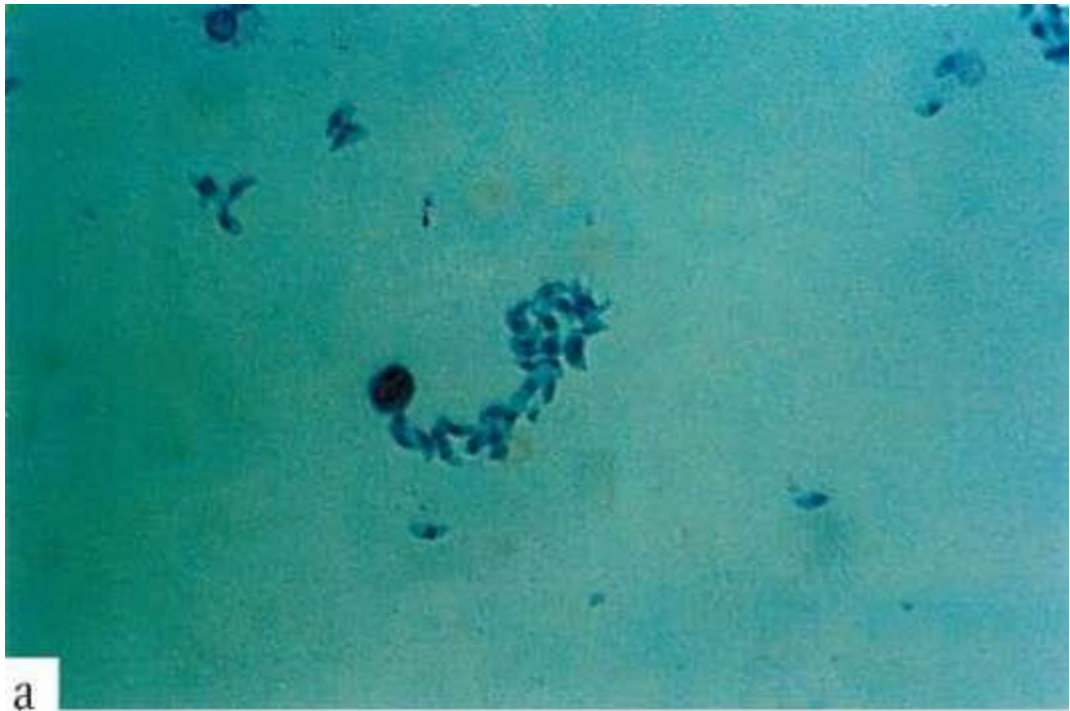


Рис. 19.7. Споровики, передающиеся нетрансмиссивно: а - токсоплазма; б - саркоцисты в мышечном волокне

Токсоплазма поражает огромное количество видов животных и человека. Иммунологические исследования показали, что на Земле токсоплазмами заражено более 500 млн человек.

Жизненный цикл токсоплазмы типичен для споровиков: в нем чередуются стадии шизогонии, гаметогонии и спорогонии.

Основные хозяева паразита - домашние кошки и дикие виды сем. Кошачьи. Они заражаются, поедая больных грызунов, птиц или инвазированное мясо крупных животных. Паразиты у них сосредотачиваются в клетках кишечника, размножаются шизогонией, а затем образуют гаметы. После копуляции гамет формируются ооцисты,

которые выделяются во внешнюю среду. В них происходит спорогония, т.е. деление зиготы под оболочкой.

Такие спороцисты со спорозоитами рассеиваются кошками и попадают к промежуточным хозяевам, которыми могут быть человек, почти все млекопитающие, птицы и даже пресмыкающиеся. В клетках большинства их органов происходит бесполое размножение токсоплазм в форме множественного деления. В результате образуются группы, состоящие из многих сотен отдельных паразитов. Эти группы могут распадаться, и тогда отдельные токсоплазмы внедряются с помощью специфической органеллы проникновения - коноида - в непораженные клетки, в которых вновь происходит шизогония.

Другие такие группы покрываются плотной оболочкой и формируют цисты. Цисты очень устойчивы и могут длительное время находиться в состоянии покоя в органах хозяев, иногда на протяжении всей их жизни. В окружающую среду они не выделяются. Цикл развития замыкается при поедании кошками органов промежуточных хозяев с цистами.

Своеобразной особенностью цикла развития токсоплазм является то, что промежуточные хозяева могут заражаться ими не только от основного хозяина, но и при поедании друг друга. Так, возможно заражение свиней при поедании ими трупов грызунов, погибших от токсоплазмоза, грызуны же заражаются друг от друга при каннибализме. Возможно и внутриутробное заражение плода от больной беременной самки, когда паразиты проникают через плаценту. Этот способ заражения обеспечивает устойчивое существование природных очагов токсоплазмоза и среди мелких грызунов, не склонных к каннибализму.

В соответствии с этим и человек как промежуточный хозяин может заразиться токсоплазмозом разными путями:

- при поедании мяса инвазированных животных;
- с молоком и молочными продуктами;
- через кожу и слизистые оболочки при уходе за больными животными, при обработке шкур и разделке животного сырья;
- внутриутробно через плаценту;
- при медицинских манипуляциях переливания крови и лейкоцитарной массы, при пересадках органов, сопровождающихся приемом иммунодепрессивных препаратов.

Последнее свидетельствует о том, что общее снижение иммунитета повышает вероятность заражения токсоплазмозом.

Беременность у женщин, больных токсоплазмозом, прерывается существенно чаще, чем у здоровых, причем доля родившихся в таких случаях мальчиков составляет 72%, а девочек - 28%. Это означает разную чувствительность эмбрионов и плодов человека к возбудителю в зависимости от пола.

Обычно паразиты обладают весьма низкой патогенностью, но в некоторых условиях они могут вызвать очень тяжелые нарушения, что зависит как от индивидуальной чувствительности хозяев, так и от путей проникновения токсоплазм в организм человека, а главное - от их локализации. Существенное значение имеет также индивидуальная чувствительность хозяина к патогенному действию паразита. В головном мозге токсоплазмы колонизируют средний мозг и гипоталамус, поражая в первую очередь глиальные клетки - астроциты, причем клетки, экспрессирующие мембранный белок *GD34*, инвазируются интенсивнее по сравнению с клетками, мембрана которых не содержит этого белка. В нейронах токсоплазма вызывает усиленную секрецию дофамина - медиатора и нейромодулятора, что, в свою очередь, приводит к изменениям эмоционального

состояния и поведения зараженного хозяина. Инвазированные токсоплазмой мыши и крысы при этом перестают бояться кошек, активно перемещаются и заселяют новые территории. Повышается вероятность их поедания кошками.

У зараженных людей также наблюдаются изменения поведения и психики, причем мужчины и женщины реагируют на паразитов по-разному: женщины становятся более отзывчивыми, радушными, контактными, а мужчины - более грубыми и агрессивными. В остальном у представителей разных полов проявляются и общие симптомы: усиление беспокойства, чувство вины, неуверенность, подозрительность, принятие неадекватных решений, невротизм. При повышенном уровне невротизма люди часто стараются снимать стресс, общаясь с домашними животными, особенно с кошками. Это способствует более активной циркуляции паразита между окончательными и промежуточными хозяевами. Исследования европейских психологов и социологов показали, что общий уровень невротизма в Европе наиболее высок в Нидерландах и в Венгрии. В этих же странах зарегистрировано наибольшее число кошек на душу населения и наиболее часто встречается токсоплазмоз.

Известно, что при шизофрении в первую очередь наблюдаются поражение глиальных клеток в мозге, повышенная секреция дофамина, изменяются поведенческие реакции, возникают галлюцинации, психозы. Есть данные о том, что шизофрения часто ассоциируется с инвазией токсоплазмой. Поэтому в психиатрической практике пациентов, страдающих шизофренией, необходимо обследовать в отношении возможности инвазии токсоплазмой, и при получении положительных результатов - пролечивать от токсоплазмоза.

Больные с синдромом приобретенного иммунодефицита (СПИД) становятся наиболее чувствительными к заражению любыми инфекционными и паразитарными заболеваниями, в частности токсоплазмозом, и если это происходит, то у них также проявляются симптомы нарушения сенсорной, психоэмоциональной и волевой сфер, характерные для шизофрении.

На молекулярном уровне токсоплазма приводит к перепрограммированию метаболизма клеток хозяина: изменяет экспрессию многих белков, в том числе митохондриальных, как на уровне трансляции, так и при посттрансляционных модификациях, нарушает прохождение клетками митотического цикла, а также энергетический обмен. В моноцитах и макрофагах крови усиливается синтез мембранного белка *CD36*, который принимает участие в аутоиммунных процессах, наблюдаемых, например, при болезни Альцгеймера. Наблюдается также нарастание числа макрофагов и моноцитов с активированными гликопротеинами *CD4+* и *CD8+*, а также стимуляция Т-лимфоцитов к размножению. Кроме того, при заражении токсоплазмозом происходит активация синтеза мембранных белков *CD200* и *CD200R* нейронами, клетками микроглии и эндотелием желудочков головного мозга. В экспериментах с мышами показано, что тяжесть заболевания зависит от генетической конституции организма: у животных, гетерозиготных по аллелям *CD200/CD200R* по сравнению с мышами, имеющими иные генотипы, токсоплазмоз протекает в более легкой форме и обычно не заканчивается летально.

Наиболее опасно трансплацентарное заражение токсоплазмозом. При этом возможно рождение детей с множественными врожденными пороками развития, в первую очередь головного мозга.

При постановке диагноза используют методы иммунологических реакций, обнаружение токсоплазм при прямом микроскопировании материала, взятого от больного человека или трупа. Для исследования используют плаценту, печень, кровь, лимфатические узлы, головной мозг. Применяют также метод биологических проб. В этом случае лабораторным животным вводят кровь или спинномозговую жидкость больного.



Мыши заболевают токсоплазмозом при таком способе заражения в острой форме, и обнаружение возбудителя у них не представляет сложности.

Профилактика - термическая обработка животных продуктов питания, санитарный контроль на бойнях и мясокомбинатах, предотвращение тесных контактов детей и беременных женщин с домашними животными.

Считается, что в настоящее время токсоплазмами инвазированы не менее 2 млрд человек, но у большинства из них инвазия протекает бессимптомно.

Несколько близких к токсоплазме паразитов - саркоцисты (*Sarco-cystis hominis*, *S. sui hominis*, *S. lindemanni*) - являются возбудителями сарко-цистозов и имеют сходный с ней цикл развития (см. рис. 19.7, б). Человек для этих паразитов - основной хозяин, а животные - промежуточные. Поэтому у человека, как и у кошки при токсоплазмозе, поражается кишечник. Но степень поражения его очень незначительна. По некоторым данным, частота инвазии людей саркоцистами достигает 7-60%, особенно там, где в соответствии с традициями население употребляет в пищу сырое или полусырое мясо. Врачи обычно не ставят правильного диагноза, а заболевание заканчивается быстрым самоизлечением.

### 19.3.2. ПРОСТЕЙШИЕ, ОБИТАЮЩИЕ В ТКАНЯХ И ПЕРЕДАЮЩИЕСЯ ТРАНСМИССИВНО

В эту экологическую группу паразитических простейших входит большое число видов из классов Жгутиковые и Споровики, имеющих сложные циклы развития. Все переносчики этих паразитов являются специфическими. Распространенность заболеваний приурочена к зонам встречаемости переносчиков. Некоторые паразиты этой группы вызывают заболевания только у человека, поэтому соответствующие заболевания являются антропонозными. Другие формируют устойчивые природные очаги, поражая разные виды диких животных. Цист эти паразиты не образуют и непосредственно во внешнюю среду не выделяются. Диагностика заболеваний, вызываемых этими паразитами, основана на обнаружении их трофозоитов в крови и биоптатах тканей или на результатах иммунологических реакций.

Профилактика включает общие меры профилактики трансмиссивных заболеваний (борьба с переносчиками) и конкретные, зависящие от видовой специфики паразитов.

Лейшмании *Leishmania* (кл. Жгутиковые) - возбудители лейшманиозов.

Лейшмании в основном паразитируют у пресмыкающихся, но некоторые виды освоили более широкий спектр хозяев и обитают в организмах млекопитающих, в том числе человека.

Они имеют очень древнее происхождение. Среди многообразия эу-кариот лейшмании обладают одним из самых простых геномов: геном одного исследованного вида имеет только 8300 генов, ответственных за синтез белков, и 900 генов, кодирующих регуляторные РНК. Около 6200 генов лейшманий практически полностью соответствуют генам трипаносом, с которыми они находятся в близком родстве, а около 1000 генов являются специфическими. Кариотип лейшманий включает 35 или 36 хромосом.

Заболевания человека вызывают несколько видов и подвидов паразитов, которые объединяются в четыре комплекса: *L. donovani* - возбудитель висцерального лейшманиоза, *L. tropica* - возбудитель кожного лейшманиоза, *L. mexicana* - возбудитель лейшманиоза Центральной Америки, *L. brasiliensis* - возбудитель бразильского лейшманиоза. Все виды сходны морфологически и имеют одинаковые циклы развития. Они существуют в двух формах: в безжгутиковой, или лейшманиальной, и жгутиковой, или промастиготной (рис. 19.8).

Лейшманиальная форма очень мелка - диаметром 3-5 мкм. Ее характерная черта - круглое ядро, занимающее около  $\frac{1}{4}$  цитоплазмы; жгутика нет, но перпендикулярно клеточной поверхности располагается палочковидный кинетопласт. Эти формы обитают в клетках рети-кулоэндотелиальной системы человека и ряда других млекопитающих (грызунов, собак, лис). Промастиготная форма удлинена - до 25 мкм, спереди находится жгутик, у основания которого хорошо виден такой же кинетопласт, что и в безжгутиковой стадии паразита. Обитает в пищеварительной системе москитов. Безжгутиковая форма, посеянная на культуральную среду, превращается в жгутиковую.

Лейшманиозы широко распространены в странах с тропическим и субтропическим климатом на всех континентах там, где обитают москиты. Они - типичные природно-очаговые заболевания (см. п. 18.13). Природными резервуарами являются грызуны, дикие и домашние хищники. Заражение человека происходит при укусе инвазированными москитами.

По патогенному действию лейшманий заболевания, которые они вызывают, делят на три основные формы: кожный, слизисто-кожный и висцеральный лейшманиозы.

При кожном лейшманиозе очаги поражения находятся в коже. Это самый распространенный тип лейшманиоза, протекающий относительно доброкачественно. Возбудителями кожного лейшманиоза в Африке и Азии являются *L. tropica*, а в Западном полушарии - *L. mexicana* и ряд штаммов *L. brasiliensis*. *L. tropica* и *L. mexicana* вызывают на коже длительно не заживающие язвы на месте укусов москитами. Язвы заживают через несколько месяцев после образования, а на их месте на коже остаются глубокие рубцы. Некоторые формы *L. brasiliensis* способны распространяться по лимфатическим сосудам кожи с образованием многочисленных кожных язв в отдалении от мест укусов.



Рис. 19.8. Лейшмания: а - жгутиковая форма в культуре; б - паразиты в межклеточном пространстве соединительной ткани

Слизисто-кожный лейшманиоз вызывается подвидом *L. brasiliensis brasiliensis*. При этой форме заболевания паразиты проникают из кожи по кровеносным сосудам в носоглотку, гортань, мягкое нёбо, половые органы, поселяются в макрофагах соединительных тканей этих органов и вызывают здесь деструктивные воспаления.

Висцеральный лейшманиоз вызывает *L. donovani*. Заболевание начинается через несколько месяцев или даже лет после заражения как системная инфекция. Паразиты размножаются в макрофагах и в моноцитах крови. Нарушаются функции печени, кроветворение. Очень велика интоксикация. При отсутствии лечения заболевание заканчивается летально.

Лабораторная диагностика основана на микроскопировании мазков из кожных язв при кожном и слизисто-кожном лейшманиозах, пунктатов лимфатических узлов и костного мозга при висцеральном лейшманиозе. В окрашенных препаратах обнаруживается лейшмани-альная форма паразитов как внутри клеток, так и внеклеточно. В сомнительных случаях производят посев материала, взятого от больного, на специальную культуральную среду, на которой лейшманий приобретают промастиготную форму, активно передвигаются и легко обнаруживаются при микроскопировании. Используют также и биологические пробы - заражение лабораторных грызунов.

Профилактика - в первую очередь это борьба с переносчиками и уничтожение природных резервуаров (грызунов и бродячих собак), а также профилактические прививки.

В настоящее время, по данным Международной организации здравоохранения, разными формами лейшманиоза болеет около 12 млн человек в 88 странах в основном тропического и субтропического региона. Ежегодно диагностируются около 1,5 млн новых случаев заражения лейшманиозами.

*Trypanosoma brucei gambiense* и *T.b. rhodesiense* (кл. Жгутиковые) - возбудители африканского трипаносомоза, или сонной болезни.

Паразит имеет извилистую заостренную с обеих сторон форму. Длина его 17-28 мкм. Стадии, паразитирующие у человека, имеют один жгутик, ундулирующую мембрану сбоку и хорошо заметный кинетопласт у основания жгутика.

Трипаномы поселяются у человека в крови, лимфе, спинномозговой жидкости, в тканях головного и спинного мозга и в серозных полостях.

*T.b. gambiense* встречается в Западной Африке, а *T.b. rhodesiense* - в Восточной и Юго-Восточной Африке.

Жизненный цикл этих паразитов протекает в организме человека, домашних и диких млекопитающих, в первую очередь копытных. *T.b. gambiense* чаще поражает человека, свиней и собак, *T.b. rhodesiense* - диких животных - антилоп и носорогов. Переносчик первого подвида - муха цеце *Glossina palpalis*, живущая поблизости от жилища человека, второго - *G. morsitans*, обитающая в открытых саваннах и саванновых лесах. В связи с этим сонная болезнь, возбудителем которой является *T. b. gambiense*, встречается в антропогенных очагах культурных ландшафтов. Ежегодно регистрируется около 10 000 новых случаев заражения. Восточноафриканский трипаносомоз распространен значительно меньше и встречается в основном в естественной природе. В основном им заболевают охотники, туристы, сезонные рабочие, каждый год - около 1500 человек.

Сонная болезнь без лечения протекает около 5 лет и выражается в нарастающей мышечной слабости, депрессии, истощении и сонливости. Возможны случаи самоизлечения, но обычно заболевание заканчивается смертью больного.

Восточноафриканский трипаносомоз протекает более злокачественно, длится не более 6 мес и также заканчивается смертью.

Для паразитирования трипаносом у млекопитающих, в том числе человека, характерны циклические подъемы интенсивности инвазии за счет их размножения, сопровождающиеся изменениями строения и антигенных свойств паразитов. Во время

увеличения количества паразитов в крови преобладают трипаносомы удлинённой формы. Антигены, которые они образуют, вызывают формирование антител в организме хозяина. Под действием антител многие паразиты гибнут и интенсивность инвазии снижается. Выжившие трипаносомы укорачиваются и начинают вырабатывать другие антигены. Укороченные формы паразита, инвазионные для мухи цеце, в ее организме вновь приобретают удлинённую форму, инвазионную для человека.

*Trypanosoma brucei* в организме человека может размножаться, только находясь внутри клеток, в основном эритроцитов. Паразит попадает туда активно через мембранные рецепторы CD, индуцируя фагоцитоз. В тяжелых случаях трипаносома внедряется и в клетки головного мозга. Больные ощущают слабость, головную боль, боль в суставах. Эти симптомы сопровождаются анемией, нарушением функций сердца и почек. Часто заболевание заканчивается истощением и смертью больного.

Жизненная форма трипаносомы, обитающая в крови человека, получает энергию за счет гликолиза в связи с тем, что она содержит незначительное количество цитохрома. При попадании в пищеварительную систему мухи цеце происходит реорганизация структуры паразита, в его цитоплазме появляется большое количество нормально функционирующих митохондрий, и он переключается на аэробный тип метаболизма.

Каждая новая волна размножения паразитов представляет собой новую популяцию трипаносом, обладающую поверхностным белком, несколько отличным от предыдущего, состоящим из тех же аминокислот, но расположенных в другом порядке. Один клон трипаносом может последовательно образовывать от 1000 до 2000 разных гликопротеинов оболочки. Гены этих протеинов относятся к одному мультигенному семейству и возникли в процессе эволюции, вероятно, путем дупликаций и последующей дифференцировки, как и другие семейства генов. В геноме трипаносомы имеется сайт экспрессии, в который поочередно перемещаются гены поверхностных гликопротеинов, приближаясь к промотору, обеспечивающему их специфическую активацию. Там они транслируются. Не исключено, однако, что сайт экспрессии в геноме трипаносомы не единственный, и даже возможно, что разные гены гликопротеинов активируются несколькими механизмами. В любом случае речь идет о своеобразной адаптации паразита к специфическим условиям существования, повышающей его выживаемость и открывающей ему широкие эволюционные перспективы.

Таким образом паразит избегает иммунной реакции со стороны хозяина.

Кроме описанного варианта адаптации трипаносом к обитанию во внутренней среде хозяина этот паразит использует и механизм генетической рекомбинации, широко распространенный среди свободноживущих простейших. Так, при попадании в организм человека более одного штамма трипаносом за счет укусов несколькими насекомыми, паразиты в процессе конъюгации способны претерпевать комбинативную изменчивость, создающую практически неограниченные возможности защиты от иммунных реакций хозяина. Естественный отбор паразитов как в одном хозяине, так и в его популяциях приводит к сохранению и воспроизводству наиболее жизнеспособных форм. Описанные особенности трипаносом дают им возможность эффективно использовать соответствующие экологические ниши.

Эффективная мера профилактики сонной болезни, как и в случае борьбы с малярией, - стерилизация самцов переносчика и выпуск в окружающую среду. Такие самцы эффективно конкурируют за самок с нормальными самцами, а самки, бывшие в контакте с ними, остаются бесплодными.

В Африке широко используются специальные ловушки со специфическими аттрактантами, при попадании в которые мухи гибнут.

В настоящее время зарегистрировано около 66 млн больных африканской сонной болезнью.

Лабораторная диагностика - исследование мазков крови и спинномозговой жидкости больного для выявления в них возбудителя. Используются также иммунологические реакции и заражение лабораторных животных.

Профилактика - кроме борьбы с переносчиками применяют профилактическое лечение здоровых людей, живущих в очагах трипаносомоза, делающее организм невосприимчивым к инвазии. Практиковавшийся ранее отстрел диких животных, являющихся природным резервуаром паразита, вряд ли рационален в связи с возможным нарушением экологического баланса, который складывался в биогеоценозах на протяжении тысячелетий.

*Trypanosoma cruzi* - возбудитель американского трипаносомоза, или болезни Чагаса (Шагаса). Длина этой трипаносомы в крови человека достигает 20 мкм. Кинетопласт очень крупный, округлой формы. Характерная особенность этого возбудителя - способность к внутриклеточному паразитизму. При этом трипаносомы проникают вначале в макрофаги кожи и слизистых оболочек, а затем и в клетки миокарда, нейроглии и мышц, теряя жгутики, ундулирующие мембраны, и превращаясь в безжгутиковые, или амастиготные, формы. Здесь и происходит размножение паразитов. В крови эти трипаносомы никогда не делятся. В конечном счете пораженная клетка вся заполняется амастиготными формами трипаносом и разрывается, а паразиты инвазируют новые клетки. При этом часть их, превращаясь вновь в жгутиковую форму, поступает в кровь, откуда в дальнейшем они могут попасть в организм переносчика (рис. 19.9).

Переносчики болезни Чагаса - триатомовые клопы родов *Tria-toma*, *Rhodnius* и *Panstrongylus* (см. п. 21.2.2). В них трипаносомы размножаются и достигают состояния инвазионности, поступая в заднюю кишку. Вскоре после кровососания клопы испражняются на покровы человека или животного, и трипаносомы проникают в кровь через раневое отверстие от хоботка или через неповрежденные слизистые оболочки губ, носа и глаз. Окончательными хозяевами кроме человека являются броненосцы, опоссумы, крысы, обезьяны и домашние животные - собаки, кошки, свиньи и даже куры. Кроме трансмиссивного способа заражения описано также заражение половым путем, при переливании крови, а также через плаценту.

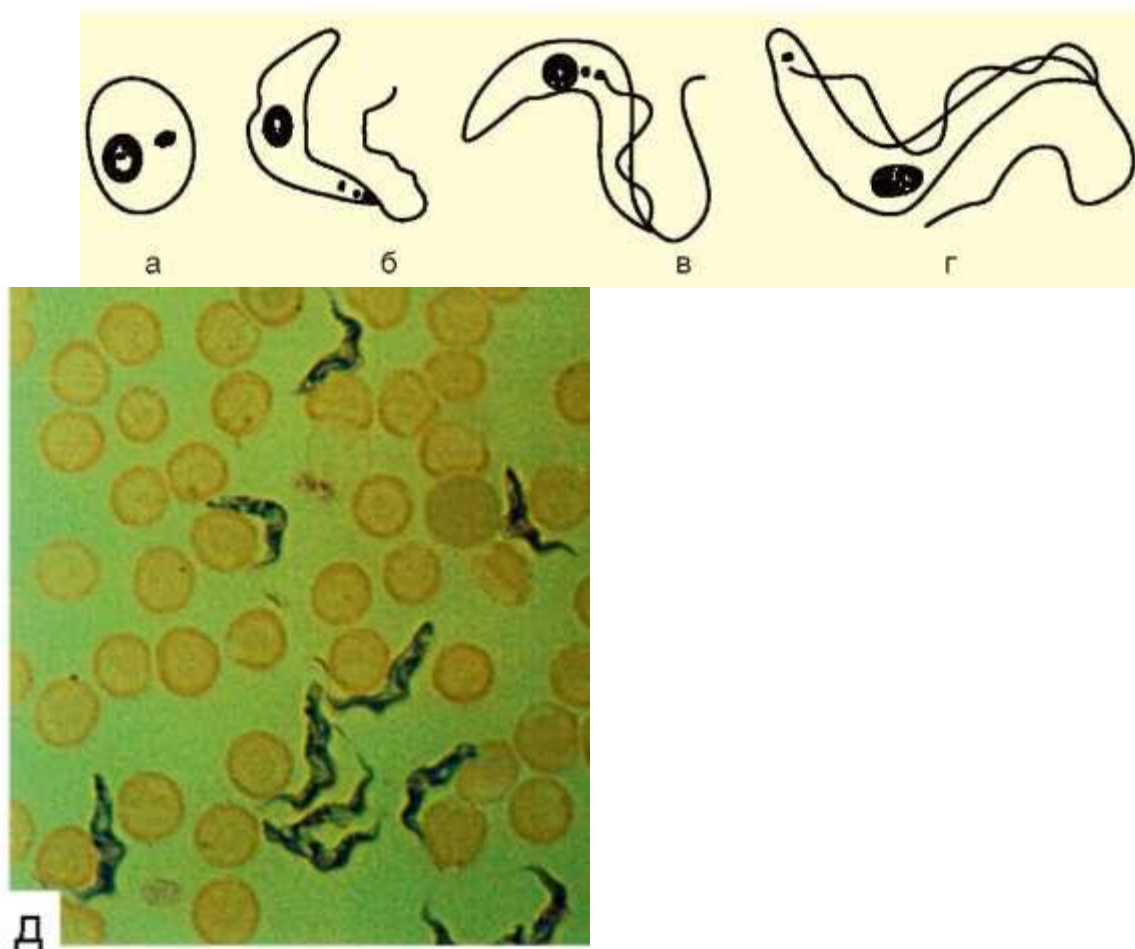


Рис. 19.9. Трипаносома. Жизненные формы: безжгутиковая (а) и жгутиковые (б-г) формы; д - трипаносомы в мазке крови

Болезнь поражает в основном детей младшего возраста, у которых протекает остро. В старшем возрасте заболевание часто переходит в хроническую форму.

Различные штаммы возбудителя отличаются друг от друга преимущественным поражением разных органов и тканей: сердца, отделов нервной системы, клеток печени, селезенки, глиальных клеток, ретику-лоцитов.

Патогенное действие выражается в поражении органов, в клетках которых развиваются паразиты: характерны миокардиты, кровоизлияния в мозговые оболочки и менингоэнцефалит. Иногда заболевание протекает легко и заканчивается самопроизвольным излечением. *Trypanosoma cruzi* у детей вызывает умственную отсталость, увеличение размеров толстой кишки и пищевода - мегаколон и мегаэзофагус. Характерно повреждение сердечной мышцы, что может привести к летальному исходу.

Трипаносомы этого вида обладают комплексом механизмов защиты от реакции со стороны организма хозяина. Это внутриклеточная локализация, ингибирование апоптоза инвазированных клеток, синтез белковых молекул, связывающих антитела, вырабатываемые хозяином, подавление системы комплемента.

В настоящее время на территории Центральной и Южной Америки ежегодно регистрируется около 18 млн новых случаев заболевания, а 100 млн человек находятся в группе риска.

Диагностика - в острой форме заболевания возможно обнаружение трипаносом в крови, в пунктатах лимфатических узлов, в спинномозговой жидкости. Иммунологический метод позволяет выявить в организме больного специфические

антитела. Посев крови больного на культуральную среду позволяет выявить возбудителя в чистой культуре. При хроническом течении со слабовыраженными симптомами рационально введение крови больного морским свинкам, у которых возбудители обнаруживаются в большом количестве на 14-е сутки. Существует и своеобразный метод диагностики - кормление на больном неинва-зированных переносчиков-клопов, в кишечнике которых трипаносомы быстро размножаются и легко обнаруживаются.

В экспериментах на мышах, которым были привиты клетки злокачественных опухолей HeLa, саркомы 37 и других, обнаружено явление туморотропизма *Trypanosoma cruzi*. Паразиты внедряются в опухолевые клетки в 30-40 раз активнее, чем в нормальные. У 50% мышей опухоли после инвазии трипаносом вообще не развивались, а у остальных рост опухолей существенно задерживался. Кроме того, обнаружено, что паразит способствует ускоренному образованию Т-лимфоцитов, приводя к повышению уровня неспецифического иммунитета. Считается, что противоопухолевая активность трипаносом связана с особенностями организации и функционирования генетического материала митохондрий паразита. Этот феномен является своеобразной адаптацией паразита к среде обитания, в результате чего у него появляется возможность прожить дольше, эффективнее размножиться и широко расселиться.

Трипаносомы представляют большой медицинский интерес не только потому, что возбуждают серьезные, смертельно опасные заболевания и одновременно обладают противоопухолевым действием.

Колоссальная экологическая пластичность трипаносом, обеспечивающая им возможность паразитирования в организме хозяина на протяжении нескольких лет в условиях постоянно действующих механизмов иммунитета, позволяет этим паразитам осваивать и новых хозяев. Так, описанная в последние годы вспышка трипаносомоза в Эфиопии была вызвана адаптацией к человеку *T.b. brucei* - подвида, паразитирующего обычно только у крупного рогатого скота и антилоп. Та же причина, вероятно, лежит в основе существования периодических вспышек трипаносомозов в Индии и Малайзии, где у больных были выделены паразиты, обитающие обычно в крови грызунов и низших обезьян. В Центральной и Южной Америке кроме *T. cruzi* известна и еще одна трипаносома - *T. rangeli*, которая чаще паразитирует у кошек и собак, но способна инвазировать и человека, вызывая у него нетяжелую, быстро проходящую лихорадочную реакцию.

Описанный выше противоопухолевый эффект трипаносом и изучение особенностей метаболизма этого паразита стали основой для разработки противоопухолевых препаратов - круцина и трипанозы.

Малярийные плазмодии *Plasmodium* (кл. Споровики) - возбудители малярии. Известны следующие виды малярийных плазмодиев, паразитирующие у человека: *P. vivax* - возбудитель трехдневной малярии, *P. falciparum* - возбудитель тропической малярии, *P. malariae* - возбудитель четырехдневной малярии, *P. ovale* - возбудитель овале-малярии, близкой к трехдневной. Три первых вида широко распространены в тропических и субтропических климатических поясах, последний - только в тропической Африке. Все виды сходны морфологически и жизненными циклами, отличаясь друг от друга деталями строения и некоторыми особенностями цикла развития, проявляющимися в основном продолжительностью его отдельных периодов.

Происхождение плазмодиев представляется загадочным. Дело в том, что нуклеотидные последовательности геномов этих паразитов на 10% состоят из генетического материала растений. Они синтезируют более 500 различных растительных белков. Их кодирует генетический материал уникальных органелл, называемых апикопластами, которые по строению сходны с хлоропластами растений. Однако их



функции - не фотосинтез, а синтез жирных кислот, необходимых для проникновения в клетки хозяина, а также ряда ферментов, использующихся в энергетическом обмене.

Вероятно, плазмодии возникли сотни миллионов лет назад за счет симбиоза примитивных эукариотических организмов с формами, близкими к древним предкам сине-зеленых водорослей. Косвенно это доказывают эксперименты на лабораторных животных, зараженных плазмодиями. Лечение их препаратами на основе гербицидов (специфических органических соединений, вызывающих гибель растений и применяющихся для борьбы с сорняками в сельском хозяйстве) оказалось успешным. В настоящее время создается ряд медицинских препаратов на основе гербицида фосмидомицина для лечения малярии у человека.

Интересно, что жизнедеятельность малярийного плазмодия подавляет также ряд антибиотиков, не действующих на другие эукариотические клетки и использующихся исключительно для лечения заболеваний бактериальной природы. Это также подтверждает, что апикопласты плазмодиев, как и хлоропласты растений, - результат эволюции древних симбиотических прокариот, интегрировавшихся в клетки эукариотической природы.

6% ДНК плазмодия представляет собой блок из 150 вариантов гена, ответственного за специфику антигенного состава клеточной оболочки, белки которой периодически меняются, обеспечивая паразиту избегание действия иммунной системы хозяина так же, как это происходит у трипаносом (см. выше).

Жизненный цикл малярийных плазмодиев типичен для споровиков, включая стадии бесполого размножения в виде шизогонии, полового процесса и спорогонии. Окончательный хозяин паразитов - комар *p. Anopheles* (см. п. 21.22). В его организме происходит половой процесс и спорогония - многократное клеточное деление с образованием споро-зоитов - форм, инвазионных для человека. Промежуточный хозяин - человек. В его организме происходит размножение паразита. Комар - одновременно и переносчик болезни, поэтому малярия - типичное ан-тропонозное трансмиссивное заболевание.

Со слюной зараженного комара при укусе плазмодии попадают в кровь человека (рис. 19.10). Развитие паразитов в организме человека происходит синхронно. С током крови они разносятся по организму и поселяются в клетках печени. Здесь они растут и размножаются шизогонией таким образом, что один паразит делится на тысячи дочерних особей. Клетки печени при этом разрушаются, и паразиты, называемые на этой стадии мерозоитами, поступают в кровь и внедряются в эритроциты. *P. vivax* использует для проникновения в эритроциты в качестве рецептора мембранный белок *CD234*. С этого момента начинается эритроцитарная часть цикла развития плазмодия. Паразит питается гемоглобином, растет и размножается шизогонией. При этом каждый плазмодий делится на 8-24 мерозоида. После разрушения эритроцита мерозоиты попадают в плазму крови и оттуда в новые эритроциты, после чего весь цикл эритроцитарной шизогонии повторяется.

Выход большого числа мерозоитов из разрушенных эритроцитов сопровождается выбросом в плазму крови значительного количества токсических продуктов жизнедеятельности. Их воздействие на организм приводит к резкому повышению температуры тела, ознобу, слабости и головным болям. Такое состояние возникает внезапно и длится в среднем 1,5-2 ч. Вслед за этим наступают чувство жара, сухость во рту, жажда. Температура тела достигает 40-41 °С. Резко усиливается потоотделение, нарастает слабость, возможна потеря сознания. Перечисленные симптомы облегчают комарам, ориентирующимся с помощью обонятельных и терморецепторов, поиск хозяев-прокормителей и обеспечивает плазмодиям возможность дальнейшего расселения. Через несколько часов все перечисленные симптомы исчезают, и больные обычно засыпают.

Весь приступ может продолжаться от 6 до 12 ч. При трехдневной и овале-малярии промежутки между приступами составляют 48 ч, число таких приступов может достигать 10-15, после чего они прекращаются за счет повышения уровня специфического иммунитета, но паразиты в крови еще могут обнаруживаться. В таком случае человек становится парази-тоносителем и продолжает представлять опасность для окружающих как возможный источник заражения.

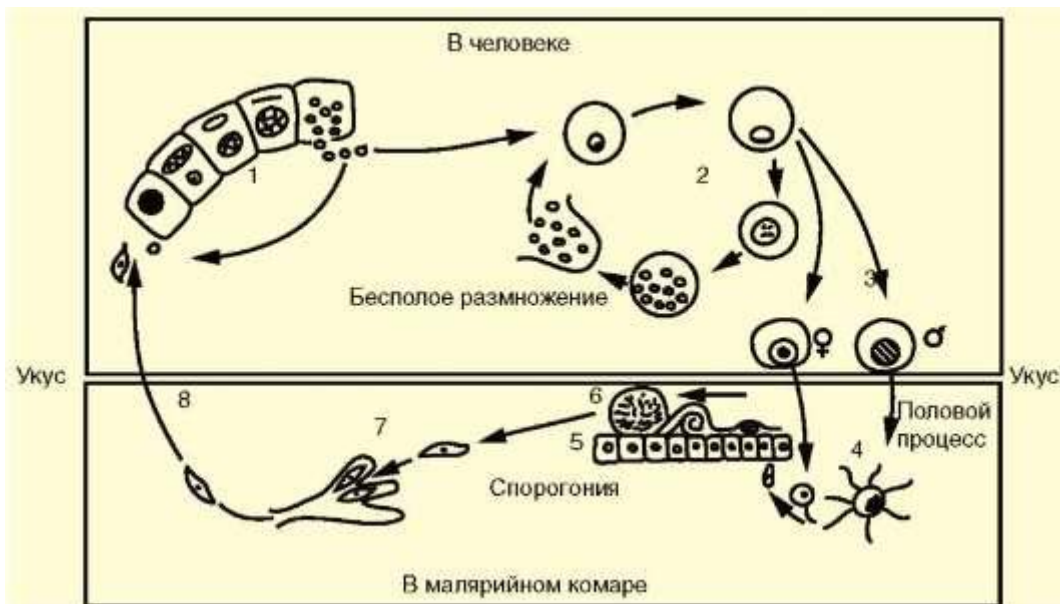


Рис. 19.10. Жизненный цикл малярийного плазмодия: 1 - преэритроцитарная шизогония в клетках печени; 2 - эритроцитарная шизогония; 3 - образование гаметоцитов; 4 - оплодотворение; 5 - спорогония в стенке желудка комара; 6 - ооциста со спорозоидами; 7 - проникновение спорозоида в слюнные железы комара; 8 - заражение человека

Обычно поврежденные эритроциты транспортируются в селезенку и там разрушаются.

*P. falciparum*, находящийся в эритроците, приводит к изменению его метаболизма и свойств оболочки: на ее поверхности образуется белок, имеющий сродство к мембранному рецептору *CD36*, располагающемуся на поверхности клеток эндотелия сосудов. При этом пораженные эритроциты прикрепляются к внутренней поверхности стенки кровеносных сосудов и перестают циркулировать в крови. Задержка таких эритроцитов надолго в фиксированном состоянии позволяет паразиту проходить эритроцитарную стадию развития без риска быть уничтоженным в селезенке. Плазмодий подавляет иммунную систему хозяина, повреждая  $\Gamma$ -лимфоциты и приводя к ослаблению экспрессии генов *CD3/TCR*-комплекса хозяина.

Из части мерозоитов в эритроцитах образуются незрелые половые клетки - мужские и женские гаметоциты. Они являются инвазионной стадией для комара. Дальнейшее их развитие возможно только в его пищеварительной системе. При укусе больного человека комаром гаметоциты попадают в желудок последнего, где из них образуются зрелые гаметы. В результате оплодотворения в желудке комара образуется подвижная зигота, которая перемещается на наружную поверхность стенки желудка и покрывается оболочкой, формируя ооцисту. С этого момента начинается период спорогонии, когда содержимое ооцисты многократно делится, образуя около 10 тыс. спорозоитов - тонких серповидных клеток, которые после разрыва оболочки поступают в слюнные железы комара. Нахождение огромного числа спорозоитов плазмодия в слюнных железах и передней кишке комара приводит к тому, что комар может одновременно всосать лишь небольшое количество крови. Это вынуждает его

несколько раз менять хозяев-прокормителей, что повышает вероятность заражения малярией большего числа людей.

При кровососании спорозоиты поступают в кровяное русло человека.

Естественный отбор приводит к возникновению новых антигенных вариантов возбудителя, которые обеспечивают возможность наступления рецидивов заболевания. Рецидивы могут повторяться несколько раз, но постепенно популяция эритроцитарных паразитов полностью погибает. Однако в течение 3-5 лет инвазия может вновь активизироваться за счет находящихся в латентном состоянии в печени экзоэритроцитарных шизонтов, которые могут выходить из печеночных клеток и внедряться в эритроциты. Таким образом, весь процесс болезни может начаться снова.

При малярии, вызываемой *P. malariae*, приступы повторяются через 72 ч. Часто встречается и бессимптомное носительство. Экзоэритроцитарной стадии в цикле развития этого паразита нет, поэтому поздние рецидивы невозможны, хотя инвазия характеризуется упорным течением и длится до 40 лет.

При тропической малярии вначале приступы развиваются через разные промежутки времени, а позже - через 24 ч. От осложнений со стороны центральной нервной системы или почек возможна смерть больного. Шизонты в клетках печени не сохраняются, а заболевание может продолжаться до 18 мес.

Все виды малярийных плазмодиев могут инвазировать человека и при гемотрансфузии (переливание крови). В этом случае ни у одного из паразитов не формируется экзоэритроцитарной стадии. Поэтому поздних рецидивов в этом случае не бывает. Гемотрансфузионный способ заражения чаще всего встречается при четырехдневной малярии в связи с тем, что при этой форме болезни шизонты в эритроцитах находятся в очень малом количестве и могут не обнаруживаться при исследовании крови доноров.

Заражение малярией может происходить и трансплацентарно, когда от больной матери заражается плод. Не исключается и возможность заражения при использовании нестерилизованных хирургических инструментов и шприцов.

Иногда человек может быть инвазирован одновременно двумя или тремя видами плазмодиев. В таком случае малярийные приступы не имеют четкой периодичности и клинический диагноз затруднен.

Лабораторный диагноз малярии можно поставить только в период, соответствующий стадии эритроцитарной шизогонии, когда в крови удастся обнаружить паразитов.

Плазмодий, недавно проникший в эритроцит, имеет кольцевидную форму. Его цитоплазма выглядит как ободок, окружающий крупную вакуоль с продуктами диссимиляции. Ядро паразита смещено к краю клетки. Следующая стадия называется амебовидным шизонтом. У паразита появляются ложноножки, а вакуоль увеличивается. Наконец плазмодий занимает почти весь эритроцит. Следующая стадия развития паразита -фрагментация шизонта. На фоне деформированного эритроцита обнаруживаются множественные мерозоиты, в каждом из которых лежит ядро. Кроме бесполок клеток в эритроцитах можно увидеть и гаметоциты. Они отличаются крупными размерами, не имеют псевдоподий и вакуолей (рис. 19.11).

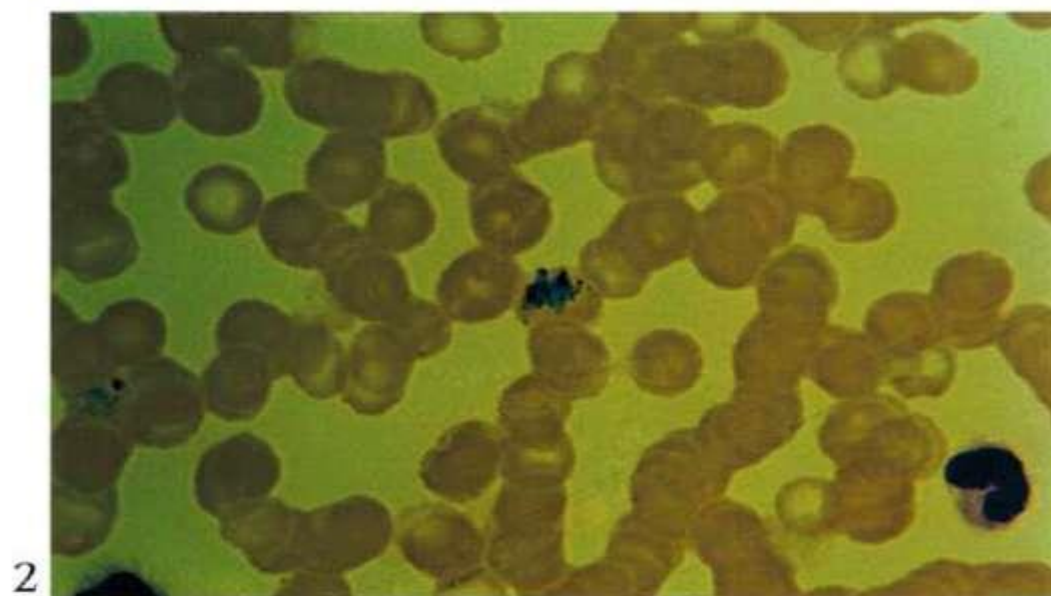
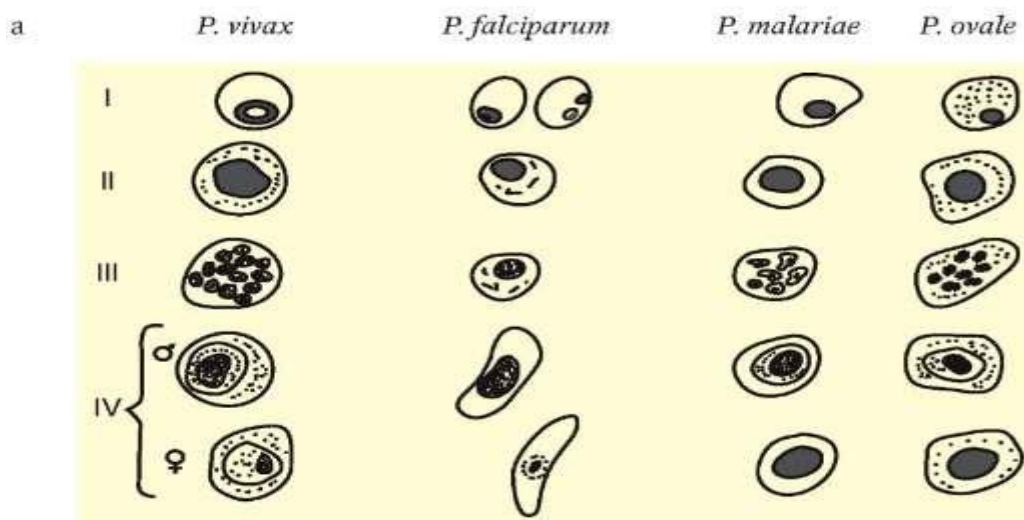


Рис. 19.11. а - малярийные плазмодии (схема). Стадии развития в эритроцитах: I - стадия кольца; II - стадия амёбовидного шизонта; III - стадия фрагментации; IV - гаметоциты; б - малярийные плазмодии в мазках крови: 1 - *Plasmodium vivax*, гамето-цит; 2 - *P. vivax*, стадия фрагментации

Профилактика малярии - раннее выявление и лечение больных, профилактическое лечение в зонах широкого распространения малярии. Как и при любых трансмиссивных заболеваниях, необходима прицельная борьба с переносчиками.

Малярия в разных ее формах - крайне тяжелое заболевание. Она является фактором естественного отбора в человеческих популяциях, обитающих в пределах ареала расселения плазмодиев. Выживание человека в этих зонах сопровождалось закреплением и повышением популяционно-частоты аллелей, снижающих вероятность попадания паразитов в эритроциты или не допускающих возможности их размножения в организме хозяина. Именно поэтому в зонах расселения этих паразитов наиболее часто встречаются различные заболевания из группы гемоглобинопатий (см. также п. 12.2.5, рис. 12.9).

Малярией в настоящее время на Земле страдают около 270 млн человек.

#### 19.4. ПРОСТЕЙШИЕ - ФАКУЛЬТАТИВНЫЕ ПАРАЗИТЫ ЧЕЛОВЕКА

В 1965 г. в Австралии впервые были выявлены случаи заболеваний, вызываемых свободноживущими почвенными амебами, и с тех пор они регистрируются во многих странах. В большинстве случаев эти заболевания диагностируются только после смерти больных на основе гистологического исследования тканей, в которых обнаруживаются эти простейшие.

Крайняя тяжесть заболеваний, вызываемых этими амебами, объясняется тем, что паразитический образ жизни для них не обязателен. Поэтому как у амев, так и у человека на протяжении эволюции не возникло взаимных адаптаций, в связи с чем система «паразит-хозяин» неустойчива.

Среди амев этой группы наиболее известны представители родов *Naegleria* и *Acanthamoeba* (рис. 19.12).

Амебы р. *Naegleria* в организм человека попадают при купании в загрязненной воде через носовую полость и проникают в мозговые оболочки. Здесь амевы размножаются и вызывают острый менингоэнцефалит, который почти всегда заканчивается смертью. Наиболее часто поражаются дети.

Амебы р. *Acanthamoeba* образуют устойчивые цисты, которые попадают в организм человека не только через носоглотку и пищеварительную систему, но и при вдыхании, а также через травмированную кожу и роговицу. Заболевание проявляется по-разному в зависимости от путей попадания возбудителя в организм. Характерно образование гранул, содержащих амев. У ослабленных больных и детей заболевание часто заканчивается менингоэнцефалитом и летальным исходом.

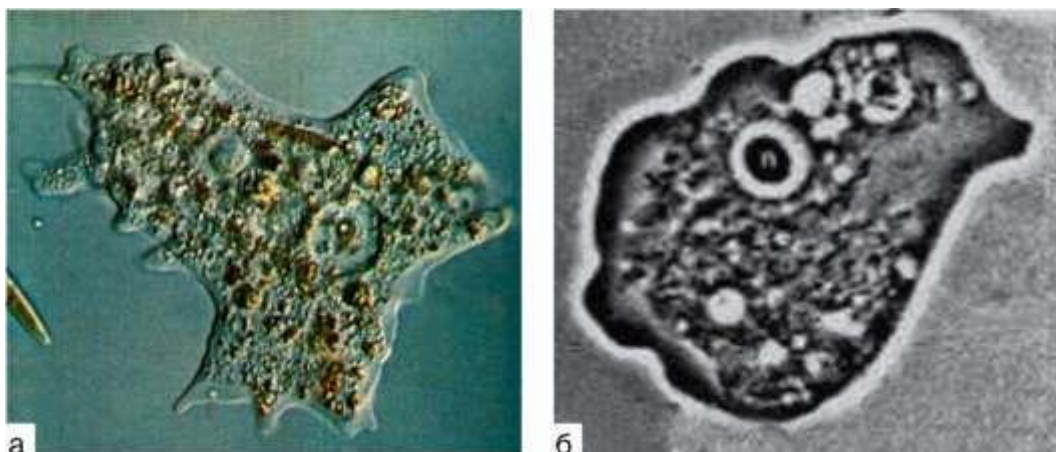


Рис. 19.12. Факультативные паразиты человека: а - *Acanthamoeba* sp.; б - *Naegleria* sp.

Вопросы для самоконтроля

1. Характеристика и классификация типа Простейшие.
2. Особенности паразитирования простейших в зависимости от их локализации в организме хозяина.
3. Простейшие, обитающие в полых органах. Пути заражения, меры профилактики.
4. Простейшие, обитающие в тканях. Пути заражения, меры профилактики.
5. Особенности географического распространения паразитических простейших и соответствующих паразитарных заболеваний.

## Глава 20. МЕДИЦИНСКАЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЯ

Медицинская гельминтология изучает паразитов человека из группы червей. Черви - это многоклеточные, трехслойные, первичноротые, двустороннесимметричные животные. Их тело имеет удлинённую форму, а кожно-мускульный мешок состоит из гладких или поперечнополосатых мышц и покровных тканей.

Черви-паразиты человека относятся к типам Плоские и Круглые черви. Заболевания, вызываемые гельминтами, называют гельминто-зами. В большинстве случаев при одноразовой инвазии нарастания численности гельминтов в организме хозяина не происходит: для успешного протекания циклов их развития необходима смена сред обитания. Из этого следует, что продолжительность заболевания часто определяется продолжительностью жизни паразита и колеблется от нескольких недель при энтеробиозе до нескольких десятков лет при шистосомозах. Тяжесть заболевания зависит от числа паразитов, попавших в организм хозяина, и его индивидуальной чувствительности.

Гельминты могут обитать у человека практически во всех органах. В соответствии с этим различны пути их проникновения в организм человека, симптоматика заболеваний и методы диагностики.

На протяжении длительной эволюции при переходе к паразитизму у гельминтов возникли не только признаки общей дегенерации и адаптации к паразитическому образу жизни общего значения (особые покровы, мощная половая система), но и конкретные приспособления к обитанию в определенных органах. Хозяева, в свою очередь, приобрели соответствующие адаптации, обеспечивающие стабильное существование системы хозяин-паразит. Однако во многих случаях для попадания в определенный орган гельминты осуществляют миграцию по кровеносным сосудам или непосредственно через ткани и могут попасть в другие органы. Тогда говорят об атипичной, или эктопической, локализации. Заболевание при этом протекает тяжелее, диагностируется с трудом и часто может заканчиваться гибелью одного из компонентов системы: паразита или хозяина. Сказанное в полной мере относится и к видовой специфичности системы паразит-хозяин: гельминты, адаптированные только к человеческому организму, обуславливают более легкое течение заболевания, чем специфические паразиты животных, попадающие к человеку случайно.

### 20.1. ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ *PLA THELMINTHES*

Плоские черви имеют тело, уплощенное в дорсовентральном направлении. Полость тела отсутствует, внутренние органы погружены в рыхлую соединительную ткань - паренхиму. Кожно-мускульный мешок состоит из покровной ткани - тегумента, который представляет собой многоядерную неклеточную структуру, и трех слоев гладких мышц -

продольных, поперечных и дорсовентральных. Движения, осуществляемые ими, медленны и несовершенны. Нервная система состоит из нервных узлов на переднем конце тела, от которых кзади отходят продольные нервные тяжи. Пищеварительная система, если она имеется, построена из глотки и кишечника, который слепо замкнут. Непереваренные остатки пищи выделяются через рот. Половая система гермафродитна и построена очень сложно.

Выделение осуществляется с помощью протонефридиальной системы, состоящей из отдельных выделительных клеток - протонефридиев. Они способны захватывать продукты диссимиляции и транспортировать их по внутриклеточным каналам, проходящим в их длинных отростках. Продукты экскреции поступают в собирательные трубочки, а оттуда либо непосредственно, либо через мочевой пузырь - во внешнюю среду. Виды, имеющие медицинское значение, представлены в двух классах: Сосальщикообразные и Ленточные черви.

### 20.1.1. КЛАСС СОСАЛЬЩИКИ *TREMATODA*

Класс Сосальщикообразные включает около 4000 видов. Все они паразиты. Форма тела большинства сосальщикообразных листовидная. В процессе адаптации к паразитизму выработались мощные присоски - органы прикрепления. Многие сосальщикообразные, кроме того, имеют мелкие шипики, покрывающие все тело и облегчающие им прикрепление к хозяину. Мелкие виды имеют пищеварительную систему в форме мешка или двух слепо замкнутых каналов. У крупных видов пищеварительная система сильно разветвлена и наряду с собственно пищеварением выполняет также транспортную функцию, перераспределяя по организму продукты пищеварения. В остальном сосальщикообразные повторяют организацию плоских червей, описанных выше (рис. 20.1).

Сосальщикообразные резко обособлены от других плоских червей своеобразием жизненного цикла, в котором имеет место закономерное чередование поколений, способов размножения и хозяев (рис. 20.2). Половозрелая стадия всегда паразитирует в организме позвоночных животных. Выделяемое яйцо для успешного развития обычно должно попасть в воду. Из него выходит личинка - мирацидий, - снабженная светочувствительными глазками и ресничками, с помощью которых она свободно перемещается. Личинка обычно способна активно отыскивать промежуточных хозяев, используя фото-, гео- и хемотаксис.

В ряде случаев мирацидий развивается в яйце и выходит из него только тогда, когда яйцо оказывается проглоченным первым промежуточным хозяином - моллюском. Эта особенность цикла развития повышает вероятность выживания личинки паразита, развивающейся под яйцевыми оболочками, по сравнению с теми личинками, которые активно плавают в поисках подходящих хозяев и рискуют либо не найти их и погибнуть, либо быть проглоченными хищниками.

Мирацидии попадают в организм брюхоногого моллюска определенного вида, строго специфичного для данного сосальщикообразного. Здесь личинка превращается в материнскую спороцисту - стадию, претерпевшую в связи с паразитизмом наиболее глубокую дегенерацию. В ней развиты почти исключительно органы женской половой системы, благодаря которым она размножается партеногенетически. В результате этого образуются многоклеточные редии, которые также способны к партеногенезу. Таким образом, возможно формирование нескольких поколений редий. Последнее из них генерирует церкарий, покидающих организм моллюска и свободно плавающих в поисках основного или второго промежуточного хозяина.

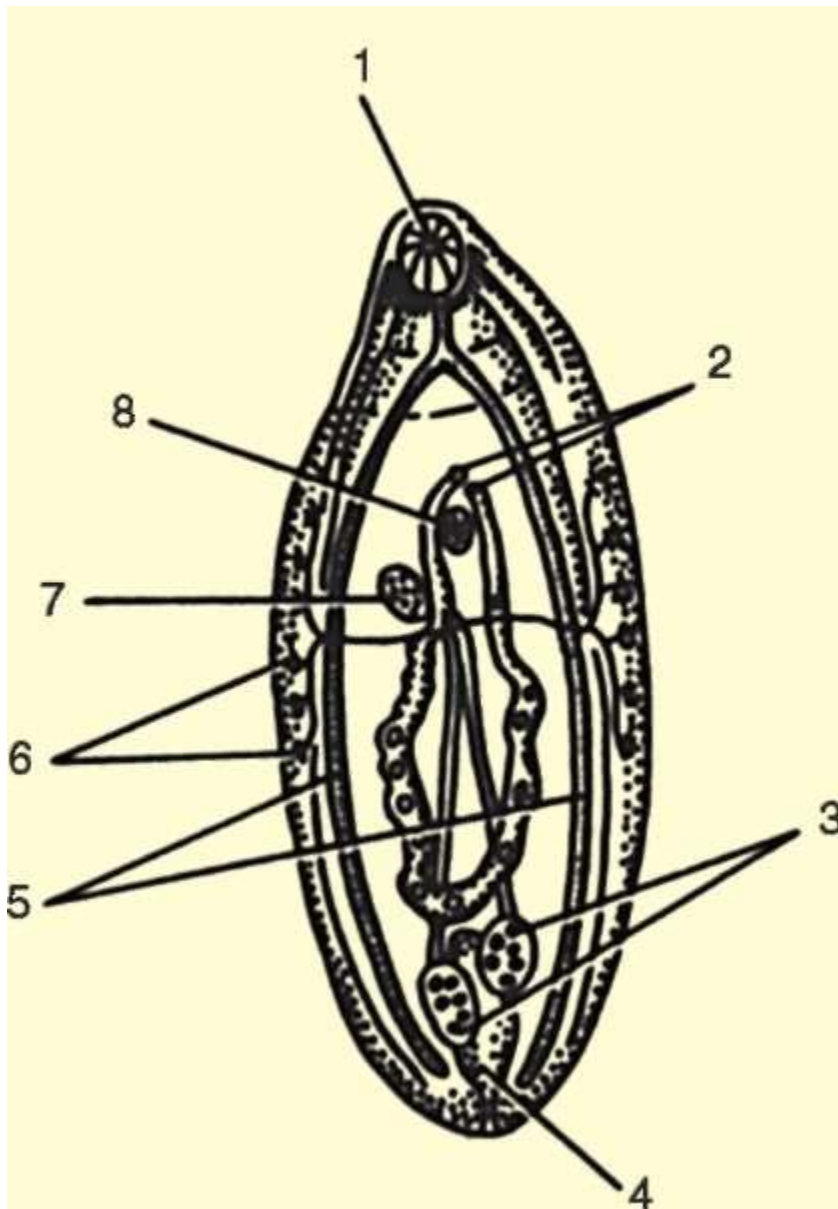


Рис. 20.1. Организация сосальщиков: 1 - ротовая присоска; 2 - мужские и женские половые отверстия; 3 - семенники; 4 - мочевого пузыря; 5 - ветви кишечника; 6 - желточники; 7 - яичник; 8 - брюшная присоска

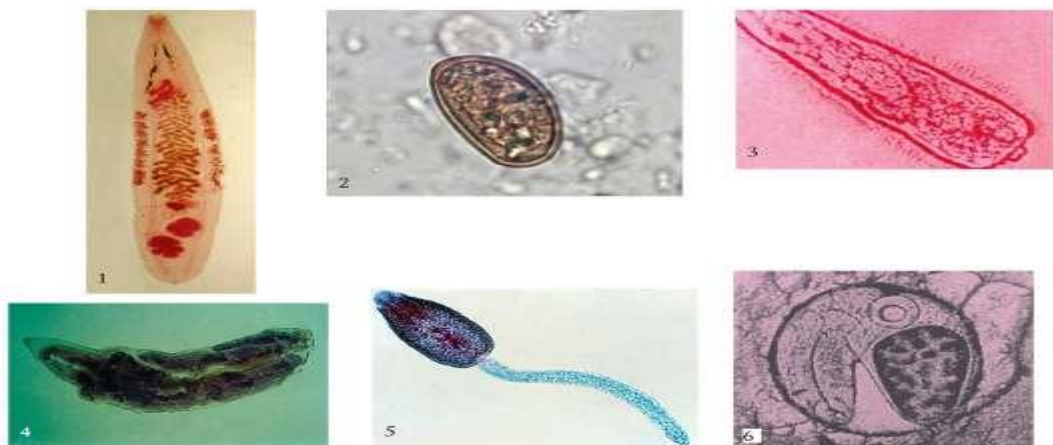


Рис. 20.2. Цикл развития сосальщиков: 1 - половозрелая форма в окончательном хозяине; 2 - яйцо; 3 - мирацидий в воде; 4 - личинка, размножающаяся



партеногенетически в моллюске; 5 - церкарий в воде; 6 - метацеркарий во втором промежуточном хозяине

В первом случае церкарии либо самостоятельно внедряются в кожу хозяина, либо, инцистируясь на растениях, оказываются проглоченными травоядными животными или человеком. Во втором случае церкарии отыскивают животных, использующихся основными хозяевами для питания, и образуют в них покоящиеся стадии - инцистированные метацеркарии. Церкарии в отличие от мирацидиев не обладают хемотаксисом, а использование только гео- и фототаксиса, а также инцистирование на траве не позволяют им находить специфичных хозяев. Поэтому основная масса церкариев погибает либо не найдя хозяев вообще, либо попав в организмы таких видов, развитие в которых невозможно. После проникновения инвазионных стадий сосальщиков в основного хозяина они мигрируют у него в организме и находят тот орган, где достигнут половой зрелости и будут обитать всю последующую жизнь.

Отсутствие свободноживущих видов в классе Сосальщикообразные на фоне общего примитивизма их организации, сложный цикл развития, в котором участвуют специфические промежуточные и основные хозяева, огромная плодовитость, достигаемая разными способами размножения, и сохранившаяся связь с водной средой обитания свидетельствуют о древности паразитического образа жизни этих организмов. Среди хозяев сосальщиков наиболее специфичны именно моллюски: для каждого вида паразита, обитающего на стадии мариты нередко у нескольких видов основных хозяев, первым промежуточным хозяином практически всегда является только один вид улиток. Исключением является легочный сосальщик: его личинки могут использовать в качестве первых промежуточных хозяев улиток не только разных видов, но даже разных родов и семейств. Вторым промежуточным хозяином также могут быть представители разных групп ракообразных. Это дает паразиту возможность широкого расселения за пределы его исходного ареала; вид претерпевает биологический прогресс.

Это означает, что на протяжении эволюции между сосальщиками и моллюсками возникли наиболее совершенные взаимные адаптации. Моллюски были, вероятно, первыми и единственными хозяевами сосальщиков еще в период, предшествующий возникновению позвоночных. Об этом свидетельствует также сохранившийся в цикле развития сосальщиков партеногенез - рудиментарная форма полового размножения, - проходящий именно в организме моллюсков.

Считается, что сосальщикообразные стали паразитами брюхоногих моллюсков более 200 млн лет назад.

Наряду с этими чертами в цикле развития сосальщиков имеются такие признаки, которые указывают на рекапитуляции свободного образа жизни: обязательный выход яиц во внешнюю среду и наличие активно плавающих расселительных стадий с развитыми органами чувств - ми-рацидиев и церкарий.

Возникновение и дальнейший биологический и морфофизиологический прогресс позвоночных, освоивших все благоприятные для жизни среды, открыли и сосальщикам широкие возможности адаптивной эволюции за счет приспособления к новым хозяевам. Адаптации сосальщиков к позвоночным как к новым средам обитания не ограничились только использованием их широкого видового разнообразия. Сосальщикообразные адаптировались к обитанию в самых разнообразных органах, тканях и системах - от кожных покровов и органов чувств до кровеносных сосудов внутренних органов.

Большинство сосальщикообразных-паразитов человека обитает в пищеварительной системе; некоторые виды живут в легких, другие - в кровеносных сосудах брюшной полости и малого таза. Человек заражается сосальщиками разными способами в зависимости от вида: при контакте с водой и проникновении церкарий через кожу, при

поедании продуктов животного происхождения с метацеркариями и при употреблении растений в пищу, если на их листьях инцистированы церкарии паразитов.

После попадания в организм человека большинство сосальщиков осуществляют сложные миграции по пути к органам своей окончательной локализации. Миграция происходит по кровеносным сосудам, непосредственно по пространствам между органами и по полости тела. Во время миграции сосальщики вызывают у хозяина тяжелые интоксикации и аллергические состояния, но диагностировать заболевание в этот момент крайне сложно. Заболевания, вызываемые сосальщиками, называются трематодозами.

Для диагностики трематодозов используют методы обнаружения яиц в фекалиях, моче или мокроте в зависимости от локализации паразитов, а также аллергические пробы.

В связи с тем, что сосальщики, обитающие у человека, поражают также и ряд других видов млекопитающих, соответствующие трематодозы относят к природно-очаговым зоонозным заболеваниям, поэтому их полная ликвидация практически невозможна.

В зависимости от особенностей цикла развития сосальщиков, паразитирующих у человека, можно разделить на следующие группы:

- развивающиеся с одним промежуточным хозяином и обитающие в пищеварительной системе;
- развивающиеся с одним промежуточным хозяином и обитающие в кровеносных сосудах;
- развивающиеся с двумя промежуточными хозяевами.

20.1.1.1. Сосальщики с одним промежуточным хозяином, обитающие в пищеварительной системе

К сосальщикам этой экологической группы относится незначительное число видов. Они характеризуются большими размерами, ротовая и брюшная присоски их расположены на переднем конце тела близко друг от друга. Паразиты обитают в печени или тонком кишечнике крупных травоядных млекопитающих и человека. Заражение происходит при поедании зелени и овощей, поливаемых прудовой водой, с которой могут заноситься церкарии, инцистирующиеся на листьях, превращаясь в адолескарии.

Травоядные животные, в том числе и домашние, заражаются гораздо чаще, чем человек. Они и бывают наиболее частым источником заражения человека. Поэтому заражаются трематодозами этой группы обычно люди в сельской местности.

Лабораторная диагностика - обнаружение яиц этих сосальщиков в фекалиях.

Профилактика заболеваний - тщательное мытье и термическая обработка овощей и зелени в районах, где огороды поливают водой из стоячих водоемов, а также выявление, лечение больных животных и санитарная охрана пастбищ.

Печеночный сосальщик *Fasciola hepatica* (рис. 20.3) - возбудитель фасциолеза. Тело паразита листовидное, передний конец клювообразно оттянут. Матка невелика и розеткой располагается позади брюшной присоски. Кзади от матки находятся сильно разветвленные семенники, яичники, желточники и ветви кишечника. Яйца крупные, желтовато-коричневого цвета. Фасциолез встречается чаще в странах с теплым влажным климатом.



Рис. 20.3. Сосальщнки, имеющие одного промежуточного хозяина: а - печеночный; б - фасциолопсис

Жизненный цикл печеночного сосальщика типичен для этой группы паразитов. Окончательные хозяева паразита - крупные травоядные млекопитающие и человек. Промежуточный хозяин - малый прудовик *Lymnaea truncatula*. Интересно, что на территории Австралии нет моллюсков этого вида, а фасциолез распространен широко. Этот паразит, будучи занесенным сюда вместе со скотом, адаптировался к другому промежуточному хозяину - *L. tomentosa*. Заражение основного хозяина происходит при поедании травы с заливных лугов. Случаи заражения человека связаны с употреблением щавеля и особенно часто - водяного кресса - полуводного растения, широко употребляющегося в пищу в Западной Европе. В кишечнике основного хозяина личинки освобождаются от оболочек, пробуравливают его стенку и попадают в полость брюшины, откуда мигрируют в печень, проникают через печеночную ткань в желчные ходы, где через 3-4 мес достигают половой зрелости и начинают откладывать яйца. Необычно в печеночном сосальщике то, что этот вид может адаптироваться к существованию в аэробных условиях, ведя при этом паразитический образ жизни. В ряде ближневосточных стран существует традиция употребления в пищу сырой печени. Если в печени оказываются половозрелые особи печеночного сосальщика, то они активно прикрепляются к слизистой оболочке глотки, могут вызвать кровотечение, отек глотки и удушье. Такая фарингеальная форма гельминтоза носит название *halzoun*.

Печеночный сосальщик гигантский *Fasciola gigantica* (рис. 20.3, а) отличается от предыдущего вида большими размерами (до 75 мм) и слабым выступанием вперед передней части тела. Цикл развития, диагностика и профилактика не отличаются от предыдущего вида. В связи с крупными размерами этого вида фасциолез, вызываемый им, протекает более тяжело. У человека фасциолез, вызываемый гигантским печеночным сосальщиком, встречается в Юго-Восточной Азии, на Гавайских островах, в Узбекистане.

Фасциолопсис *Fasciolopsis buski* (рис. 20.3, б) - возбудитель фасциолопсидоза. Этот паразит по размерам соответствует гигантскому печеночному

сосальщику. Характерны для него очень толстое тело и две неразветвленные кишечные трубки.

Жизненный цикл фасциолопсиса отличается тем, что его взрослые формы обитают в тонком кишечнике человека, домашних и диких свиней. Промежуточные хозяева - водные моллюски р. *Segmentina*. Цер-карии инцистируются чаще всего на плодах водяного ореха и водяного каштана. При их поедании происходит заражение основного хозяина. Миграция паразита здесь не осуществляется. Паразит вызывает хронические желудочно-кишечные расстройства, сильно истощающие больных.

Диагностика и профилактика фасциолопсидоза соответствуют описанным выше. Заболевание широко распространено в Южной и Юго-Восточной Азии.

20.1.1.2. Сосальщики с одним промежуточным хозяином, обитающие в кровеносных сосудах

К этой группе относятся так называемые кровяные сосальщики - шистосомы. Это раздельнополые организмы. Самцы имеют широкое тело, а самки - шнуровидное и в половозрелом состоянии находятся в гинекофорном канале на брюшной стороне самцов. Присоски невелики и располагаются на переднем конце тела. Все кровяные сосальщики обитают в тропических широтах Азии, Африки и Америки.

В связи с тем, что половозрелые шистосомы живут в кровеносных сосудах, яйца, которые откладывают самки, имеют специальные приспособления для выведения в полостные органы и далее во внешнюю среду: они снабжены шипами, через которые выделяются ферменты, растворяющие ткани хозяина. За счет этих ферментов яйца пробуравливают стенки сосудов, проникают в ткани, могут попадать в кишечник или мочевого пузырь в зависимости от вида паразита. Опасным и характерным для этих паразитов является гематогенный занос яиц в различные органы, где вокруг них возникают локальные воспалительные процессы. Сами же половозрелые сосальщики, обитая в крови, адсорбируют своими покровами плазменные белки своих хозяев, становясь недоступными действию их иммунной системы.

Как и у всех сосальщиков, личиночные стадии, размножающиеся партеногенезом, развиваются в водных моллюсках. Характерны церка-рии - они имеют раздвоенный хвост, а на переднем конце - железы проникновения, с помощью которых проникают через кожу в кровеносную систему окончательного хозяина при нахождении его в воде (см. рис. 18.9). При этом они вызывают кожные поражения - церкариозы, выражающиеся в появлении сыпи, зуде и других аллергических проявлениях, а также в воспалительных реакциях. При массовом попадании церкарий в легкие возникает пневмония.

Церкариозы могут вызываться не только шистосомами, паразитирующими у человека, но и несколькими видами кровяных сосальщиков, обитающих у водоплавающих птиц. Эти виды церкарий у человека далее не развиваются и обычно погибают либо в коже, либо в легких.

Личинки шистосом, патогенных для человека, мигрируют по организму и оседают в венах брюшной полости и малого таза, где и достигают половой зрелости. Патогенное действие половозрелых шистосом выражается в токсико-аллергических реакциях хозяина и местных проявлениях: характерны кровотечения из пораженных органов, образование изъязвлений и полипов, склонных к злокачественному перерождению.

Диагностика заключается в обнаружении яиц шистосом в фекалиях или моче. Проводят также аллергические внутрикожные пробы и иммунобиологические реакции в пробирке.

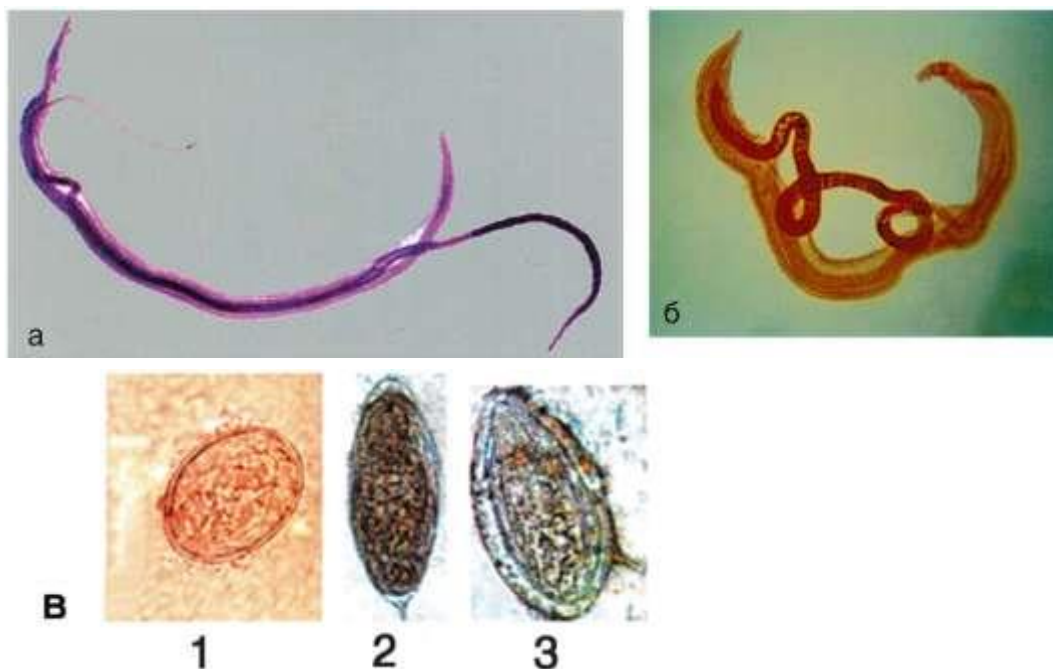
Профилактика шистосомозов: необходимо остерегаться длительных контактов с водой в зонах распространения этих паразитов. В связи с тем, что церкарии могут

проникать и через слизистые оболочки, для питья следует использовать только обеззараженную воду. В целях общественной профилактики необходима охрана водоемов от загрязнения необеззараженными сточными водами. В ряде случаев возможна также борьба разными способами с моллюсками - промежуточными хозяевами паразитов. В Бразилии эффективным оказался метод биологической борьбы с шистосомами - использование рыбки гуппи *Lebistes reticulatus*, которая активно поедает церкарий, выходящих из зараженных моллюсков.

Для профилактики церкариозов необходимо воздержаться от купания в пресных водоемах, в которых обитают водоплавающие птицы.

В связи с тем, что для проникновения церкарий в кожу человека требуется не менее 15 мин, рекомендуется после купания в таких водоемах быстро вытереть кожу полотенцем.

У человека часто паразитируют три вида шистосом: *Schistosoma japonicum*, *Sch. mansoni* и *Sch. haematobium* (рис. 20.4, а). Первый вид может инвазировать представителей почти любого вида млекопитающих, достигая в них половозрелости и размножаться. Поэтому японский шистосомоз - типичное природно-очаговое заболевание. В меньшей степени это касается и *Sch. mansoni*, которая может развиваться у многих видов млекопитающих, но размножаться может лишь в некоторых. Третий вид более специализирован: он развивается и размножается только в организме человека и ряда видов высших обезьян. В Центральной и Южной Африке описаны случаи инвазии человека еще четырьмя видами, обычно паразитирующими у животных. Кожные поражения в виде церкариозов могут наблюдаться в любой климатической зоне, где обитают водоплавающие птицы - окончательные хозяева ряда видов шистосом - специфических паразитов птиц. Известно, что в зонах широкого распространения шистосомозов среди местного населения довольно широко встречается бессимптомное носительство паразитов, что свидетельствует о возможности взаимных адаптаций хозяев и шистосом.



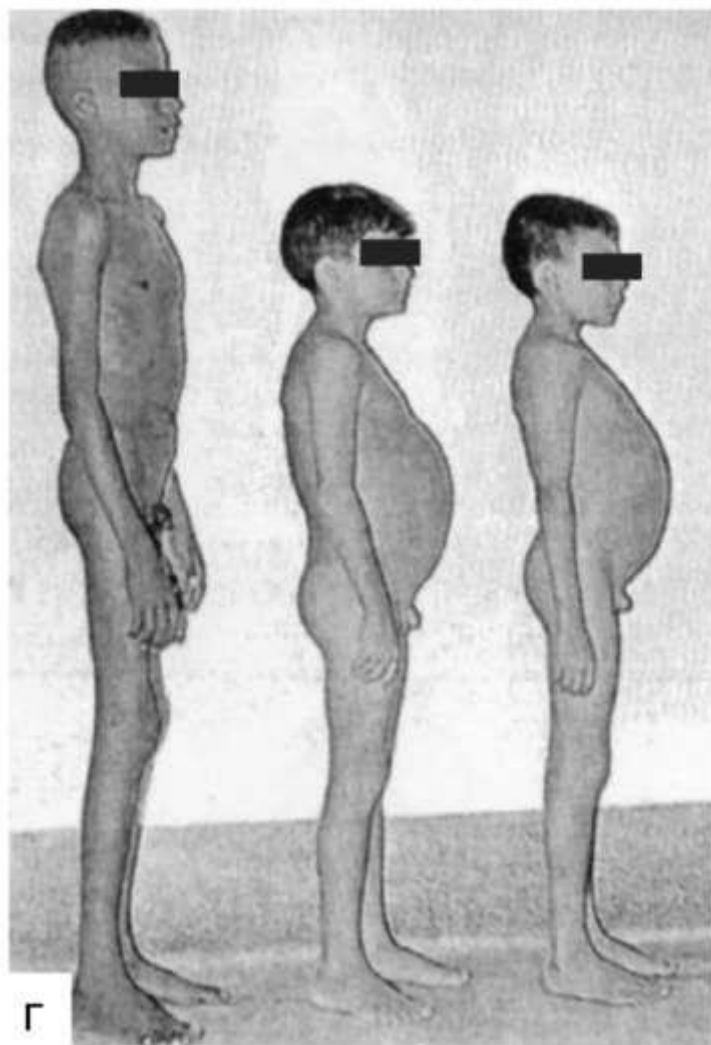


Рис. 20.4. Кровяные сосальщики: а - *Schistosoma haematobium*; б - *Schistosoma mansoni*; в - яйца шистосом: 1 - *Sch. japonicum*; 2 - *Sch. haematobium*; 3 - *Sch. mansoni*; г - дети одного возраста - слева - здоровый мальчик, справа - задержка роста и полового созревания у больных шистосомозом, вызванным сосальщиком *Schistosoma mansoni*

*Schistosoma haematobium* - возбудитель мочеполювого шистосомоза. Самец длиной до 1,5, а самка - до 2,0 см. Поверхность тела мелкобугристая. Яйца очень крупные, размером до 0,16 мм; на конце находится длинный шип.

Промежуточные хозяева - моллюски из родов *Bullinus*, *Planorbis* или *Planorbarius*; окончательные хозяева - человек и обезьяны, у которых паразит после миграции поселяется в венах мочевого пузыря и органах половой системы. Паразит обладает очень большой продолжительностью жизни - до 15-30 лет. Встречается от Африки до Юго-Западной Индии.

Характерны для мочеполювого шистосомоза гематурия (кровь в моче), боли в надлобковой области, нередко образование камней в мочевоыводящих путях. В зонах распространения этого заболевания рак мочевого пузыря встречается в 10 раз чаще, чем в областях, свободных от шистосомоза.

При диагностике обнаруживают яйца в моче, а также характерные изменения мочевого пузыря и влагалища: изъязвления, полипозные разрастания и местные воспалительные процессы.

*Schistosoma mansoni* - возбудитель кишечного шистосомоза. В отличие от предыдущего вида имеет несколько меньшую длину (до 1,6 мм) и крупнобугристую

поверхность тела. Яйца по размерам соответствуют яйцам *Sch. haematobium*, но шип находится на боковой поверхности. Промежуточные хозяева - моллюски р. *Biomphalaria*, а окончательные - человек, обезьяны, собаки и грызуны. Ареал распространения шире, чем у предыдущего вида: он охватывает Северную, Экваториальную и Юго-Восточную Африку, Юго-Западную Азию; паразит занесен и в Западное полушарие - в Бразилию, Венесуэлу, Гайану и на Антильские острова.

У человека заселяет брыжеечные вены толстого кишечника и систему воротной вены печени. В связи с этим поражения возникают в первую очередь в толстом кишечнике (явления колита, понос с примесью крови, возможен полипоз толстой кишки) и в печени (венозный застой и цирроз). Характерна выраженная задержка физического развития.

При диагностике обнаруживают яйца в фекалиях.

*Schistosoma japonicum* - возбудитель японского шистосомоза. Этот паразит по размерам не отличается от *Sch. haematobium*, но поверхность его тела совершенно гладкая. Яйца более округлые, чем у описанных видов, а шип, расположенный на боковой поверхности, имеет очень малые размеры. Промежуточные хозяева - моллюски р. *Oncomelania*, а окончательные - человек и большое число видов диких и домашних млекопитающих - грызуны, собаки, копытные. Ареал охватывает Восточную и Юго-Восточную Азию.

Паразит локализуется в венах кишечника, поэтому проявления болезни и диагностика соответствуют описанному кишечному шистосомозу. Распространение яиц паразита по кровеносным сосудам в различные органы, в том числе в головной мозг, встречается чаще, чем при других формах шистосомоза.

Шистосомы, инвазирующие детей и подростков, обычно приводят к задержке общего физического развития и полового созревания (рис. 20.4, б).

По данным Всемирной организации здравоохранения, в настоящее время различными формами шистосомоза поражены около 200 млн человек.

#### 20.1.1.3. Сосальщикообразные с двумя промежуточными хозяевами

Эти сосальщикообразные обитают у человека в разных органах, чаще в пищеварительной системе. Характерная черта их жизненного цикла - наличие второго промежуточного хозяина, которым могут быть самые разнообразные животные, иногда даже не связанные с водной средой обитания. Эти вторые хозяева, будучи источником питания для окончательных хозяев, используются паразитами только как транспортные средства, облегчающие замыкание жизненного цикла. Именно поэтому, попав в их организм, церкарии сосальщикообразных превращаются в покоящиеся стадии - метацеркарии, не мигрируют и не развиваются до тех пор, пока вместе с ними не будут съедены окончательными хозяевами.

Способность церкарий инцистироваться во внешней среде хорошо известна. Вероятно, в ряде групп сосальщикообразных в процессе эволюции возникли адаптации к инцистированию во втором промежуточном хозяине, что повышает вероятность как выживания, так и попадания к окончательному хозяину. Использование представителей не только разных видов, но даже разных классов и типов в качестве таких вторых промежуточных хозяев (рыбы, ракообразные, насекомые) свидетельствует о независимости эволюции разных групп сосальщикообразных в этом направлении и о том, что эта особенность их жизненного цикла возникла относительно недавно. Различные направления адаптивной эволюции сосальщикообразных этой группы привели к тому, что они заселили не только разные органы окончательных хозяев, но и разные среды, в том числе выйдя на сушу и утратив связь с первоначальной водной средой обитания.

Сосальщиков, имеющих двух промежуточных хозяев, можно подразделить на связанных в цикле развития с водной средой и не связанных, цикл развития которых происходит на суше.

#### 20.1.1.3-а. Сосальщики, цикл развития которых связан с водной средой

Паразиты этой экологической группы распространены очень широко и представлены большим числом видов. Их расселение зависит от наличия пресноводных водоемов и степени подвижности вторых промежуточных хозяев, которыми могут быть рыбы или ракообразные. Заболеваемость среди людей определяется в первую очередь этническими традициями питания: употребление сырой рыбы и ракообразных, экзотические способы консервации продуктов питания (строганина, слабое просаливание, поверхностная термическая обработка и т.д.), а также профессиональной принадлежностью (рыбаки и члены их семей, геологи и охотники, проводящие много времени в естественной природе).

Паразиты этой группы обитают у человека в тонкой кишке, в желчных ходах печени и в легких. Паразиты, живущие в тонкой кишке, при попадании в пищеварительную систему человека сразу задерживаются в кишечнике. Фаза миграции у них отсутствует. В связи с этим заболевания, вызываемые ими, протекают наиболее доброкачественно, часто бессимптомно, но иногда проявляются чередованием поносов и запоров.

Диагностика основана на обнаружении яиц в фекалиях.

Вторым промежуточным хозяином являются разнообразные рыбы, у которых метацеркарии находятся на чешуе, плавниках, жабрах, реже в мышцах. Круг окончательных хозяев очень широк. Это рыбоядные птицы - пеликаны, бакланы, цапли - и млекопитающие - норки, выдры, медведи, а также человек.

Паразиты этой группы распространены очень широко, но человека поражают лишь там, где этнические традиции питания способствуют этому.

*Metagonimus yokogawai* (рис. 20.5, а) - возбудитель метагонимоза. Это мелкий сосальщик длиной до 1,5 мм, тело его густо покрыто шипи-ками. Брюшная присоска расположена асимметрично, с правой стороны от средней линии. Яйца длиной до 0,028 мм.

Первые промежуточные хозяева - брюхоногие моллюски из р. *Melania*, вторые - рыбы более 40 видов из сем. Карповые и Лососевые. У человека паразитирует в странах Дальневосточного региона, хотя у животных встречается также в Южной Европе.



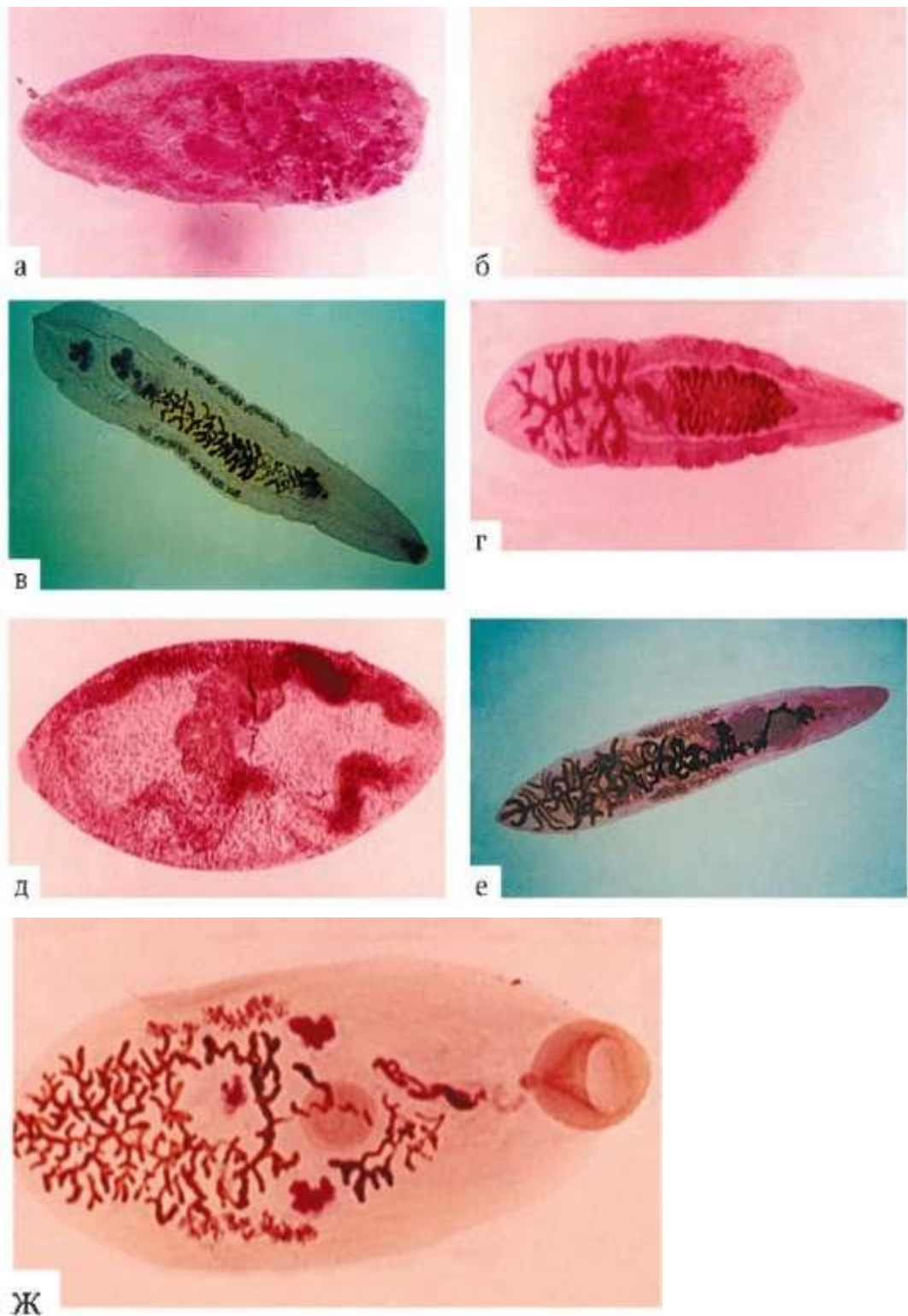


Рис. 20.5. Сосальщикои, имеющие двух промежуточных хозяев: а - *Metagonimus yokogawai*; б - *Nanophyetes salmincola*; в - кошачий сосальщик; г - клонорхис китайский; д - легочный сосальщик; е - ланцетовидный сосальщик; ж - сосальщик поджелудочной железы

*Nanophyetes salmincola* (рис. 20.5, б) - возбудитель нанофиетоза. Этот сосальщик имеет очень малые размеры - до 1,1 мм. Форма тела почти круглая. Яйца относительно крупные, до 0,056 мм длиной. Первый промежуточный хозяин - моллюски из р. *Semisulcospira*, второй - рыбы сем. Лососевые, Хариусовые, Карповые и Подкаменщиковые. Окончательные хозяева - рыбаодные млекопитающие и человек.

Встречается в бассейне реки Амур в Приморском крае, на Сахалине и на западном побережье Северной Америки. Заболевания человека описаны только у местного населения среднего и нижнего течения реки Амур.

#### 20.1.1.3-в. Сосальщико, обитающие в желчных ходах печени

Особенность паразитов этой группы - миграция личинок в организме человека, поэтому на первом этапе течения заболевания проявляются аллергические реакции. Длительное паразитирование большого числа этих сосальщиков в желчных ходах нарушает отток желчи, кровоснабжение и в 15-20% случаев дает осложнения в виде цирротических изменений печени, а иногда и злокачественного перерождения печеночной ткани - возникновения первичного рака печени.

При диагностике заболеваний следует исследовать фекалии для обнаружения яиц, а также провести дуоденальное зондирование, при котором возможно выделение через зонд не только яиц, но и половозрелых паразитов.

Кошачий сосальщик *Opisthorchis felineus* (рис. 20.5, в) - возбудитель описторхоза. Длина тела до 13 мм. Характерная особенность - два хорошо окрашивающихся лопастевидных семенника на заднем конце тела. Яйца длиной 26-30 мкм, с крышечкой. Описторхоз - эндемичное для России заболевание. У человека чаще всего встречается в Западной Сибири, но изредка проявляется и в европейской части СНГ - в Волжско-Камском бассейне, в бассейне рек Дона, Днепра, Днестра и Северского Донца. Обнаружен и в бассейне Немана. Известны природные очаги без участия человека также в Казахстане.

Первый промежуточный хозяин кошачьего сосальщика - моллюск *Bithynia leachi*, второй - карповые рыбы, в мышцах которых локализуются метацеркарии паразита. Окончательные хозяева - различные дикие и домашние рыбацкие млекопитающие и человек.

*Opisthorchis viverrini* - возбудитель описторхоза виверры. Отличается от предыдущего вида крупнодолячатостью семенников, мелкими размерами тела (до 10 мм) и ареалом расселения. Это типичный тропический гельминт, распространенный в Таиланде, Лаосе и Малайзии, где в некоторых зонах зараженность населения достигает 90%. Как и у предыдущего вида, хозяевами являются моллюски из р. *Bithynia* и карповые рыбы. Окончательные хозяева - в первую очередь хищные млекопитающие из сем. Виверровые, реже кошки, собаки и человек.

*Clonorchis sinensis* (рис. 20.5, г) - возбудитель клонорхоза. Этот сосальщик крупнее двух предыдущих - до 25 мм длиной. Характерна форма семенников: они ветвисты и располагаются друг за другом в задней части тела. Яйца длиной до 30 мкм. Распространен в Юго-Восточной Азии, в странах Дальнего Востока. В России - на юге Приморского и Хабаровского краев. Первые промежуточные хозяева - моллюски родов *Bithynia* и *Parafossularis*, вторые - более 70 видов карповых рыб, реже бычковые и сельдевые. Окончательные хозяева - человек и рыбацкие млекопитающие.

#### 20.1.1.3-г. Сосальщико, обитающие в легких

К этой группе сосальщиков относятся несколько близких видов из р. *Paragonimus*. Заболевание, которое они вызывают, называется парагонимоз. Паразиты поселяются в легочной ткани, где обычно располагаются попарно в соединительнотканых капсулах, каждая из которых имеет связь с бронхом. Благодаря этому, несмотря на гермафродитизм, осуществляется перекрестное оплодотворение, и образующиеся яйца при кашле легко покидают организм хозяина. Для того, чтобы попасть в легкие, паразиты осуществляют сложную миграцию из кишечника через брюшную полость, диафрагму и плевру. Это вызывает со стороны хозяина особенно тяжелую токсико-аллергическую реакцию. Сама локализация паразитов в легких

приводит к очаговой пневмонии. Осложнения - пневмосклероз и легочные абсцессы. В связи со сложностью путей миграции этих паразитов часто встречается атипичная локализация. Особенно опасно попадание паразита в головной мозг. Это сопровождается симптомами менингита, энцефалита, эпилепсией, а часто и атрофией зрительного нерва. Обитание паразита в поджелудочной железе приводит к тяжелому панкреатиту. Нередко сосальщик попадает в почки и вызывает хронический нефрит.

Другая характерная особенность биологии сосальщиков этой группы - использование ими в качестве вторых промежуточных хозяев различных пресноводных ракообразных - раков, крабов и креветок, в мышцах которых располагаются метацеркарии. Поэтому заражение человека паразитом возможно лишь в таких этнокультурных зонах, где население традиционно употребляет в пищу сырых ракообразных. Заражение человека за пределами этих регионов носит случайный, спорадический характер. Стойкость национальных традиций в питании, а также подчеркнута природно-очаговый характер парагонимоза осложняют профилактику этого заболевания.

Легочный сосальщик *Paragonimus westermani* (рис. 20.5, д) - наиболее часто встречающийся возбудитель парагонимоза. Кроме него известно еще пять близких видов сосальщиков, чаще паразитирующих у животных, но поражающих также и человека. Основной вид распространен по всему тропическому поясу Старого и Нового Света, исключая Австралию, а за пределами тропиков - в Дальневосточном регионе, включая южные районы Приморского края и Приамурья. Остальные виды описаны на ограниченных ареалах - в Японии, Южном Китае, Западной Африке.

Легочные сосальщики имеют необычную для сосальщиков форму тела: они напоминают семя апельсина и имеют размеры до 12 мм. Яйца до 0,118 мм длиной.

Первый промежуточный хозяин - моллюски из родов *Semisulcospira*, *Oncomelania* и некоторых других. Вторым промежуточным хозяином - крабы из родов *Eriocheir*, *Potamon*, раки родов *Cambarus*, *Procambarus*, а также креветки р. *Macrobrachium*. Окончательные хозяева - человек и животные, питающиеся ракообразными, - выдры, норки, свиньи, кошки, собаки и некоторые грызуны.

Для диагностики заболевания необходимо исследовать мокроту больных, в которой обнаруживаются яйца, а также фекалии, куда яйца могут попасть при проглатывании мокроты. В пищеварительном тракте они не изменяются.

Личная профилактика парагонимоза заключается в отказе от поедания ракообразных, не подвергшихся термической обработке. Общественная профилактика соответствует мерам, применяемым против сосальщиков, развивающихся в водной среде с двумя промежуточными хозяевами.

#### 20.1.1.3-д. Сосальщики, цикл развития которых не связан с водной средой

Эта группа сосальщиков интересна своеобразием адаптации к среде обитания. Яйца паразитов должны попасть на почву или растения. Они содержат зрелых мирацидиев, которые из яиц не выходят до тех пор, пока они не будут проглочены наземными моллюсками - их первыми промежуточными хозяевами. Типичные подвижные церкарии этими сосальщиками не образуются. Они выделяются моллюсками в виде слизистых комочков на растения, где и поедаются вторыми промежуточными хозяевами - насекомыми. Насекомые, пораженные метацеркариями этих паразитов, становятся малоподвижными и могут оказаться съеденными окончательными хозяевами - травоядными животными и человеком. Как и большинство сосальщиков, эти паразиты в организме окончательного хозяина осуществляют миграцию.

Особенности цикла развития позволяют этим сосальщикам расселиться очень широко и заселить безводные зоны с сухим климатом. В связи с тем, что насекомые

весьма редко попадают в пищу к человеку, заболевания человека нечасты. Однако в Юго-Восточной Азии культурные традиции допускают питание насекомыми. Поэтому на территории Лаоса, Таиланда, Южного Китая и Японии заболевания, вызванные этими паразитами, встречаются чаще, чем в других зонах.

Ланцетовидный сосальщик *Dicrocoelium lanceatum* (рис. 20.5, е) - возбудитель дикроиелиоза - паразит, внешне напоминающий кошачьего сосальщика размерами и формой, но семенники у него имеют более округлую форму и расположены на передней стороне тела. Яйца его несколько крупнее - до 45 мкм. Распространен повсеместно.

Первый промежуточный хозяин - моллюски родов *Helicella* или *Zebrina*, второй - муравей р. *Formica*. Человек заражается случайно, проглатывая инвазированного муравья. Поселяется этот сосальщик в жёлчных ходах печени.

Диагностика - как при всех трематодозах с поражением печени.

Личная профилактика - необходимо следить, чтобы в пищу не попадали муравьи. Общественная профилактика - дегельминтизация скота и санитарная охрана пастбищ.

Сосальщик поджелудочной железы *Eurytrema pancreaticum* (рис. 20.5, ж) - возбудитель эуритрематоза. Тело сильно расширено, длиной до 15 мм. Характерны очень крупные присоски и матка, лежащая на заднем конце тела. Яйца до 50 мкм длиной. Паразит у животных встречается в Южной и Юго-Восточной Азии и в южных районах СНГ - в Казахстане, Киргизии, на Дальнем Востоке.

Первый промежуточный хозяин паразита - моллюск из р. *Bradybaena*, второй - луговой кузнечик р. *Conocephalus* или сверчок р. *Oecanmus*. Человек заражается, употребляя в пищу кузнечиков, не прошедших термической обработки, поэтому заражение человека встречается только в странах Юго-Восточной Азии, где кузнечики широко используются в качестве пищевого продукта. Сосальщик поселяется в протоках поджелудочной железы и вызывает симптомы хронического панкреатита.

Диагностика - обнаружение яиц в фекалиях и дуоденальном содержимом при зондировании.

Профилактика заражения человека - отказ от поедания насекомых или их предварительная термическая обработка. В остальном - см. предыдущий вид.

### 20.1.2. КЛАСС ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ *CESTOIDEA*

Как и сосальщики, все ленточные черви - паразиты, главным образом позвоночных животных. Класс насчитывает около 3500 видов. Форма тела этих червей лентовидная. У большинства видов тело, или стробила, разделено на многочисленные членики - проглоттиды. На переднем конце находится головка, или сколекс, несущая органы прикрепления - присоски, крючья или присасывательные щели - бо-трии. За головкой следует несегментированная шейка, от которой сзади постепенно отпочковываются молодые проглоттиды. В них системы органов не дифференцированы. В средней части стробилы лежат членики с развитой мужской и женской половыми системами. Они называются гермафродитными. Последние проглоттиды стробилы содержат почти исключительно матку, заполненную яйцами, и рудименты остальных органов. Эти членики называются зрелыми. В процессе роста червя задние, зрелые, членики постепенно отрываются, а от шейки образуются все новые, молодые проглоттиды.

Пищеварительная система у ленточных червей отсутствует в связи с длительной эволюцией в условиях паразитизма. Питание осуществляется всей поверхностью тела за счет пиноцитоза тегументом. Нервная система и органы выделения построены по плану, характерному для всего типа плоских червей. Половая система состоит из тех же органов,

что и у сосальщиков, но представлена в каждом ленточном черве в огромном количестве копий, соответствующих числу проглоттид (рис. 20.6).

Цикл развития ленточных червей отражает их более глубокие адаптации к паразитизму по сравнению с сосальщиками. Об этом свидетельствует то, что свободноживущие расселительные стадии имеются только в одной группе этих червей - лентецов, считающихся наиболее древними по происхождению. Большинство ленточных червей попадают во внешнюю среду только в виде яйца, но размножаются лишь в организме хозяина. Некоторые наиболее специализированные паразиты способны обеспечивать аутоинвазию хозяина с помощью яиц, даже не выходящих во внешнюю среду.

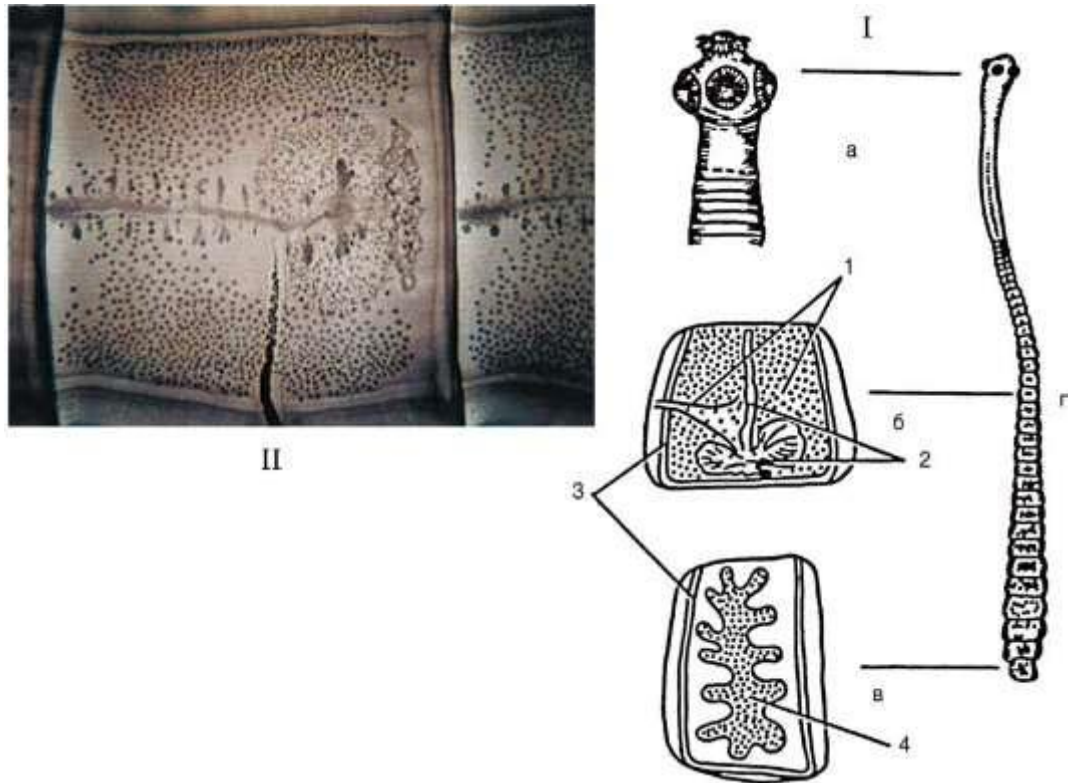


Рис. 20.6. I -организация ленточных червей: а - головка; б - гермафродит-ный членик; в - зрелый членик; г - стробила; 1 - мужские половые органы; 2 - женские половые органы; 3 - каналы выделительной системы; 4 - матка со зрелыми яйцами; II - гермафродитный членик бычьего цепня

Цикл развития наиболее древних ленточных червей связан с водной средой, самые примитивные ленточные черви и близкие им формы - эктопаразиты наиболее древних позвоночных - хрящевых рыб, обитающие у них на кожных покровах, жабрах, а также в глотке и переходящие, таким образом, к эндопаразитизму. Появление и быстрый расцвет более прогрессивных позвоночных - костных рыб, земноводных и т.д. - привел и ленточных червей к освоению новых сред обитания вместе с новыми хозяевами, в том числе с наземными позвоночными. Современные ленточные черви в цикле развития имеют две стадии: половозрелую и личиночную. Половозрелая стадия паразитирует обычно в тонком кишечнике позвоночных. Личиночная стадия, или финна, - тканевый паразит в организме промежуточных хозяев, в основном позвоночных, но иногда также членистоногих (рис. 20.7).

С фекалиями окончательного хозяина яйца паразитов попадают во внешнюю среду. Они содержат личинку - онкосферу, которая будет развиваться уже в промежуточном хозяине при попадании яиц в его пищеварительную систему. Здесь онкосфера с помощью крючьев проникает через кишечную систему в кровеносное русло или лимфатические

сосуды и мигрирует по организму, оседая в печени, легких, мышцах, центральной нервной системе и т.д. Разрастаясь, она превращается в финну.

Финна - личиночная форма паразита, обычно с полостью внутри и со сформировавшейся головкой. Финны некоторых ленточных червей способны размножаться бесполом путем за счет внутреннего или наружного почкования. Это увеличивает вероятность заражения основного хозяина и выживания потомства паразита. Окончательный хозяин, обычно хищное животное или человек, проглатывает финну вместе с тканями промежуточного хозяина. При этом головка паразита прикрепляется к стенке кишки хозяина и начинается рост шейки, образование члеников и развитие гельминта.

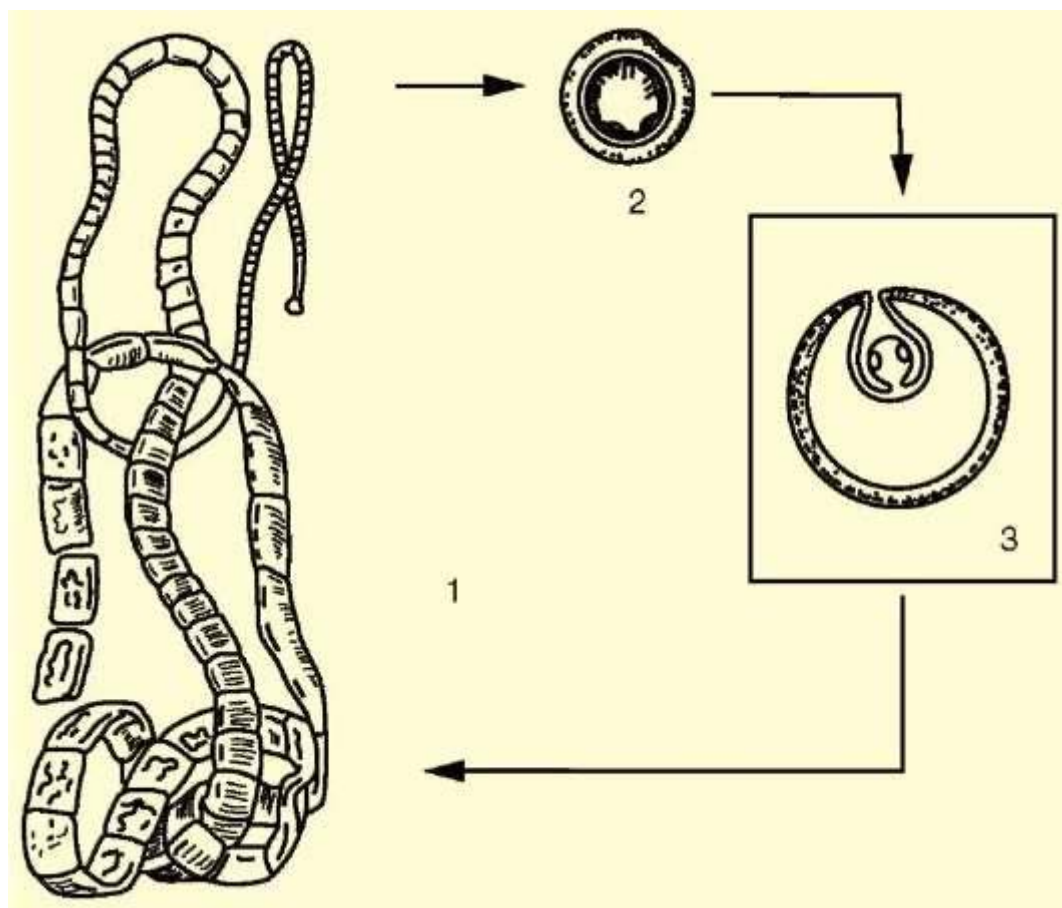


Рис. 20.7. Цикл развития ленточных червей: 1 - половозрелая стадия в кишечнике окончательного хозяина; 2 - яйцо по внешней среде; 3 - финнозная стадия в тканях промежуточного хозяина

В связи с тем, что окончательный хозяин заражается этими гельминтами, поедая промежуточных хозяев, взаимоотношения хозяина и паразита на разных стадиях развития червей различны.

Если основной хозяин, в кишечнике которого находится гельминт, страдает от него относительно несильно, то жизнеспособность промежуточного хозяина с финнами этих червей в легких, мозгу или печени оказывается резко снижена. Это увеличивает вероятность, что окончательным хозяином будут съедены именно инвазированные животные.

По особенностям биологии ленточных червей, имеющих медицинское значение, можно разделить на группы, жизненный цикл которых связан и не связан с водной средой. Вторую группу подразделяют на гельминтов:

- использующих человека как окончательного хозяина,

- обитающих в человеке как в промежуточном хозяине,
- проходящих в человеке весь жизненный цикл.

Соответственно этому различны пути заражения человека, патогенное действие паразитов, диагностика, лечение и профилактика соответствующих заболеваний.

Болезни, вызываемые ленточными червями, называют цестодозами. Многие виды ленточных червей поражают только человека, другие встречаются также и в природной обстановке, для них характерно существование классических природных очагов. Цестод, обитающих в человеке как в основном хозяине, сближает то, что они живут в кишечнике и всегда в небольшом количестве. Это объясняется выраженной внутривидовой конкуренцией, в которой выживают лишь единичные особи. На интенсивности размножения это не отражается, так как плодовитость их огромна.

#### 20.1.2.1. Ленточные черви, жизненный цикл которых связан с водной средой

К ним относятся несколько видов паразитов из р. *Diphyllobothrium*, возбудителей дифиллоботриозов. Гельминты этой экологической группы имеют наиболее архаичный вариант цикла развития: у них сохранились активно плавающая личиночная стадия - корацидий - и два промежуточных хозяина, обитающие в водной среде, - мелкие планктонные ракообразные из родов *Cyclops* и *Diaptomus*, а также рыбы, питающиеся ими. В рачках обитает личинка, называемая процеркоид, в рыбе - плероцеркоид. Примитивная черта плероцеркоида - его способность к активным перемещениям, причем в случае поедания крупной рыбой более мелких рыб, инвазированных плероцеркоидами, последние пробуравливают стенку кишки и выходят в брюшную полость и мышцы. Таким образом, крупные рыбы на протяжении всей жизни могут накопить в себе сотни плероцеркоидов. Хозяин заражается, поедая инвазированную рыбу. Поэтому основа личной профилактики - термическая обработка рыбных продуктов.

Широкий лентец *Diphyllobothrium latum* (рис. 20.8, а) - наиболее частый возбудитель дифиллоботриоза у человека. Стробила имеет длину около 10 м. Головка снабжена ботриями - присасывательными щелями, зрелые членики характеризуются маткой розетковидной формы небольших размеров. Матка имеет связь с внешней средой, поэтому созревающие яйца свободно выводятся из нее. Яйца желтоватого цвета, длиной до 71 мкм, имеют на одном полюсе крышечку, а на другом - маленький бугорок. Паразит широко распространен в зоне с умеренным климатом. Заболевание встречается по берегам крупных рек и озер.

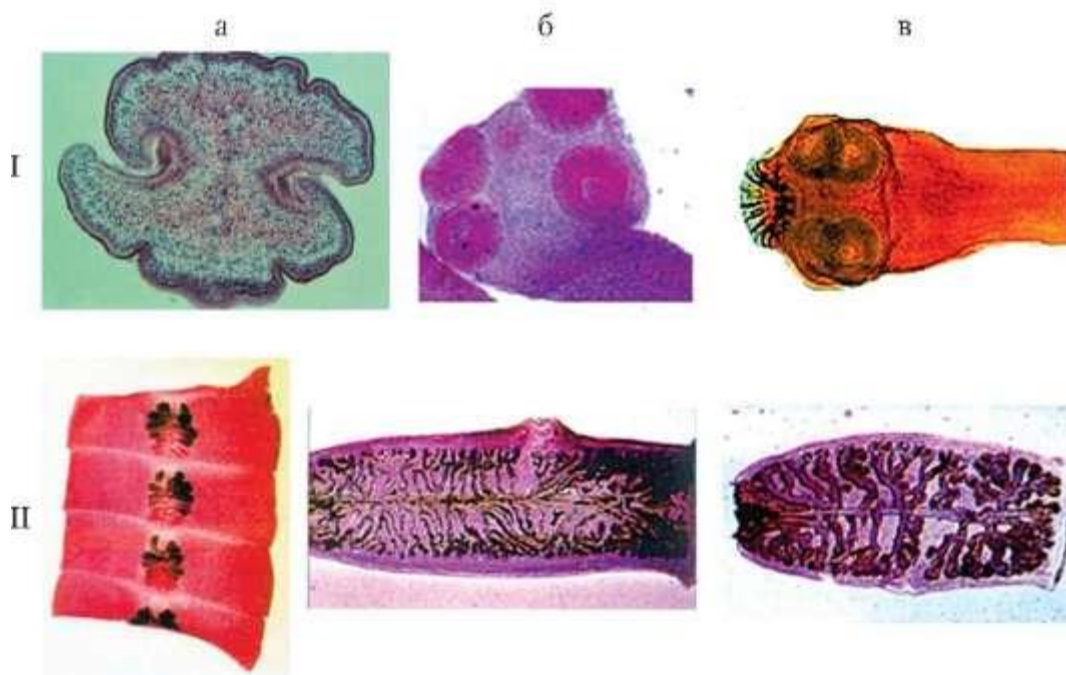


Рис. 20.8. Крупные ленточные черви: I - головки; II - зрелые членики: а - широкий лентец (поперечный срез); б - бычий цепень (общий вид); в - свиной цепень (общий вид)

Жизненный цикл широкого лентеца типичен для этой группы паразитов. Яйца попадают в воду, и из них выходит личинка корацидий, покрытая ресничками. Ее проглатывают первые промежуточные хозяева - циклопы. Циклопов с процеркоидами съедают рыбы, в мышцах и икре которых накапливаются плероцеркоиды. Из рыб чаще всего поражаются окуни, ерши, налимы и щуки. Крупные хищные рыбы при поедании более мелких инвазированных рыб накапливают плероцеркоидов в своем организме. При этом плероцеркоиды перемещаются у них из кишечника в ткани внутренней среды и половую систему и растут. В одной крупной щуке на протяжении ее жизни может накапливаться до сотни плероцеркоидов. Поэтому именно крупные рыбы для человека являются наиболее опасным источником инвазии дифиллоботриозом. Окончательные хозяева - кроме человека, рыбаоядные млекопитающие (медведи, собаки, выдры и т.д.). Таким образом, дифиллоботриоз - природно-очаговое заболевание. У человека это заболевание встречается чаще у рыбаков, туристов и людей, употребляющих в пищу слабосоленную рыбу и икру домашнего производства.

Дифиллоботриоз - опасное заболевание не только потому, что паразит имеет большие размеры тела и может вызвать кишечную непроходимость, но и в связи с тем, что он находится в антагонистических отношениях с нормальной микрофлорой кишечника, вызывая дисбактериоз. При этом нарушается всасывание витаминов группы В и развивается тяжелая анемия с нарушением кроветворения в красном костном мозге, связанная с развивающимся дефицитом витамина В<sub>12</sub>. Диагностика заболевания основана на обнаружении яиц и обрывков зрелых члеников паразита в фекалиях.

Личная профилактика заражения - см. выше. Общественная профилактика - охрана водоемов от фекального загрязнения.

Кроме этого паразита известны несколько других видов р. *Diphyllobothrium*, имеющих меньшее эпидемиологическое значение в связи с малыми ареалами распространения (в Прибайкалье, на территории части Эвенкии, на Сахалине и т.д.) и с тем, что человека они поражают довольно редко, их окончательные хозяева обычно рыбаоядные птицы и мелкие млекопитающие. Цикл развития их, методы профилактики и диагностики заболеваний не отличаются от приведенных для широкого лентеца.



### 20.1.2.2. Ленточные черви, жизненный цикл которых не связан с водной средой

Эти гельминты - более специализированные паразиты по сравнению с предыдущей группой. Их личинки ни на какой из стадий развития не способны к перемещению. Матка в зрелых члениках не имеет связи с окружающей средой, поэтому яйца выводятся во внешнюю среду не поодиночке, а внутри зрелых члеников.

#### 20.1.2.2-а. Ленточные черви, использующие человека в качестве окончательного хозяина

Эта группа паразитов обитает у человека на половозрелой стадии только в тонком кишечнике. Большинство из них имеют крупные размеры и мощные органы прикрепления. Патогенное действие выражается в «эффекте отнятия пищи», в интоксикации продуктами жизнедеятельности, в подавлении размножения кишечных бактерий - дисбактериозе - и в нарушении всасывания витаминов в кишечнике. Кроме того, постоянное механическое раздражение кишечной стенки может приводить к антиперистальтическим движениям кишки, к завороту кишок и к другим формам кишечной непроходимости. У больных отмечается похудание, ухудшение или извращение аппетита и нарушение деятельности кишечника. Диагноз кишечных цестодозов ставят при обнаружении в фекалиях зрелых члеников паразитов. Яйца видов этой группы очень похожи, и установление точного диагноза при обнаружении яиц невозможно.

Личная профилактика - термическая обработка мяса. Общественная профилактика - санитарный контроль мясопродуктов и санитарно-просветительная работа с населением.

Бычий цепень *Taeniarrhynchus saginatus* (рис. 20.8, б) - возбудитель тениаринхоза, достигает в длину 4-10 м. На головке имеет только четыре присоски. Гермафродитные членики квадратной формы, матка в них не разветвляется, а яичник состоит из двух долей. Зрелые членики сильно вытянуты. Матка очень разветвлена, число ее боковых ветвей достигает 17-34 пар. Яйца содержат онкосферы, расположенные под тонкой прозрачной оболочкой, которая быстро разрушается. Онкосферы имеют три пары крючьев и толстую, радиально исчерченную оболочку. Диаметр онкосфер около 10 мкм. Тениаринхоз распространен повсеместно, где население употребляет в пищу сырое или недостаточно обработанное говяжье мясо.

Жизненный цикл бычьего цепня типичен. Основной хозяин только человек, промежуточный - крупный рогатый скот. Особенность этого вида - то, что с фекалиями человека членики выделяются группами по 5-6. Корова, проглотив такие членики, становится промежуточным хозяином паразита. В ее мышцах формируются финны, называемые цистицерками. Финна представляет собой пузырек, заполненный жидкостью, в котором находится сколекс. В мышцах финны могут сохранять жизнеспособность долгие годы. При поедании мяса такой коровы в желудке под действием кислой среды желудочного сока головка вывертывается, прикрепляется к стенке кишки, и развивается новый цепень.

Диагностика несложна - при обнаружении зрелых члеников в фекалиях, так как членики имеют характерное строение. Профилактика тениаринхоза заключается в охране пастбищ от заражения фекалиями человека.

Свиной цепень *Taenia solium* (рис. 20.8, в) - возбудитель тениоза и цистицеркоза. Этот паразит меньше предыдущего, он достигает в длину 3 м. На головке кроме присосок у него находится венчик из 2232 крючьев. В гермафродитных члениках не две, а три дольки яичника; матка в зрелых члениках имеет не более 12 пар боковых ответвлений. Яйца не отличаются от яиц предыдущего вида.

Жизненный цикл свиного цепня типичен. Окончательный хозяин паразита - человек. Характерная особенность - способность члеников активно выползать из заднепроходного отверстия поодиночке. При подсыхании оболочка их лопается и яйца

могут свободно рассеиваться во внешней среде. Этому процессу могут способствовать птицы и мухи. Из яиц, проглоченных промежуточным хозяином - свиньей, развивается онкосфера и позже цистицерки, как и у предыдущего вида.

Промежуточными хозяевами этого гельминта кроме домашних и диких свиней могут быть кошки, собаки и человек. В этом случае у них, так же, как и у свиней, развивается цистицеркоз. Человек может проглотить яйца свиного цепня случайно, но чаще цистицеркоз возникает как осложнение тениоза. При этом заболевании особенно часто возникает обратная перистальтика кишечника и рвота. Зрелые членики могут таким образом попасть в желудок, перевариться там, а освободившиеся онкосферы проникают в сосуды кишечника, разносятся кровью и лимфой по организму, где в печени, мышцах, легких, мозге и других органах формируются цистицерки. Это может привести к быстрому смертельному исходу. Лабораторная диагностика тениоза основана на обнаружении характерных зрелых члеников в фекалиях; диагностика цистицеркоза сложнее - путем рентгенологического обследования и постановки иммунологических реакций.

Для личной профилактики тениоза необходимо термически обрабатывать свинину, а цистицеркоза - соблюдать правила личной гигиены. Общественная профилактика - закрытое содержание свиней.

К этой экологической группе относится еще несколько видов ленточных червей, поражающих человека обычно случайно, для которых окончательными хозяевами являются синантропные животные - крысы, мыши, собаки, а промежуточными - насекомые и клещи, обитающие в жилище человека, - тараканы, блохи и вредители продуктов питания. Заражение человека происходит при случайном проглатывании этих насекомых. Чаще заболеваниями, вызываемыми этими паразитами, заражаются дети, более активно, чем взрослые, контактирующие с домашними животными и не имеющие стабильных навыков личной профилактики и гигиены. Сведения об этих паразитах приведены в табл. 20.1.

Таблица 20.1. Ленточные черви, случайно использующие человека как окончательного хозяина

<b>Вид паразита, название заболевания</b>	<b>Промежуточный хозяин</b>	<b>Окончательный хозяин</b>	<b>Пути заражения человека</b>	<b>Диагностика</b>	<b>Профилактика</b>
<i>Hymenolepis diminuta</i> Гименолепидоз дизинтунный	Блохи, тараканы, мучной хрущ, мучная огневка	Грызуны, обезьяны, собаки	Проглатывание насекомых	Обнаружение яиц в фекалиях	Борьба с грызунами и бытовыми насекомыми
<i>Dipylidium caninum</i> Дипилидиоз	Блохи и власоеды собак и кошек	Собаки и кошки	Проглатывание блох и власоедов	Обнаружение подвижных члеников в фекалиях	Дегельминтизация домашних животных
<i>Inermicapsifera</i> sp. Инермикапсифероз	Клещи-паразиты кроликов и крыс	Грызуны, кролики	Проглатывание клещей	Обнаружение яиц в фекалиях	Не изучена
<i>Bertiella</i> sp. Бертиеллез	Клещи-паразиты обезьян	Обезьяны	То же	То же	То же

Кроме перечисленных в таблице видов гельминтов использовать человека как окончательного хозяина могут еще несколько реже встречающихся видов. Все они представляют интерес как формы, расширяющие в процессе эволюции спектр

окончательных хозяев, и как потенциальные паразиты человека в будущем могут иметь большое медицинское значение.

#### 20.1.2.2-б. Ленточные черви, использующие человека в качестве промежуточного хозяина

Гельминты этой группы обитают у человека и травоядных млекопитающих на стадии финны, поражая ткани внутренней среды: мышцы, кости, печень, почки, головной и спинной мозг и т. д. Часто они обнаруживаются также в легких. Финны этих паразитов могут жить в организме хозяина очень долго. При этом они постоянно растут и даже способны к бесполому размножению путем почкования. Финны резко снижают жизнеспособность инвазированных ими организмов, поэтому ларвальные цестодозы, вызываемые паразитами этой группы, гораздо более тяжелы и опасны, чем все остальные. В патогенном действии паразита на хозяина имеют значение его локализация, скорость роста и выделения токсических продуктов диссимиляции.

Лабораторная диагностика ларвальных цестодозов осложнена тем, что финны не имеют связи с окружающей средой и кроме продуктов диссимиляции ничего не выделяют. Диагноз ставят на основании рентгенологических, биохимических и иммунологических исследований.

Основные меры профилактики направлены на предотвращение попадания в организм человека инвазионных стадий паразитов. Однако даже самая тщательная профилактика заболеваний этой группы не может гарантировать полного уничтожения паразитов, так как все лар-вальные цестодозы - зоонозные природно-очаговые болезни.

Эхинококк *Echinococcus granulosus* (рис. 20.9, а) - возбудитель эхинококкоза. Половозрелая форма имеет головку с крючьями и 3-4 членика разной степени зрелости. Последний из них зрелый, он содержит около 800 яиц. Общая длина тела до 5 мм. Яйца по форме и размерам сходны с яйцами свиного и бычьего цепней. Эхинококкоз у человека распространен во всех географических и климатических зонах, преимущественно в регионах с развитым отгонным животноводством.

Жизненный цикл эхинококка связан с хищными животными семейства Псовые (волками, шакалами, собаками), которые являются его окончательными хозяевами. Взрослые членики способны активно ползать, распространяя яйца по шерсти хозяина и в окружающей среде. Их могут проглотить травоядные животные - коровы, овцы, олени или человек, становясь промежуточными хозяевами. Финна эхинококка - пузырь, нередко достигающий 20 см в диаметре. Он заполнен жидкостью с огромным количеством молодых сколексов, постоянно почкующихся от внутренней поверхности стенки финны. Окончательный хозяин заражается, поедая пораженные органы промежуточного.

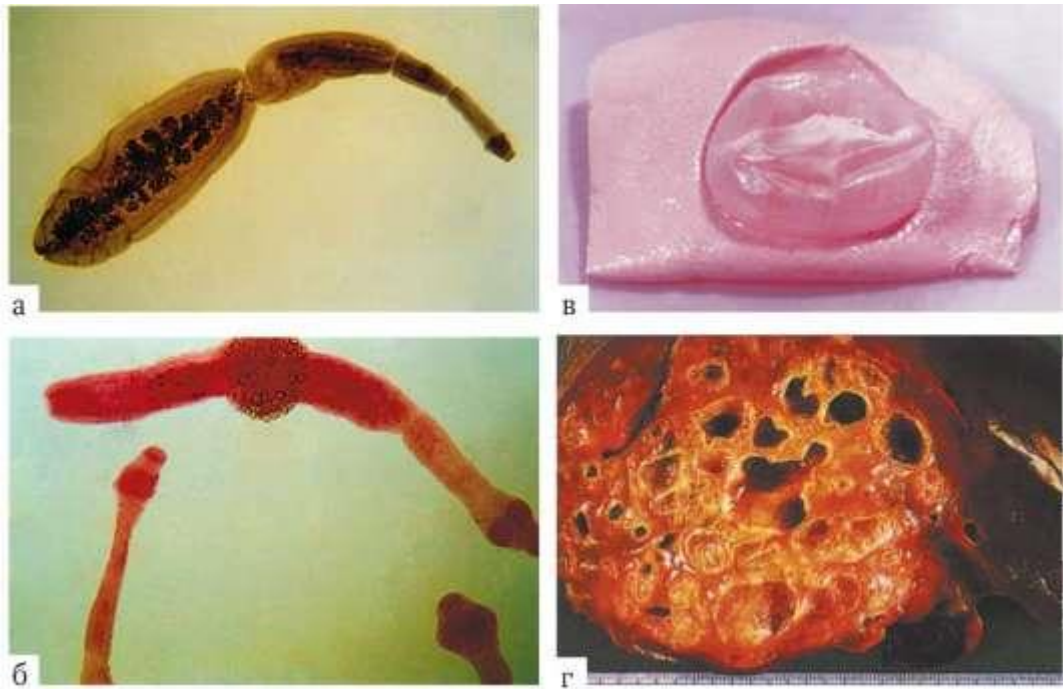


Рис. 20.9. Ленточные черви, использующие человека как промежуточного хозяина: а - эхинококк; б - альвеококк; в - одиночная финна эхинококка в печени; г - почкующаяся финна альвеококка в печени

Растущая финна сдавливает органы, вызывает их атрофию. Постоянное поступление продуктов диссимилиации в организм хозяина вызывает его истощение. Очень опасен разрыв эхинококкового пузыря: жидкость, заключенная в нем, может вызвать токсический шок. При этом мелкие зародышевые сколексы могут распространяться по организму, поражая другие органы. Множественный эхинококкоз обычно заканчивается смертью хозяина.

Личная профилактика заражения - мытье рук после контактов с пастушьими собаками. Общественная профилактика - обследование и дегельминтизация собак, недопущение скармливания им органов больных животных.

Альвеококк *Alveococcus multilocularis* (рис. 20.9, б) - возбудитель альвеококкоза. Половозрелая форма отличается от эхинококка меньшими размерами тела (до 2 мм) и деталями строения крючьев и матки. Финнозная стадия состоит из множества мелких пузырьков, постоянно почкующихся друг от друга наружу, благодаря чему финна представляет собой постоянно растущий узел. В каждом пузырьке находится зародышевая головка паразита. Рост финны разрушает окружающие ткани наподобие злокачественной опухоли. Возможен и отрыв отдельных пузырьков с распространением патологического процесса по организму. Природные очаги альвеококкоза имеются в Сибири, Средней Азии, на Урале и Дальнем Востоке, а также в Северной Америке, центральной и Южной Европе.

Жизненный цикл принципиально не отличается от цикла эхинококка, но окончательными хозяевами этого паразита являются дикие хищники - лисы, песцы, волки, реже домашние - собаки, промежуточными - мышевидные грызуны, иногда человек.

Альвеококкоз - более тяжелое заболевание, чем эхинококкоз, в связи с инвазивным характером роста финны, от которой возможно почкование мелких дочерних финн и расселение их через лимфатическую систему хозяина в разные органы.

Личная профилактика - как при эхинококкозе, общественная - соблюдение правил гигиены при обработке шкур промысловых животных, а также запрещение скармливания собакам тушек грызунов.

*Spirometra erinacei* (рис. 20.10, а) - возбудитель спарганоза. Половозрелый паразит обитает в кишечнике кошачьих и псовых. Первые промежуточные хозяева - циклопы, вторые - земноводные, пресмыкающиеся, некоторые птицы и даже человек. Заражение происходит при проглатывании воды с циклопами. Плероцеркоид поселяется в соединительной ткани, под кожей, под конъюнктивой глаза и даже в мозге. Размеры его от 0,5 до 30 см. Заражение людей возможно при поедании мяса лягушек и змей. В таком случае человек также остается вторым промежуточным хозяином, так как в его теле продолжает паразитировать плероцеркоид.

Описанный вид гельминта расселен в Восточной и Юго-Восточной Азии, Австралии, Америке и Африке.

Диагностика осложнена. Обычно диагноз ставят во время хирургического вмешательства.

Профилактика - фильтрование воды, употребляемой для питья, и термическая обработка экзотических продуктов питания - мяса лягушек и змей.

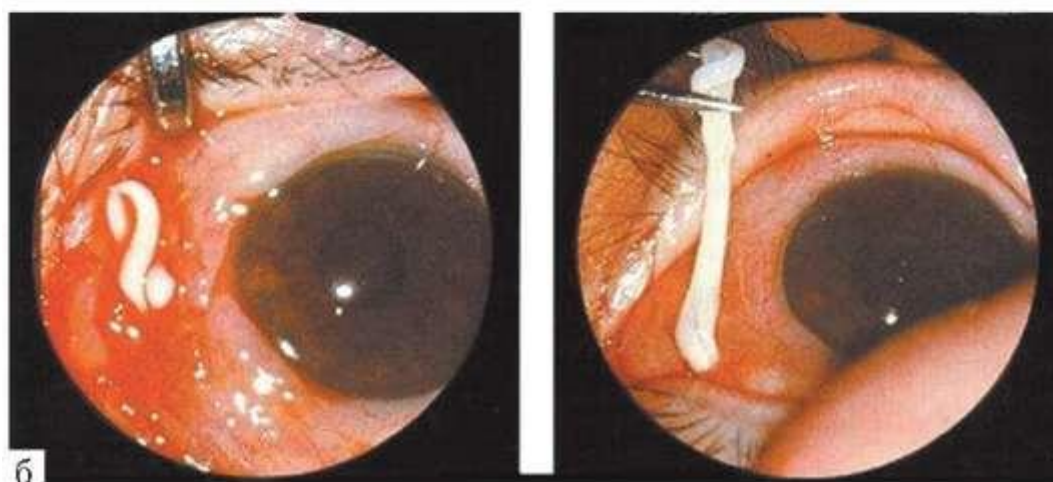


Рис. 20.10. Возбудители спарганоза: а - *Spirometra erinacei* в подкожной клетчатке. Поперечный срез; б - *Sparganum proliferum*. Удаление паразита из глаза человека

*Sparganum proliferum* (рис. 20.10, б) - плероцеркоид неизвестного вида ленточного червя, вероятно, также из р. *Spirometra*. Он характеризуется оригинальной особенностью - способностью почковаться наподобие альвеококка, но образует не более нескольких дочерних особей, морфологически связанных с материнской. В связи с этим и получил название *proliferum* - разрастающийся. Размеры его совпадают с размерами предыдущего

вида. Жизненный цикл этого вида изучен слабо, вероятно, он соответствует развитию предыдущего вида; гельминт чаще всего встречается в Корее, Вьетнаме и Японии. Кроме способов заражения, характерных для предыдущего вида, *Sparganum* может проникать в организм человека через изъязвленные кожные покровы и слизистые оболочки при прикладывании к ним в качестве народного восточного лечебного средства мяса змей, содержащего плероцеркоиды.

Два последних описанных вида встречаются редко и не представляют серьезной медицинской проблемы, но иллюстрируют необычность данной формы паразитизма и экзотичность способов заражения. Это отражает сложность и разнонаправленность эволюции паразитизма как экологического феномена.

#### 20.1.2.3. Ленточные черви, проходящие в организме человека весь жизненный цикл

Циклы развития, проходящие полностью в одном хозяине, среди многоклеточных паразитов встречаются не часто. Способность гельминта размножиться в хозяине длительное время, не покидая его на стадии яйца, - явление крайне редкое. Таким необычным паразитом человека стал карликовый цепень *Hymenolepis nana* - возбудитель гименолепидоза (рис. 20.11). Это мелкий гельминт длиной до 5 см с головкой, снабженной крючьями и присосками. Зрелые членики столь нежны, что, развиваясь, полностью разрушаются еще в кишечнике, поэтому яйца быстро выходят из них и попадают в фекалии. Размер яиц до 40 мкм. Они имеют округлую форму и бесцветны.

Гименолепидоз встречается повсеместно, особенно в странах с сухим и жарким климатом. Поражаются преимущественно дети.

Жизненный цикл этого паразита за время длительной адаптации к организму человека претерпел существенные изменения. Если его яйца, выделившись из организма с фекалиями, попадают в пищеварительную систему мучного хруща из р. *Tenebrio*, в нем разовьется финнозная стадия червя - цистицеркоид. При проглатывании инвазированного жука с непропеченным тестом в кишечнике человека из цистицеркоидов разовьются взрослые паразиты. В современных условиях это происходит крайне редко. Если человек проглотит яйца карликового цепня при несоблюдении правил личной гигиены, то в ворсинках тонкого кишечника из них развиваются цистицеркоиды, которые позже, разрушая ворсинки, выпадают в просвет кишечника и превращаются в половозрелых гельминтов. Яйца этого паразита могут не выделяться во внешнюю среду вовсе, быстро достигая зрелости еще в кишечнике. В таком случае из них развиваются цистицеркоиды, как и в предыдущем случае, а затем и взрослые цепни.

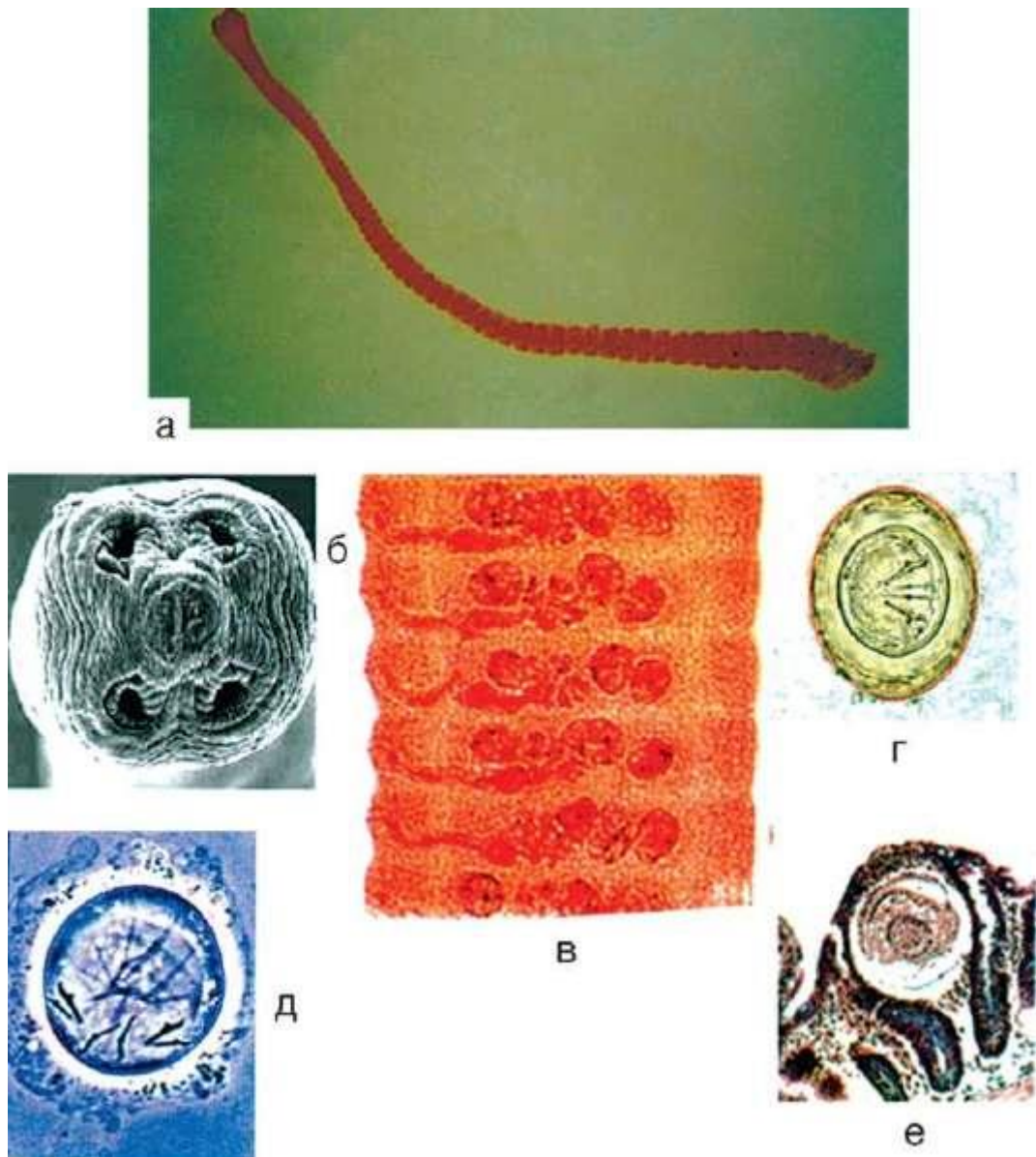


Рис. 20.11. Карликовый цепень *Hymenolepis nana*: а - общий вид; б - головка; в - членики; г - яйцо; д - онкосфера; е - цистицеркоид в ворсинке кишечника человека

Таким образом, у одного и того же вида сосуществуют три варианта развития: типичный для ленточных червей со сменой двух хозяев; с утратой промежуточного хозяина; вообще без выхода во внешнюю среду даже на стадии яйца. Эти три варианта соответствуют трем этапам эволюции биологии карликового цепня в процессе адаптации его к паразитированию в таком специфическом хозяине, как человек. Способность этого паразита к аутоинвазии хозяина даже без выхода во внешнюю среду обуславливает длительность заболевания на фоне смены поколений паразитов и сложность полного излечения в связи с тем, что в организме человека постоянно сосуществуют как личиночные формы в ворсинках, так и половозрелые - в просвете кишки. Однако в связи с тесным контактом цистицеркоидов карликового цепня с тканями хозяина у человека со временем возникает иммунитет против них. Он затрудняет развитие следующих поколений паразитов, обеспечивая отторжение и гибель все большего количества цистицеркоидов, формирующихся в процессе аутоинвазии.

Таким образом, несмотря на аутоинвазию, гименолепидоз не может продолжаться бесконечно. После смены нескольких поколений паразитов наступает самоизлечение. Гименолепидоз сопровождается чередующимися поносами, болями в области живота и истощением. Часто при этом наблюдаются бессонница и эпилептоидные припадки.

Для диагностики важно обнаружение яиц в фекалиях.

Профилактика сводится к выявлению и лечению больных и соблюдению правил личной гигиены, в первую очередь в детских учреждениях. Имеются сведения, что у мышей и крыс также способны паразитировать некоторые штаммы этого паразита. В связи с этим профилактика гиме-нолепидоза должна включать также борьбу с грызунами. Необходима и постоянная борьба с насекомыми - механическими переносчиками яиц гельминтов.

## **20.2. ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ *NEMA THELMINTHES***

Форма тела этих организмов удлинненно-веретенообразная или нитевидная. Кожно-мускульный мешок состоит из многослойной, плотной, эластичной и нерастяжимой кутикулы, гиподермы, представляющей собой единую цитоплазматическую массу, не разделенную на отдельные клетки и содержащую большое число ядер, и одного слоя продольных гладких мышц. Кутикула выполняет в основном защитную функцию. Мышцы располагаются в виде двух продольных тяжей - на спинной и брюшной сторонах тела. Их поочередное сокращение обеспечивает энергичные сгибательные и разгибательные движения и быстрое перемещение тела в пространстве.

Пищеварительная система - в виде сквозной трубки с ротовым и анальным отверстиями. Нервная система представлена продольными тяжами, соединенными кольцевидными перемиками. Выделительная система в основе имеет протонефридиальное строение, но количество выделительных клеток исчисляется единицами. Круглые черви раздельнополы. Половая система построена в виде дифференцированных по длине трубок, часть которых функционирует как яичники или семенники, часть - как семяпроводы или яйцеводы, а часть - как органы, в которых накапливаются и сохраняются зрелые половые продукты. Все внутренние органы расположены в первичной полости тела, заполненной жидкостью, которая придает всему организму упругость и обеспечивает обмен веществ между органами (рис. 20.12).

Своеобразная особенность круглых червей - то, что в состав их тела входит всегда определенное число клеток. Это ограничивает их способность к росту и регенерации. Медицинское значение имеют только представители класса Собственно круглые черви.



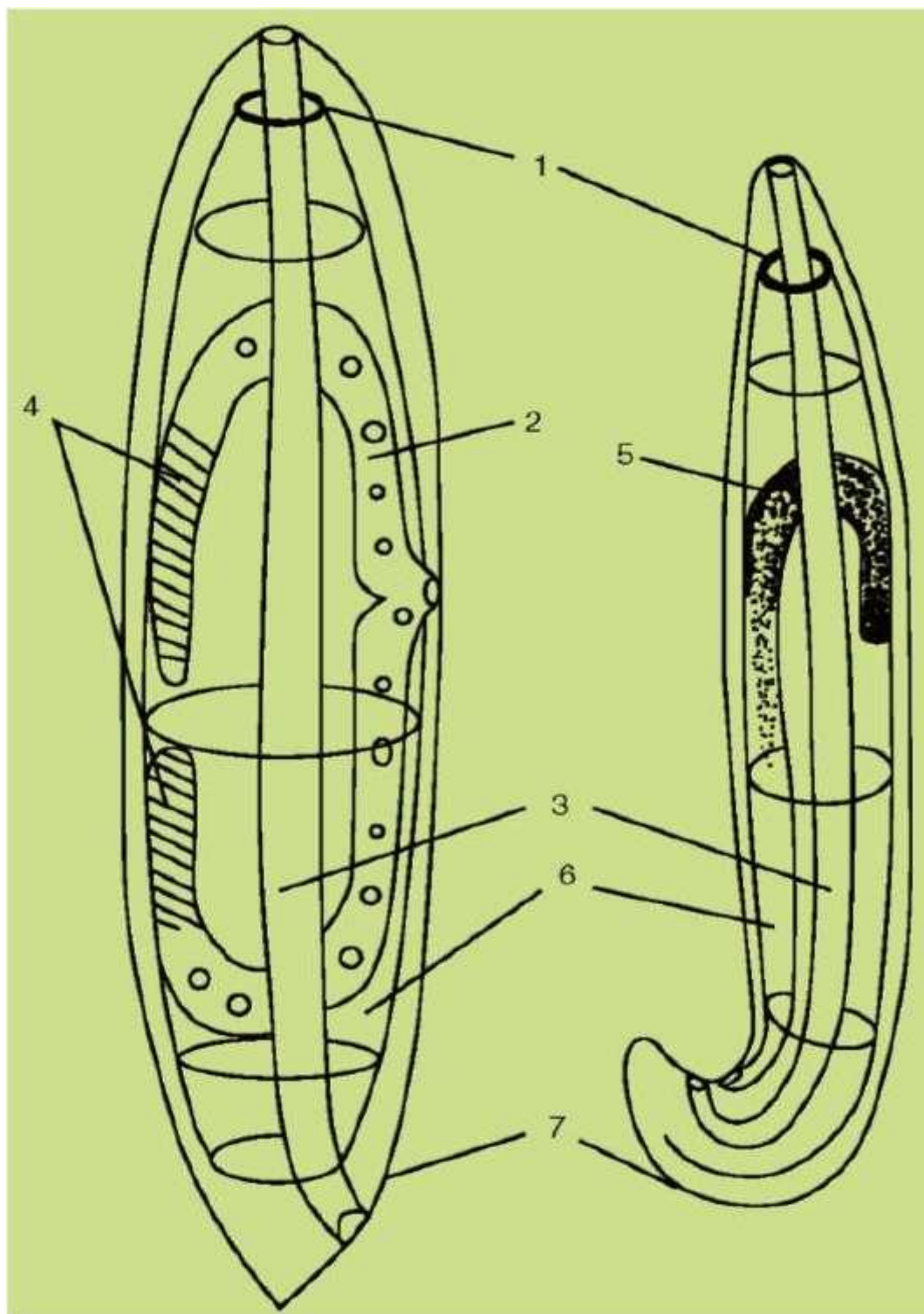


Рис. 20.12. Организация круглых червей: а - самка; б - самец: 1 - нервная система; 2 - матка; 3 - кишечник; 4 - яичники; 5 - семенник; 6 - первичная полость тела; 7 – кутикула

### 20.2.1. КЛАСС СОБСТВЕННО КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ *NEMATODA*

Строение представителей этого класса в основном соответствует характеристике типа в целом. В связи с тем, что свободноживущие круглые черви имеют обычно небольшие размеры и обитают в почве иногда на довольно большой глубине или в донном слое ила водоемов, где условия близки к анаэробным, многие из них способны жить без кислорода, для энергетического обмена обходясь гликолизом. Кутикула, выполняющая защитные функции, также сформировалась еще у свободноживущих почвенных и донных

видов нематод. Поэтому серьезной дегенерации при переходе к паразитизму они не претерпели. Адаптации к обитанию в хозяине - развитая половая система и у некоторых форм - органы фиксации, а также усложнение циклов развития с участием в ряде случаев промежуточных хозяев.

Круглых червей, сохранивших связь с внешней средой, яйца или личинки которых развиваются в почве, называют геогельминтами. Более специализированных паразитов, развивающихся с участием промежуточных хозяев, называют биогельминтами.

С медицинской точки зрения, следует выделить еще одну группу нематод, неспецифических паразитов человека, которые осуществляют лишь миграцию в его организме, не достигая половой зрелости. Болезни, вызываемые круглыми червями, называют нематодозами.

#### 20.2.1.1. Круглые черви - геогельминты

У этих червей яйца или личинки обязательно развиваются в поверхностных слоях почвы при доступе кислорода и достаточной влажности. За исключением острицы, все гельминты этой группы встречаются чаще в регионах с жарким и влажным климатом, который предоставляет личинкам и яйцам больше возможностей развиваться в почве. В Арктике и южных приполярных областях геогельминты не встречаются. Самцы и самки легко различимы: самцы большинства видов имеют загнутый на брюшную сторону или спирально закрученный задний конец тела, в то время как у самок он прямой.

Геогельминты обитают в просвете кишки и размножаются яйцами, которые выводятся с фекалиями и развиваются далее в почве. Они либо сами через определенное время становятся инвазионными, либо из них развиваются личинки, ведущие некоторое время свободный образ жизни и позже становящиеся инвазионными. Геогельминты, поражающие человека, не могут паразитировать у животных. Соответственно этому нематодозы, вызываемые этими паразитами, являются антропонозными болезнями. Заражение большей частью геогельминтов осуществляется при проглатывании яиц или личинок с продуктами, загрязненными почвой.

Для диагностики всех нематодозов этой группы важно обнаружение яиц в фекалиях больного. Профилактические меры направлены на предотвращение попадания инвазионных яиц в пищеварительную систему - личная гигиена и гигиена питания, реже - другие меры. Часть геогельминтов, попадая в пищеварительную систему человека, быстро достигает половой зрелости и начинают размножаться в кишечнике, не мигрируя по организму хозяина. Личинки других перед достижением половой зрелости обязательно передвигаются по кровеносным сосудам и дыхательной системе и только после этого развиваются в кишечнике.

##### 20.2.1.1-а. Геогельминты, развивающиеся без миграции

Эта группа червей представляет собой наиболее специализированных геогельминтов, яйца которых еще требуют присутствия кислорода, а развивающиеся личинки - уже нет. Отсутствие миграции по сосудам откладывает отпечаток на клинику соответствующих заболеваний. Во-первых, они протекают обычно достаточно доброкачественно, во-вторых, первые проявления их возникают только по достижении паразитами зрелости и начала откладки яиц.

Власоглав *Trichocephalus trichiurus* (рис. 20.13, а) - возбудитель трихоцефалеза. Передний конец тела этого червя вытянут. В нем находится только пищевод. Задняя часть тела утолщена, здесь располагаются кишка и половая система. Общая длина паразита 3-5 см. Яйца светлые овальные, прозрачные, с двумя характерными пробочками, длиной до 50 мкм.

Власоглав поселяется в слепой и восходящей части толстой кишки, прикрепляясь к стенке передним концом тела и питаясь кровью и тканевой жидкостью из глубоких слоев слизистой оболочки. Яйца, выводимые с фекалиями, в почве достигают инвазионности за 3-4 нед. Заражение человека происходит при проглатывании инвазионных яиц. Половой зрелости паразиты достигают в кишке уже через несколько недель. Патогенное действие власоглава связано с интоксикацией хозяина продуктами жизнедеятельности и с нарушением функции кишечника. При массивной инвазии возможны местные воспалительные явления, а также головные боли, головокружение и даже судороги.

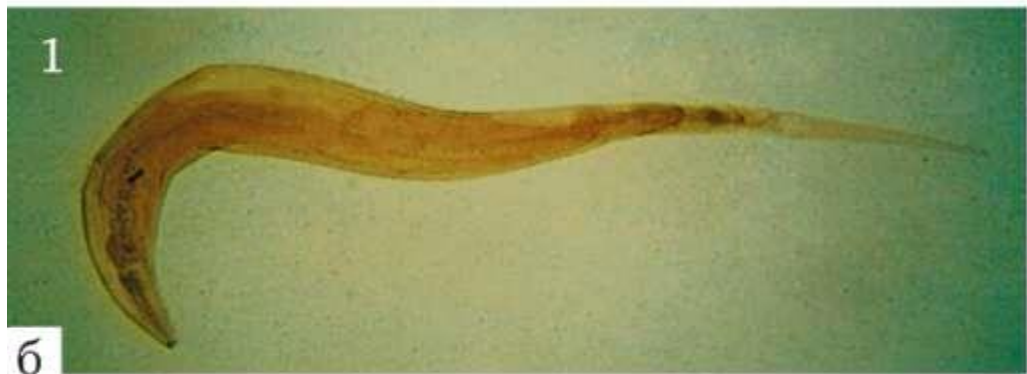
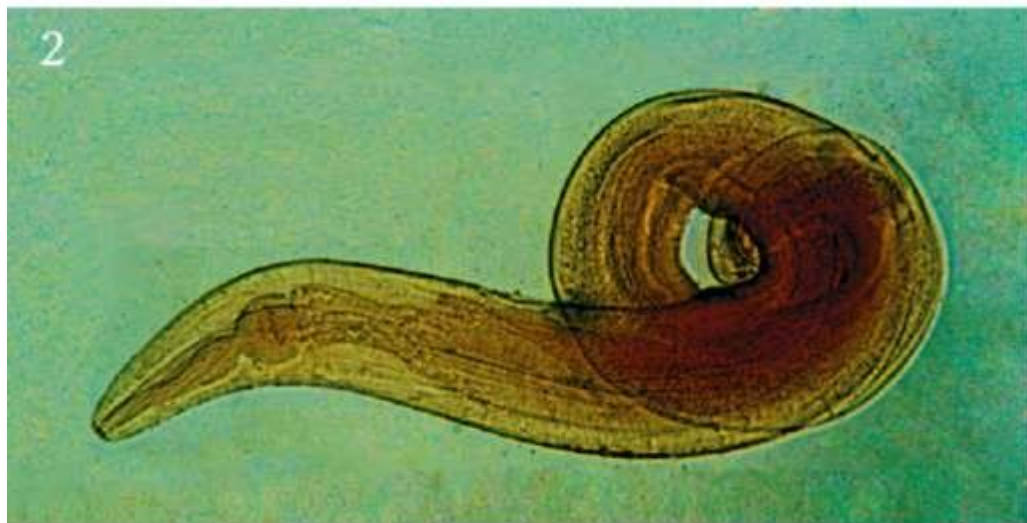
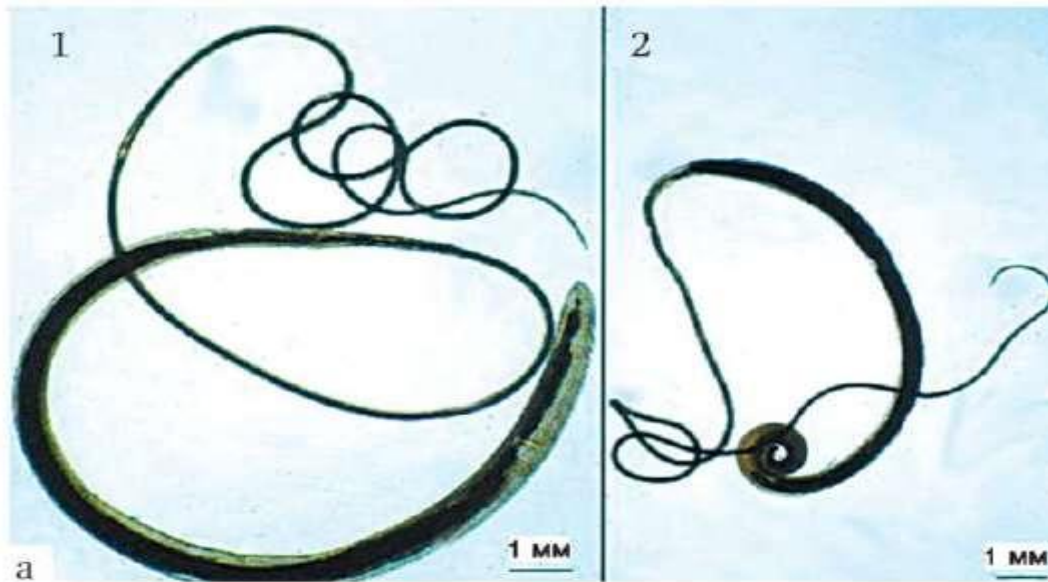


Рис. 20.13. Геогельминты, развивающиеся без миграции: а - власоглав; б - острица: 1 - самки; 2 - самцы

В связи с тем что власоглав не питается содержимым кишечника и плотно прикреплен к его стенке, выведение этого паразита из организма человека более сложно по сравнению со многими другими геогельминтами.

Трихоцефалез распространен очень широко, но чаще всего встречается в странах с субтропическим и тропическим климатом. Им поражено в настоящее время около 500 млн человек.

Острица детская *Enterobius vermicularis* (рис. 20.13, б) - возбудитель энтеробиоза - самого распространенного гельминтоза, который встречается в основном у детей. Мелкий червь с выраженным половым диморфизмом: самка достигает в длину 12 мм, тело ее прямое, сзади заостренное. Самцы мельче (до 5 мм) и свернуты спирально. Яйца овальные, несколько асимметричны, прозрачны и бесцветны, длиной до 50 мкм.

Жизненный цикл в целом соответствует циклу развития власоглава, но яйца достигают инвазионности после откладки не за несколько недель, а всего за несколько часов. Поэтому при энтеробиозе часто происходит аутоинвазия. Обитают острицы в нижнем отделе тонкой кишки, питаются ее содержимым. Самки со зрелыми яйцами выползают из анального отверстия и откладывают яйца на коже промежности, вызывая при этом сильный зуд. При расчесывании зудящих мест яйца попадают на руки, затем на белье и игрушки. При проглатывании яиц из них быстро развиваются взрослые паразиты, продолжительность жизни которых около 1 мес. Патогенное действие остриц связано с тем, что зуд промежности приводит к нарушению сна, к нервному истощению. Возможно также нарушение стенки кишечника.

Лабораторная диагностика имеет особенности: в фекалиях яйца обнаруживаются редко, поэтому их исследуют в мазке с перианальных складок промежности.

Личная профилактика - соблюдение правил личной гигиены, особенно тщательное мытье рук после сна, короткая стрижка ногтей. Общественная - регулярное обследование детей в детских учреждениях, лечение больных, регулярные обследования также работников детских учреждений и предприятий общественного питания.

#### *20.2.1.1-б. Геогельминты, развивающиеся с миграцией*

Особенность этой группы геогельминтов - то, что, попав в организм человека любым путем, они на стадии личинки проникают сначала в вены большого круга кровообращения, потом попадают в сердце и оттуда в малый круг. В капиллярах легких они выходят из кровеносного русла в альвеолы, активно поднимаются по бронхам, трахее, гортани. Эти перемещения вызывают кашлевый рефлекс, что способствует их выходу в глотку и вторичному проглатыванию. Только после этого, попадая в кишечник, личинки достигают половой зрелости.

Фазу миграции можно расценить как рекапитуляцию свободного образа жизни предковых форм. Она имеет большое медицинское значение в связи с тем, что в этот момент наступает особенно сильная интоксикация и аллергизация организма хозяина. Поэтому на начальных этапах инвазии паразитами этой группы у человека возможны аллергические реакции, кровоизлияния в легких и пневмонии. Позже возникают симптомы, связанные с локализацией паразитов в тонком кишечнике.

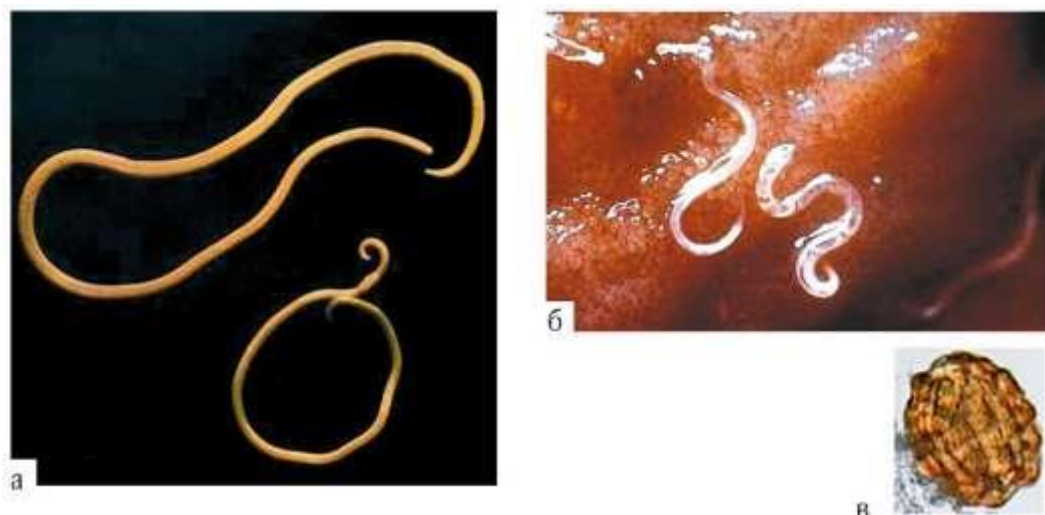


Рис. 20.14. Аскарида человеческая: а - самка и самец; б - личинки, проникающие в стенку кишечника; в - зрелое яйцо аскариды

Лабораторная диагностика - обнаружение яиц в фекалиях.

Профилактика зависит от вида паразита.

Аскарида человеческая *Ascaris lumbricoides* (рис. 20.14) - возбудитель аскаридоза - крупный гельминт, самки которого достигают 40 см длины, а самцы - 20 см. Зрелые яйца овальные и бугристые, оболочка их толстая и многослойная. Цвет желтовато-коричневый, длина до 60 мкм. Плодовитость аскариды огромна: самка откладывает ежедневно до 20 000 яиц.

Этот вид очень близок к свиной аскариде, которая в Юго-Восточной Азии может легко заражать человека и, наоборот, человеческая - свиней. Это свидетельствует об их относительно недавнем происхождении от одного предка и о времени начала дивергенции не ранее начала одомашнивания свиней, которое происходило в Юго-Восточной Азии.

Жизненный цикл типичен для гельминтов этой группы. Яйца созревают при высокой влажности почвы и температуре 18-25 °С за 2-3 нед. Инвазия большим числом аскарид может привести к закупорке кишечника или общего желчного протока. Известны случаи атипичной локализации аскарид: в гортани, среднем ухе, печени и даже сердце. При этом необходимо срочное хирургическое вмешательство.

По данным ВОЗ, аскаридозом в данное время страдают 700 млн человек.

Кривоголовка двенадцатиперстной кишки *Ankylostoma duodenale* и некатор *Necator americanus* (рис. 20.15) - оба вида относятся к сем. Анкилостомиды.

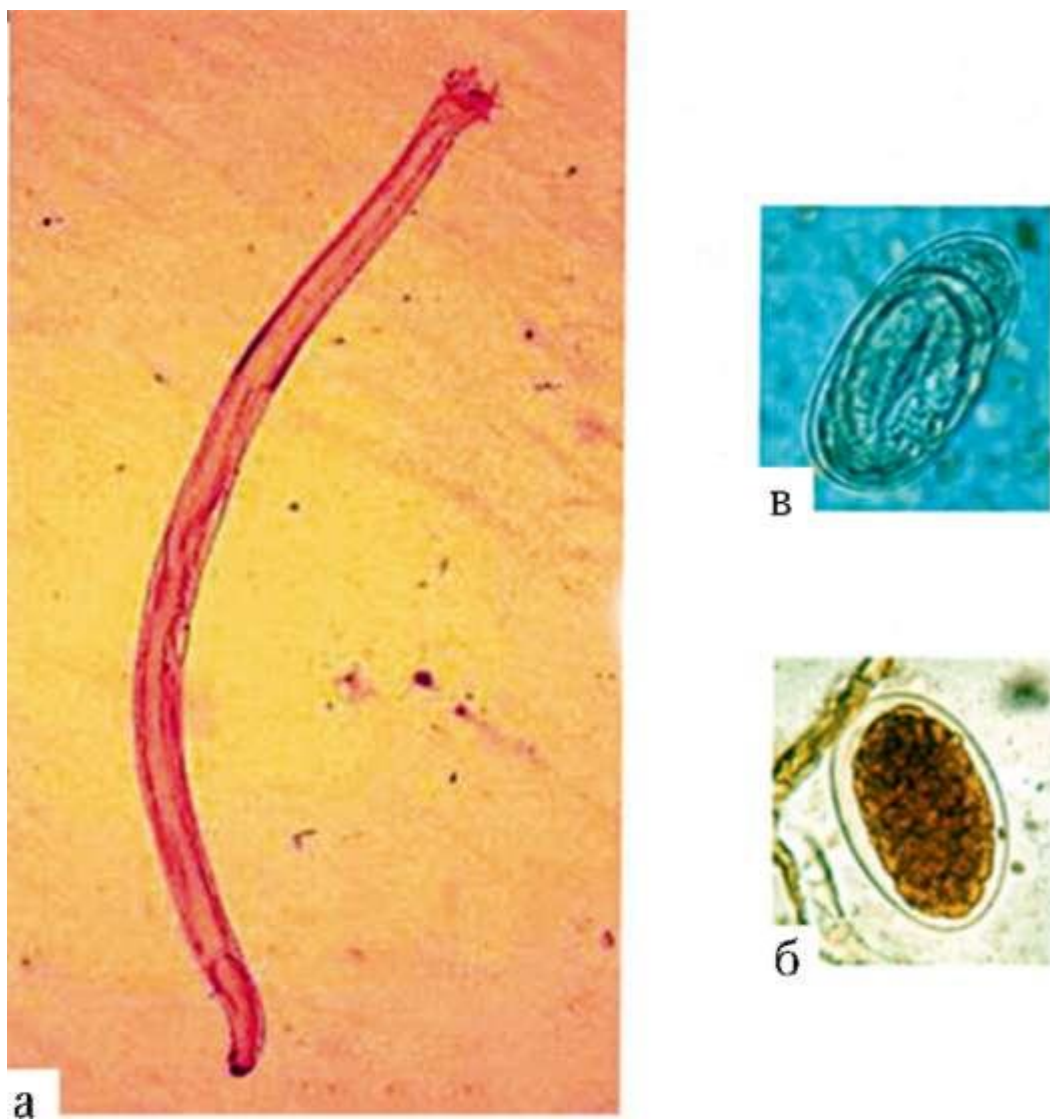


Рис. 20.15. Кривоголовка двенадцатиперстной кишки: а - половозрелый самец; б - яйцо; в - личинка, выходящая из яйца

Кривоголовка была впервые обнаружена и описана Авиценной в XI в. Он же связал наличие паразита в организме хозяина с проявлениями соответствующих симптомов заболевания. Анкилостома и некатор очень похожи друг на друга и отличаются формами ротовой капсулы и особенностями географического распространения. Другое отличие их заключается в разной продолжительности жизни. Половозрелая кривоголовка живет не более 6 мес, а некатор - до 5 лет. Кривоголовка имеет в ротовой полости четыре хитиновых зуба, а некатор - две широкие режущие пластинки полукруглой формы. Оба паразита широко расселены по всему тропическому и субтропическому поясу, однако некатор чаще встречается в зонах с более жарким климатом. В остальном оба вида сходны настолько, что даже заболевания, вызываемые ими, не дифференцируются и называются анкилостомидозами. Размеры анкилостомид около 10 мм. Головной конец загнут на брюшную сторону; яйца овальные, прозрачные, длиной до 60 мкм. Самки откладывают до 30 000 яиц в сутки и до 55 млн на протяжении жизни.

Жизненный цикл анкилостомид своеобразен и свидетельствует о тесной связи их со свободноживущими предковыми формами. Яйца, попадающие в почву, быстро развиваются, и из них вскоре выходят личинки, которые, дважды линяя, через несколько месяцев становятся инвазионными и могут попадать в организм человека либо с загрязненной почвой овощами и фруктами, либо за счет активного внедрения через кожу.

Эта особенность обеспечивает возможность существования подземных очагов анкилостомидозов в шахтах, находящихся в зонах умеренного пояса. Основное условие возникновения таких очагов - высокая влажность грунта и загрязненность его фекалиями. Попадая в кровь, личинки продельвают по сосудам путь, характерный для всех видов гельминтов этой группы. Окончательная локализация - двенадцатиперстная кишка, к ворсинкам которой они прикрепляются ротовыми капсулами, повреждая их и питаясь кровью и клетками слизистой оболочки. Оба паразита выделяют в ранки антикоагулянтные вещества и могут вызвать кишечные кровотечения и аллергизацию больных.

В случаях, если в организм человека одновременно проникает много личинок, только часть из них попадает в пищеварительную систему и достигает половозрелости, а другая часть задерживается в тканях. По мере гибели половозрелых форм в кишечнике покоящиеся личинки замещают их. При этом заболевание может затягиваться на многие годы. Эти факты свидетельствуют о наличии у паразитов механизмов регуляции численности популяций не только за счет гибели части особей в процессе конкуренции за ресурсы, но и при помощи механизмов химической коммуникации особей, обеспечивающей асинхронное выживание и воспроизведение максимального числа организмов.

Лабораторная диагностика - как при всех геогельминтозах.

Профилактика - кроме общих мер, описанных выше, обязательное ношение обуви в районах, где распространены эти заболевания.

Анкилостомидозами в настоящее время во всем мире болеют от 700 до 900 млн человек.

Известно несколько видов анкилостом - *A. brasiliense*, *A. canis* и др., паразитирующих у разных тропических млекопитающих - носорогов, слонов, шакалов. Они могут инвазировать и человека, но их циклы развития обычно завершаются на стадии личинок, мигрирующих под кожными покровами. Это состояние называется *Larva migrans*. Оно сопровождается сильным кожным зудом и разнообразными аллергическими проявлениями.

Угрица кишечная *Strongyloides stercoralis* - возбудитель стронги-лоидоза. Это очень мелкий гельминт, до 2,2 мм длиной. Из всех известных паразитов человека - наименее специализированный.

Жизненный цикл этого червя характеризуется значительной вариабельностью. Он может проходить целиком во внешней среде либо частично или полностью в организме хозяина. Чаще встречается чередование свободноживущего и паразитического поколений.

Паразитические половозрелые угрицы живут в кишечнике человека. Из яиц уже в кишечнике выходят личинки, судьба которых может быть разной. В первом случае после линьки в почве они могут стать инвазионными и проникают в организм человека либо через кожу, либо при проглатывании с фруктами и овощами. Дальнейшее развитие в этом случае проходит так же, как у анкилостомид. Во втором случае личинки могут достичь половозрелости в почве. Взрослые самки откладывают яйца и дают начало свободноживущим поколениям. При изменении условий жизни личинки могут стать инвазионными для человека и вновь перейти к паразитическому существованию.

Описаны случаи течения стронгилоидоза на протяжении 60 лет и более. Это объясняется не столько большой продолжительностью жизни паразита, сколько возможностью многократных аутоинвазий. При этом из яиц паразита в кишечнике выходят мелкие формы личинок, внедряющихся в стенку нижних отделов тонкой кишки, в стенку толстой кишки, или даже в кожу хозяина в области перианальных складок. С током крови они достигают легких, а затем после откашливания и проглатывания

мокроты вновь попадают в кишечник. Многократное самозаражение паразитом приводит к так называемой гиперинвазии, которая в 90% случаев приводит больного к смерти. Гиперинвазия наиболее часто наблюдается при различного рода иммунодефицитных состояниях, сопровождающих лейкозы, а также возникающих при введении иммунодепрессантов при трансплантациях органов и тканей. Аллергизация организма при стронгилоидозе очень сильна, особенно на миграционной стадии развития. Присутствие паразитов в кишечнике вызывает чередующиеся поносы и запоры. Часто при этом паразиты заселяют и желчные ходы печени, вызывая желтуху.

Как и анкилостомиды, угрица кишечная встречается в основном в тропической и субтропической зонах. Особенно широко она расселена в Юго-Восточной Азии, Южной и Центральной Америке. Возможно существование подземных очагов в зонах с умеренным климатом, как и при анкилостомидозах.

При диагностике надежный признак заболевания - обнаружение живых личинок в фекалиях, рвотных массах и при дуоденальном зондировании.

Профилактика стронгилоидоза соответствует профилактике анкилостомидозов.

#### 20.2.1.2. Круглые черви - биогельминты

Все нематоды этой группы, поражающие человека, живородящи и большую часть цикла развития проводят у человека в тканях внутренней среды. Промежуточные хозяева их очень разнообразны - от циклопов и насекомых до медведей и человека. Окончательными хозяевами могут быть различные дикие и домашние животные, поэтому заболевания, которые вызывают эти паразиты, относятся к разряду природно-очаговых. Для попадания в места окончательной локализации биогельминты мигрируют по лимфатическим и кровеносным сосудам. Кроме того, они особенно активно взаимодействуют с иммунной системой хозяина. Поэтому в клинической картине нематодозов-биогельминтозов ведущими симптомами являются токсико-аллергические реакции. Важно также механическое и местное токсическое действие. Диагноз биогельминтозов часто затруднен. Приходится прибегать к методам биопсии и иммунологическим реакциям. Профилактика зависит от путей заражения, которые бывают различны.

*20.2.1.2-а. Биогельминты, заражение которыми происходит при проглатывании личинок с тканями промежуточного хозяина*

Для этих гельминтов характерна первичная локализация в кишечнике человека, а затем проникновение в кровь через его стенку и далее в ткани внутренней среды. Профилактика в связи с этим - создание препятствий для проникновения личинок через рот.

Ришта *Dracunculus medinensis* (рис. 20.16) - возбудитель дракунку-леза. Длина самки до 120 см, самца - только 2 см.

Заболевание известно с античных времен. Название паразита означает «дракончик мединский» и связано со змеевидной формой тела паразита и с тем, что наиболее часто до середины XX в. встречалось у людей, совершавших паломнические путешествия к мусульманским святыням - в Мекку и Медину. Пересекая Аравийскую пустыню обычно пешком, паломники использовали воду из немногочисленных колодцев и открытых водоемов для питья и в гигиенических целях. Заразившись, они приносили паразита на родину. Таким образом, ареал распространения ришты постепенно увеличивался.

Заболевание распространено в зонах с тропическим и субтропическим климатом, раньше встречалось в Средней Азии.





Рис. 20.16. Ришта: а - общий вид паразита; б - извлечение паразита хирургическим путем

Жизненный цикл ришты связан с водной средой. Окончательные хозяева ришты - человек, обезьяны, домашние и дикие млекопитающие, у которых половозрелые черви локализуются под кожей конечностей. У человека паразит, попадая в пищеварительный тракт, активно перемещается в забрюшинное пространство и там растет, постепенно достигая половозрелости. Здесь же происходит оплодотворение самок самцами, которые после этого погибают, после чего самки мигрируют в подкожную клетчатку. Наиболее частая окончательная локализация - под кожей ног в области суставов. Однако описаны случаи обнаружения гельминта под серозной оболочкой желудка, под мозговыми оболочками, в стенке пищевода. Над передним концом зрелой самки образуется кожный пузырь, заполненный серозной жидкостью. Человек при этом ощущает сильный зуд, проходящий при соприкосновении с водой. Опускание ног в воду сопровождается разрывом пузыря и рождением живых микроскопических личинок, которые сразу проглатываются промежуточными хозяевами - циклопами. В полости тела циклопов они через несколько дней достигают инвазионности и при проглатывании с водой таких рачков попадают в кишечник, а затем мигрируют под кожу.

Весь жизненный цикл ришты длится 1 год. Интересно, что развитие паразитов у инвазированных людей происходит синхронно, таким образом, что самки становятся способными рожать личинок одновременно почти у всех носителей паразита. Этим достигается резкое повышение вероятности заражения огромного числа циклопов, а затем и основных хозяев почти одновременно. Эта особенность жизненного цикла ришты имеет огромное адаптивное значение в зонах с засушливым климатом и редкими, повторяющимися из года в год дождевыми периодами. Она имеет и существенное медицинское значение в связи с тем, что в очагах распространения дракункулеза выявляется большое число пораженных этим паразитом людей в течение короткого времени. Это облегчает врачу постановку диагноза, лечение и проведение профилактических мероприятий.

Кроме общих аллергических реакций обязательно проявляется и местное воздействие паразита: локальные воспалительные реакции и нарушение функций суставов, прилежащих к зоне поражения.

Диагностика при типичной локализации проста: паразит виден под кожей. Атипичное расположение гельминта требует применения иммунологических реакций.

Личная профилактика также проста - кипячение или фильтрация питьевой воды, взятой из открытых водоемов. Общественная профилактика - современное водоснабжение обеззараженной водой; выявление и лечение больных гарантирует успех в борьбе с этим заболеванием.

Интересно, что народный метод лечения дракункулеза - фиксация передней части паразита к небольшой палочке и медленное наматывание червя на нее в течение многих дней до полного его удаления. Если при этом его тело разрывается, червь гибнет и некротизируется, что вызывает тяжелые воспалительные процессы и аллергизацию больного. Существует мнение, что кадуцей (*caduceus*) - известный символ медицины - змея, обвивающая чашу на высокой ножке, на самом деле является видоизмененным изображением жезла бога Гермеса, обвитого червем *D. medinensis*. Действительно, наиболее древние изображения кадуцея, известные по античным источникам, представляют собой не чашу, а прямой стержень, обвитый шнуровидным объектом, более похожим на червя, чем на змею. Такая трактовка символа медицины более логична, чем змея и чаша: врачом может называться человек, владеющий методами устранения причины болезни, не причиняя больному вреда.

В настоящее время дракункулез считается исчезающим заболеванием, хотя еще 50 лет назад им были поражены десятки миллионов человек, большей частью в Северной и Центральной Африке, Пакистане и в Индии.

Трихинелла *Trichinella spiralis* (рис. 20.17) - возбудитель трихинеллеза - мелкий гельминт длиной до 4 мм. Распространен очень широко, на всех континентах и во всех природно-климатических зонах. Этому благоприятствуют такие особенности биологии паразита, как способность личинок переживать неблагоприятные условия на протяжении десятков лет. Хозяевами трихинеллы могут быть различные хищные и всеядные млекопитающие, в том числе человек. Распространение трихинелл происходит обычно при поедании животными друг друга.

Человек заражается, поедая мясо зараженных животных, чаще всего свиней. Проглоченные личинки в кишечнике быстро достигают половой зрелости. Каждая оплодотворенная самка рождает около 1500 живых личинок, после чего погибает. Личинки пробуравливаются через стенку кишечника и, транспортируясь кровью, оседают в поперечнополосатых мышцах: чаще всего в диафрагме, межреберных, дельтовидных. Здесь они после разрушения части мышечных волокон спирально скручиваются и инкапсулируются.

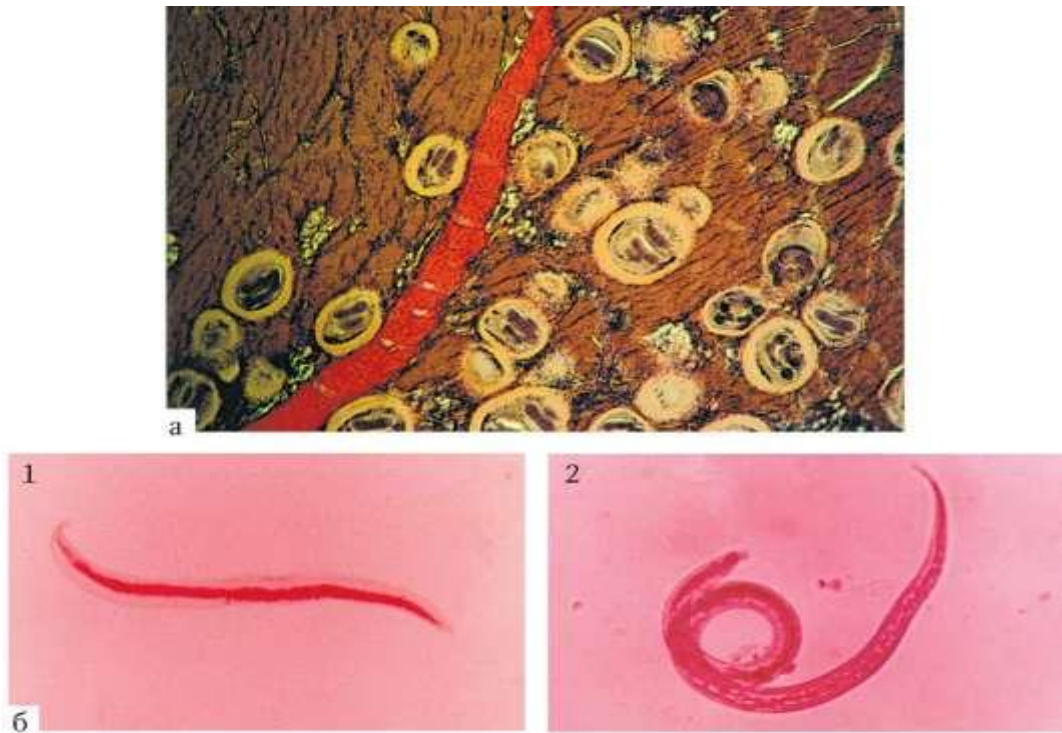


Рис. 20.17. Трихинелла спиральная: а - личинки трихинеллы, инкапсулированные в мышцах; б - половозрелые особи из кишечника человека: 1 - самка; 2 - самец

При попадании трихинелл в ослабленный организм возможно развитие первого поколения личинок не в мышцах хозяина, а в ворсинках его кишечника, после разрушения которых личинки вновь возвращаются в просвет кишки, достигают там половой зрелости и размножаются. Следующее поколение личинок уже оседает в мышцах хозяина. Этим достигается резкое увеличение размеров популяции паразита, который в обычных случаях размножается у одного хозяина лишь один раз, и соответственно резкое утяжеление заболевания, часто приводящее к смерти.

Личинки трихинелл после гибели хозяина сохраняют жизнеспособность даже после разложения его трупа. В пищеварительной системе трупоядных наземных и даже водных животных - жуков-мертвоедов, почвенных червей, мелких ракообразных, рыб, хищных птиц и чаек - личинки сохраняют жизнеспособность в течение нескольких дней. Перечисленные животные выступают в цикле развития паразитов как транспортные хозяева и способны передавать возбудителя по цепи питания до тех пор, пока личинки не попадут в организм хозяина, в котором возможно нормальное развитие паразита. Сложными цепями питания с передачей личинок транспортными хозяевами обеспечивается фактически всесветное распространение трихинеллы и существование таких природных очагов трихинеллеза, как очаги даже в зоне арктических пустынь.

Известно, что 67% ездовых собак в Гренландии и 50% белых медведей архипелага Шпицберген, многие тюлени и даже некоторые китообразные поражены трихинеллезом. На Аляске и в северных штатах Канады трихинеллы обнаруживаются в мышцах моржей. Основной источник питания этих животных - рыба, морские беспозвоночные, яйца и птенцы морских птиц и т.д. Эти животные становятся транспортными хозяевами трихинеллы после того, как разлагающиеся трупы инвазированных животных и помет птиц оказываются в воде и личинки паразита попадают в организмы мелких водных ракообразных, которыми питаются более крупные беспозвоночные и рыбы. Поедая их, млекопитающие постепенно накапливают в организме огромное количество трихинелл, становясь опасным источником заражения человека. Свиньи как наиболее частый источник инвазий человека заражаются, поедая не только крыс и мышей, но и насекомых, червей, рыбу, трупы и помет птиц, в которых сохраняются жизнеспособные личинки.

Патогенное действие трихинеллы включает как общеаллергические явления, так и нарушение функций мышц.

Диагноз основывается на данных анамнеза - употребление мяса диких животных и не проверенной ветеринарной службой свинины, а также на результатах биопсии мышц.

Личная профилактика - тщательная термическая обработка свинины и особенно мяса диких животных. Общественная профилактика - санитарный надзор в свиноводстве, проверка свинины на торговых точках и на предприятиях общественного питания.

#### 20.2.1.2-б. Биогельминты, передающиеся трансмиссивно

Трансмиссивный способ передачи вообще очень редок среди гельминтов. Он характерен только для этой небольшой группы нематод. Все паразиты этой группы распространены в тропиках. Они относятся к сем. *Filarioidea* и вызывают заболевания филяриатозы. Половозрелые особи, или филярии, обитают в разных тканях внутренней среды основного хозяина, а рождаемые ими личинки, или микрофилярии, периодически поступают в кровь и лимфу и некоторое время находятся там (рис. 20.18). Если в этот момент на хозяина нападают кровососущие насекомые, микрофилярии с кровью поступают в желудок, оттуда в мышцы переносчика и за одну или несколько недель достигают там инвазии, переходят в хоботок переносчика и затем, при укусе, - в кровь основного хозяина. У некоторых видов филярий может быть несколько основных хозяев (человек, обезьяна, собака и т. д.), а переносчики всегда специфичны. Некоторые половозрелые филярии, например, онхоцерки, имеют очень длительный жизненный цикл и могут существовать в организме окончательных хозяев до 15 лет. Их личинки-микрофилярии могут находиться в организме хозяина до 30 мес.

Поскольку в переносчиках происходит развитие личинок паразита, они являются одновременно и промежуточными хозяевами. Длительные взаимные адаптации филярий, их хозяев и переносчиков привели к своеобразному эффекту - у большинства филярий происходит выход личинок в кровяное русло в строго определенные часы суток, соответствующие периодам максимальной активности переносчиков. Так, у филярий, переносчиками которых являются комары, личинки поступают в кровь в вечерние и ночные часы суток. Если переносчики - слепни, то появление микрофилярий в крови приурочено к утренним и дневным часам. В том случае, когда переносчиками служат мокрецы, активность которых больше зависит от влажности воздуха, выход микрофилярий в кровь лишен периодичности. Эти особенности биологии филярий необходимо учитывать при постановке диагноза и брать кровь у больных для обнаружения в ней микрофилярий в то время, когда наличие их там наиболее вероятно. Профилактика филяриатозов - выявление и лечение больных, борьба с переносчиками (см. п. 21.2.2).

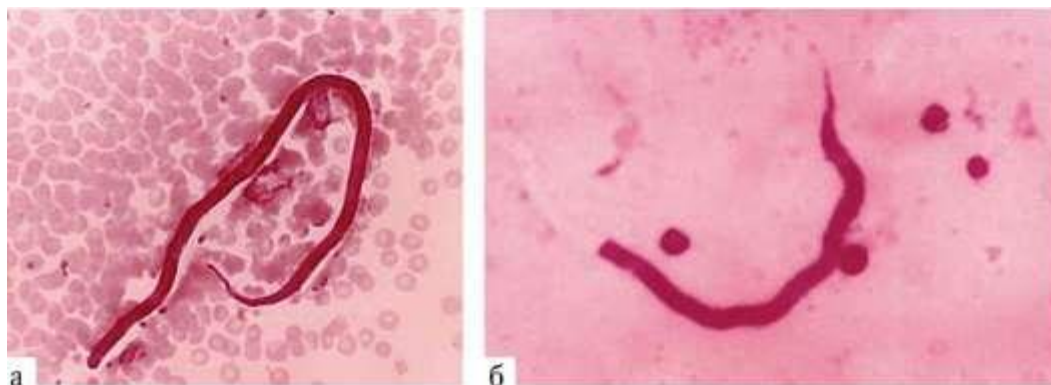




Рис. 20.18. Микрофилярии из крови человека: а - *Wuchereria bancrofti*; б - *Onchocerca volvulus*; в - *Brugia malayi*

В настоящее время геномы разных видов филярий активно изучаются. Наиболее хорошо изучен геном *Brugia malayi*. Современные методы лечения филяриатозов основаны на применении антибиотиков, уничтожающих облигатно мутуалистических бактерий р. *Wohlbachia*, живущих во внутренних органах филярий. Гибель бактерий от антибиотиков приводит к прекращению размножения филярий, а затем и к гибели самих паразитов.

В настоящее время разными формами филяриатозов заражено около 150 млн человек.

Особенности биологии наиболее распространенных филярий - паразитов человека - приведены в табл. 20.2.

Таблица 20.2. Биология наиболее распространенных филярий, паразитов человека

Название паразита и болезни	Географическое распространение	Промежуточный хозяин и переносчик	Основной хозяин	Локализация половозрелых форм, симптомы	Время появления микрофилярий в крови
<i>Wuchereria bancrofti</i> Вухерериоз	Тропическая Азия, Африка, Южная Америка	Комары	Человек, высшие обезьяны	Лимфатические узлы и сосуды Застой лимфы, отеки и развитие слоновости, аллергия	Вечер и ночь
<i>Brugia malayi</i> Брутиоз	Южная и Восточная Азия	Комары	Человек, обезьяна, кошки	То же	Ночь
<i>Onchocerca volvulus</i> Онхоцеркоз	Экваториальная Африка, Центральная, Северная и Южная Америка	Мошки	Человек	Под кожей груди, конечностей, головы Образование узлов Слепота при поражении глаз, аллергияция	Нет периодичности
<i>Loa loa</i> Лоаоз	Центральная и Западная экваториальная Африка	Слепни, кусающие днем; слепни, кусающие ночью	Человек, обезьяна	Под кожей и слизистой оболочкой Аллергияция	Утро и день Ночь
<i>Mansonella</i> sp. Мансонеллез	Центральная и Южная Америка	Мокрецы	Человек	В брюшной полости, жировой ткани, под серозными оболочками Аллергияция	Нет периодичности
<i>Acanthocheilichema</i> sp. Акантохейло-нематод	Экваториальная Африка, Южная Америка	Мокрецы	Человек	В брюшной полости, в полостях перикарда и плевральной Аллергияция	Нет периодичности

### 20.2.1.3. Круглые черви, осуществляющие в организме человека только миграцию

В эту группу нематод входят гельминты - специфические паразиты собак, кошек и других млекопитающих. Человек для них - лишь случайный хозяин, в организме которого невозможно полноценное развитие. Поэтому личинки этих гельминтов, попадая в пищеварительную систему, способны осуществлять лишь начальные этапы миграционной стадии жизненного цикла: они проходят через стенку кишечника, попадают в сосуды, оттуда могут проникать в различные органы, включая головной и спинной мозг, и там гибнут. Патогенное действие их включает аллергизацию и интоксикацию хозяина, а затем воспалительные явления вокруг погибших паразитов.

Диагностика заболеваний, вызванных этими паразитами, очень сложна. В подозрительных случаях применяют иммунологические реакции.

*Toxocara canis* и *Toxascaris leonina* - возбудители токсокароза собак и кошек. Паразиты морфологией и жизненным циклом напоминают аскарид. Миграция личинок в печени вызывает гепатит, а в головном мозге - менингитоподобные явления и даже смерть. Часто заражаются дети, активно контактирующие с домашними животными.

Профилактика - гигиеническое содержание домашних животных.

Гельминты из р. *Anisakis* - возбудители анизакиаза. Паразитируют в желудке китообразных. Биогельминты. Промежуточные хозяева - морские планктонные рачки, кальмары и рыбы, в мышцах и особенно в печени которых инкапсулируются спирально скрученные личинки (рис. 20.19, а). Человек заражается, проглатывая личинок с недостаточно термически обработанными или сырыми морскими рыбными продуктами. Личинки у человека гибнут вскоре после проникновения их через стенку желудка.

Патогенное действие связано с нарушением целостности стенки желудка, что сопровождается сильными болями и явлениями гастрита. Возможны перфорации желудка и перитонит, заканчивающийся смертью больного.

Заболевание распространено в странах Дальневосточного региона, особенно широко известно в Японии, где морские продукты обычно употребляют в пищу в сыром виде.

Диагноз ставят при гастроскопии, когда обнаруживают личинок, внедрившихся в слизистую оболочку желудка (рис. 20.19, б).

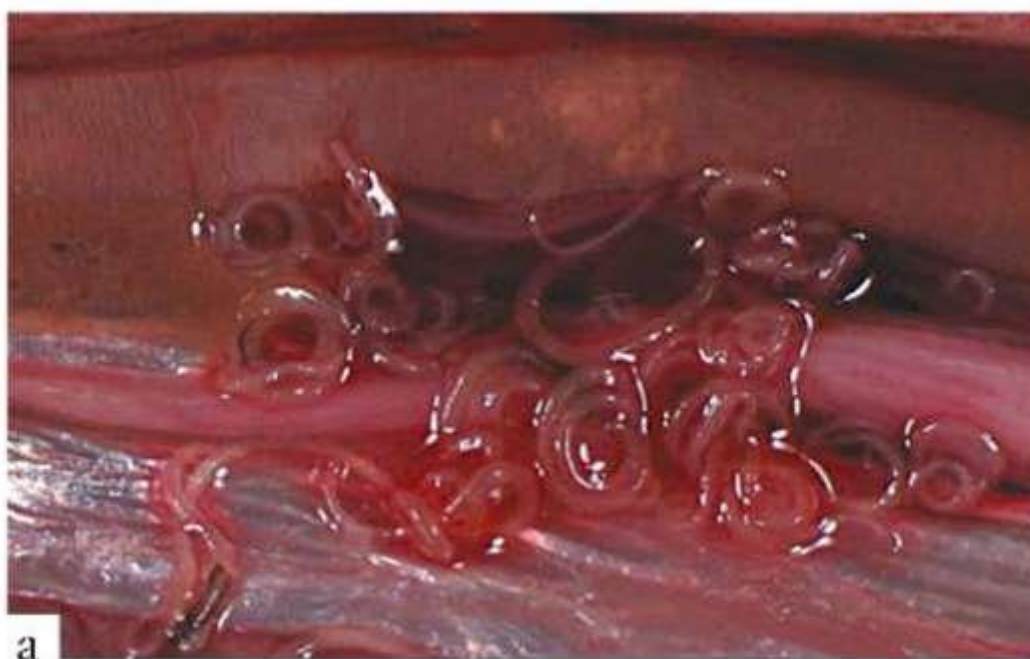




Рис. 20.19. Личинка *Anisakis* sp.: а - в печени рыбы; б - из желудка человека

Профилактика анизакиаза - санитарный контроль морских продуктов, их термическая обработка при приготовлении пищи.

Существование паразитов данной группы свидетельствует об их экологической пластичности и о возможных путях эволюции в сторону освоения новых хозяев, в частности человека.

Вопросы для самоконтроля

1. Характеристика и классификация типа Плоские черви.
2. Класс Сосальщикообразные. Особенности паразитизма, циклов развития, путей заражения, методов диагностики и профилактики.
3. Класс Ленточные черви. Особенности паразитизма, циклов развития, путей заражения, методов профилактики. Человек как окончательный и как промежуточный хозяин ленточных червей.
4. Может ли человек быть промежуточным хозяином сосальщикообразных?
5. Может ли человек быть промежуточным хозяином ленточных червей?
6. Характеристика типа Круглые черви.
7. Круглые черви гео- и биогельминты. Особенности жизненных циклов, путей заражения и мер профилактики.
8. Являются ли фасциолез, тениоз, альвеококкоз, анкилостомидозы, аскаридоз, трихинеллез, энтеробиоз и некатороз природно-очаговыми заболеваниями?

## Глава 21. МЕДИЦИНСКАЯ АРАХНОЭНТОМОЛОГИЯ

Медицинская арахноэнтомология изучает представителей типа Членистоногие *Arthropoda*, имеющих медицинское значение. Тип Членистоногие содержит более 1,5 млн видов. Он характеризуется наличием хитинового покрова - скелетного и защитного образования - и членистых конечностей. Тело состоит из сегментов, сливающихся в три отдела: голову, грудь и брюшко. В некоторых группах членистоногих голова и грудь представляют собой единое образование - головогрудь, иногда тело вообще не расчленено. На голове расположены органы чувств и ротовой аппарат - видоизмененные конечности. В пищеварительной системе имеются сложные железы. Органы дыхания в зависимости от систематического положения и образа жизни - жабры, мешковидные легкие или трахеи. Кровеносная система незамкнутая, сердце находится на спинной стороне. На брюшной стороне - нервная цепочка из частично слившихся ганглиев, среди которых самые крупные - подглоточный и надглоточный - расположены на переднем конце тела.

Наибольшее медицинское значение имеют классы Паукообразные и Насекомые. В этих классах встречаются временные и постоянные паразиты, переносчики и возбудители инфекционных и паразитарных заболеваний. В классе Ракообразные имеют медицинское значение только отдельные виды - промежуточные хозяева некоторых гельминтов. Информация о них изложена в соответствующих пунктах гл. 20.

### 21.1. КЛАСС ПАУКООБРАЗНЫЕ *ARACHNOIDEA*

Представители этого класса имеют два отдела тела: головогрудь и брюшко и шесть пар конечностей: хелицеры, педипальпы и четыре пары ходильных ног. Органы дыхания паукообразных - мешковидные легкие и трахеи.

Медицинское значение имеют представители отрядов скорпионов *Scorpiones*, пауков *Arachnei*, среди которых существует немало видов, ядовитых для человека, и клещей *Acari*. О ядовитых животных см. гл. 23.

#### 21.1.1. ОТРЯД КЛЕЩИ *ACARI*

Представители этого отряда имеют несегментированное тело. Ротовой аппарат в большинстве случаев представлен сложно устроенным хоботком, в состав которого входят хелицеры и дополнительное образование - гипостом. Педипальпы выполняют обонятельную и осязательную функции. Развитие клещей происходит с метаморфозом. Из яйца вылупляется личинка, имеющая три пары ног. За ней следует стадия нимфы. У нее четыре пары конечностей, но половая система не развита. Нимфа превращается во взрослую стадию - имаго, отличающуюся более крупными размерами и развитой половой системой. Некоторые виды имеют несколько стадий нимф.

Экология клещей разнообразна. Среди них существуют как свобод-ноживущие хищники, так и паразиты растений, животных и человека. Некоторые из видов клещей обитают в жилище человека. Не будучи паразитами, они сохранили черты организации, характерные для свобод-ноживущих видов. Другая группа клещей приобрела адаптации к временному эктопаразитизму, но большую часть времени проводит в естественной природе. В связи с этим они не претерпели глубокой дегенерации. Небольшое число видов клещей паразитирует на человеке постоянно. Адаптация к паразитизму и общая дегенерация их наиболее выражены. Три перечисленные группы клещей эволюционируют независимо друг от друга. Их медицинское значение различно.



#### 21.1.1.1. Клещи - временные кровососущие эктопаразиты

Все клещи этой группы, нападающие на человека, характеризуются выраженными адаптациями к эктопаразитизму: ротовой аппарат их предназначен для прокалывания кожи и всасывания крови, пищеварительная система и покровы тела сильно растяжимы, что позволяет им питаться редко, иногда даже только один раз в жизни. Строгой специфичности хозяев у этой группы нет. Они легко могут переходить к питанию кровью разных видов животных и человека. Выделяемая в ранку слюна клещей обладает местным раздражающим и общетоксическим действием.

Массовые нападения клещей могут быть причиной не только поражений кожи - клещевых дерматитов, но и тяжелых лихорадочных состояний и нервных расстройств. Особенную опасность представляет, однако, не столько собственно питание кровью, сколько способность быть переносчиками возбудителей природно-очаговых протозойных, бактериальных, вирусных болезней, а также заболеваний, вызываемых риккетсиями.

Рассмотрим семейства Иксодовые *Ixodidae* и Аргазовые *Argasidae*.

Иксодовые клещи довольно крупные - от нескольких миллиметров до 2 см в зависимости от степени насыщения. На переднем конце тела ротовой аппарат сильно выступает вперед. Основной компонент хоботка - гипостом - длинный уплощенный вырост, несущий направленные кзади острые зубцы. Хелицеры имеют вид колющих стилетов, зазубренных с латеральных сторон. С их помощью в коже хозяина образуется резаная ранка, и в нее вводится гипостом.

Первая порция слюны, вводимая в ранку при укусе, обладает способностью застывать вокруг хоботка. В результате разведенные в стороны хелицеры и гипостом прочно закориваются. Так достигается надежное прикрепление клеща к хозяину, позволяющее ему питаться долгое время - от нескольких часов до 15-20 сут. Средняя кишка имеет многочисленные выросты, заполняющиеся кровью при питании. Здесь кровь может сохраняться до нескольких лет (рис. 21.1). Вся спинная сторона самца покрыта нерастяжимым хитиновым щитком, у самки такой щиток занимает не более половины поверхности тела, поэтому покровы самки значительно более растяжимы, и она может выпить гораздо больше крови. После питания самки откладывают от 1500 до 20 000 яиц в лесную подстилку, трещины почвы, в норы грызунов. Личинки очень малы и имеют три пары ходильных ног. Они питаются кровью ящериц и мелких грызунов.

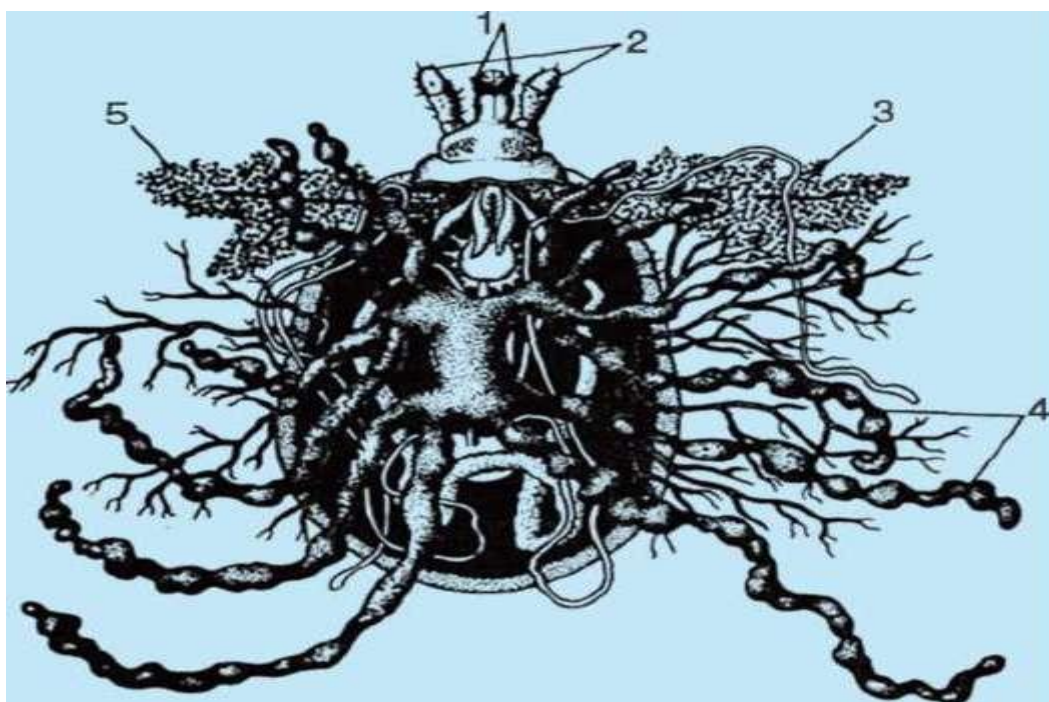


Рис. 21.1. Адаптации иксодовых клещей к кровососанию: 1 - хелицеры; 2 - педипальпы; 3 - слюнные железы; 4 - слепые выросты кишечника

Следующая стадия жизненного цикла - нимфа.

Она значительно крупнее личинок, имеет четыре пары ног, а половая система у нее отсутствует. Нимфы питаются на зайцах, белках, крысах. После линьки нимфа превращается в половозрелую стадию.

Взрослый клещ сосет кровь крупных домашних и диких копытных, лис, собак и человека. В связи с тем, что для каждого периода при переходе к следующей стадии цикла развития клещам необходимо питаться один раз, большинство иксодовых клещей меняет трех хозяев. Такой цикл развития называют треххозяиным. Многие иксодовые клещи пассивно подстерегают своих хозяев, однако они локализуются в таких местах, где встреча с прокормителем наиболее вероятна: обычно они располагаются на высоте до 1 м на концах веточек и листьев кустарников вблизи троп, по которым передвигаются животные. Некоторые виды совершают активные поисковые движения.

Иксодовые клещи переносят возбудителей опасных заболеваний. Среди этих заболеваний наиболее известен и опасен вирусный клещевой весенне-летний энцефалит. Вирусы размножаются в организме клеща и накапливаются, прежде всего, в слюнных и половых железах. При кровососании происходит трансмиссивная передача вирусов хозяину-прокормителю, а при откладке яиц - трансвариальная передача следующему поколению клещей.

Таким образом, личинки, вылупляющиеся из яиц зараженной самки, уже оказываются инфицированными, и на протяжении всего времени развития до половозрелой особи вирусы в организме клеща сохраняются и размножаются. Передача вируса на протяжении всех стадий метаморфоза клеща носит название трансфазной передачи. Это особенно важно тем, что в циркуляцию вируса вовлекается множество животных-прокормителей: от ящериц, мышей, землероек и мелких птиц до волков, оленей, коз и коров, что создает условия для заражения еще большего числа клещей на разных стадиях их развития.

Существует еще три других пути передачи вирусов в биогеоценозах с участием клещей: транспиальный, половой и в результате омовампизма.

Транспиальный (от греч. *ptialon* - слюна) осуществляется при одновременном кормлении на одном хозяине нескольких клещей при условии, что один из них заражен. Если клещи во время кровососания располагаются на коже прокормителя недалеко друг от друга, то вирусы, попадая в его кровь от зараженного клеща, могут оказаться в пищеварительном тракте интактных особей.

Половой путь передачи заключается в том, что в организме клеща вирусы накапливаются в половой системе не только самок, но и самцов. Они в большом количестве обнаруживаются в сперматогониях и в семенной жидкости. При оплодотворении интактной самки зараженным самцом вирусы проникают в овоциты и размножаются там. Самка, зараженная таким образом, производит зараженное потомство уже транс-овариальным путем.

Необычной особенностью биологии иксодовых клещей является так называемый омовампизм - питание голодных самцов на зрелых самках. Таким образом, зараженные самцы способны заражать самок, которые, в свою очередь, могут передавать возбудителя далее разными путями.

Так как клещи не обладают зрением и ориентируются в основном за счет осязания и обоняния, поиски половых партнеров облегчаются концентрацией клещей на определенных растениях. Так, отмечено, что особи обоих полов имеют тенденцию

собираться на хвощах, осоках, поросли граба и липы, а также на определенных видах злаков. Это обусловлено аттрактивным действием на клещей соответствующих видов растений. Считается, что летучие вещества, выделяемые растениями, усиливают действие собственных феромонов клещей, стимулирующих их собираться группами.

Вероятно, обоняние позволяет клещам находить и наиболее подходящих хозяев-прокормителей. Так, известно, что клещи рода *Ixodes* охотнее нападают на мужчин, чем на женщин. Групповое расположение клещей на пастбищах приводит к тому, что обычно на одного прокормителя нападает несколько клещей, как самцы, так и самки, причем самцы нападают чаще, чем самки, и кусают хозяина-прокормителя обычно несколько раз. Это повышает вероятность как трансмиссивного заражения прокормителя, так и транспиальной передачи вирусов незараженным клещам. Впоследствии большее число зараженных самцов имеют больше возможностей передавать вирусы большему числу самок половым путем. Отмечено также, что зараженные клещи активнее стремятся к контакту с прокормителем, чем незараженные.

Все эти факты объясняют то, что природные очаги клещевого энцефалита высокоустойчивы и способны существовать в природе неопределенно долгое время. Широкая распространенность иксодовых клещей в различных климатических зонах и биотопах от лесотундры и тайги до сухих субтропиков привела к расселению вируса клещевого энцефалита по огромному ареалу. Расселение вируса и его адаптация к разным видам переносчиков и огромному числу разных видов природных резервуарных хозяев от землероек и рябчиков до оленей и коз способствовали возникновению его разнообразных штаммов, отличающихся по степени вирулентности. Наиболее тяжелое течение энцефалита со смертельным для человека исходом более чем в 30% случаев и с серьезными необратимыми поражениями центральной нервной системы в виде параличей характерно при заражении дальневосточными штаммами возбудителя. Южноевропейские и восточноевропейские штаммы обладают значительно меньшей вирулентностью, и заболевание протекает либо вообще бессимптомно, либо напоминает банальное острое вирусное респираторное заболевание (ОРВИ). При этом энцефалит часто не диагностируется.

Из домашних животных таежным энцефалитом чаще всего заражаются козы в связи с особенностями их поведения на пастбищах: они предпочитают питаться листьями и ветвями кустарников, при этом чаще, чем коровы, продираются через заросли и используют в лесах малозаметные тропы диких животных. В таких условиях резко повышается возможность их укуса клещами. Кроме того, вместе с ветвями козы проглатывают сидящих на них клещей, поедают они также и клещей, присосавшихся к коже. Сами козы болеют энцефалитом в легкой форме, но вирус энцефалита выделяется ими с молоком. Употребляя такое молоко, может заразиться и человек.

Способ заражения через козье молоко был впервые описан в Юго-Восточной Словакии в 1951 г., когда всего за несколько дней в небольшом городке Рожнява заболело энцефалитом 1660 человек. Все они покупали в магазине коровье молоко, в которое была подмешана порция молока от четырех коз из пригородной деревни. Вирусологические исследования показали, что и коровье молоко может быть заражено вирусом, но козье молоко содержит вирусы в более высокой концентрации и эпидемиологически гораздо опаснее.

Кроме клещевого энцефалита, иксодовые клещи - переносчики и резервуарные хозяева целого ряда возбудителей других заболеваний, среди которых наиболее известен иксодовый клещевой боррелиоз (лаймская болезнь), вызываемый спирохетой *Borrelia burgdorferi*. Заболевание сопровождается поражением центральной нервной системы, сердечно-сосудистой системы и опорно-двигательного аппарата и может приводить к длительной нетрудоспособности и инвалидности.

Естественные хозяева боррелий - многие позвоночные-прокормители клещей: олени, грызуны, птицы и многие домашние животные. Возбудители циркулируют в природе в основном за счет трансмиссивной передачи, хотя известно и трансвариальное заражение следующих поколений клещей, а также трансфазная передача. Описана также передача спирохет в популяциях клещей половым путем в процессе оплодотворения как от самцов к самкам, так и от самок к самцам.

В большинстве очагов заболевания ведущую роль переносчика и резервуара возбудителей играет собачий клещ *I. ricinus*, причем число зараженных клещей в популяциях колеблется в пределах 8-61%. Ежегодно в России фиксируется 10-12 тыс. случаев заражения иксодовым клещевым боррелиозом, причем в областях Западной Сибири и на Дальнем Востоке заболеваемость может достигать до 10-13 случаев на 10 тыс. человек.

Наибольшее значение как переносчики и резервуары возбудителей имеют следующие виды иксодовых клещей (рис. 21.2).

- Таежный клещ *Ixodes persulcatus*. Размеры самца 2,5 мм, самки - до 4 мм. Распространен в таежной зоне Евразии от Дальнего Востока до горных районов Центральной Европы. Живет до 3 лет. Этот вид клещей особенно опасен, так как он наиболее часто нападает на человека.

- Собачий клещ *Ixodes ricinus*. Встречается часто в смешанных, лиственных лесах и кустарниковых зарослях большей части Евразии. От таежного клеща отличается некоторыми деталями строения и более длительным циклом развития - до 7 лет.

- Пастбищный клещ *Dermacentor sp.* Чаще встречается на лугах, пастбищах, в лесостепной зоне и в горных лесах. От клещей рода *Ixodes* отличается более коротким ротовым аппаратом, беловатым эмалевым рисунком на поверхности спинного щитка и фестончатым, а не гладким задним краем тела.

- Клещи рода *Hyalomma* - крупные иксодовые клещи (более 5 мм). Обитают в степной зоне и в горах субтропических районов Южной Европы. Характерная черта строения - очень толстые и длинные ноги. Этот клещ хорошо известен как специфический переносчик вирусов тяжелого инфекционного заболевания - геморрагической лихорадки, проявляющейся в серьезных повреждениях стенки мелких кровеносных сосудов и нефронов почек.



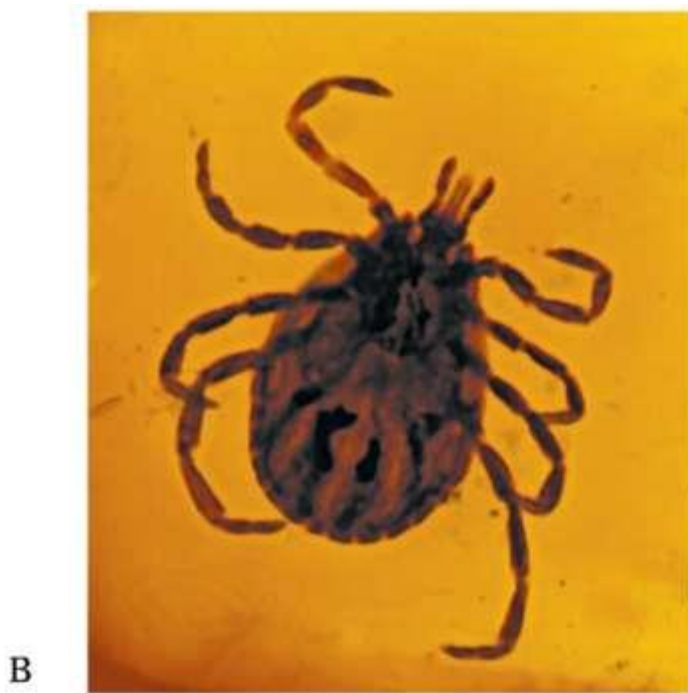


Рис. 21.2. Иксодовые клещи: а - таежный; б - пастбищный; в - хиаломма

Аргазовые клещи отличаются от иксодовых тем, что их ротовой аппарат располагается на вентральной стороне тела и совершенно не выступает вперед. Щитка на спинной стороне тела нет. Вместо него покровы снабжены многочисленными хитиновыми бугорками и бляшками и очень сильно растяжимы. По краю тела со всех сторон проходит широкий рант. Продолжительность жизни более 20 лет. Распространены в странах с теплым или жарким климатом. Часто встречаются в Закавказье и Средней Азии, причем не только в естественных биотопах, но и в антропогенных ландшафтах и даже в хозяйственных постройках и жилищах человека. Наибольшее медицинское значение имеют аргазовые клещи из рода *Ornithodoros*.

В течение жизни эти клещи питаются многократно и каждый раз на новом хозяине. В соответствии с этим самки, в отличие от иксодовых клещей, могут откладывать яйца несколько раз в жизни. Эволюция аргазовых клещей как кровососущих членистоногих привела к возникновению адаптаций к ним спирохет р. *Borrelia*, вызывающих у хозяев-прокормителей различные клещевые спирохетозы. Наибольшее значение из них имеет клещевой возвратный тиф.

Спирохеты размножаются в кишечнике клеща и затем проникают во все внутренние органы, в том числе и в яичники, и передаются следующим поколениям клещей трансовариально. Циркуляция спирохет в очагах осуществляется с участием грызунов, собак и кошек. Домашний скот (коровы, лошади, овцы, верблюды) не участвует в передаче возбудителя, но, привлекая к себе клещей для питания, способствует возникновению популяций с высокой плотностью переносчиков, что и повышает вероятность заражения человека. Попадание спирохет в организм человека происходит не только через хоботок при укусе, но и непосредственно через кожу из экскрементов и других продуктов выделения клещей.

Имеется несколько клинических вариантов клещевого возвратного тифа в зависимости от вида возбудителя, причем разные виды спирохет передаются специфическими переносчиками - разными видами арга-зовых клещей.

Среднеазиатский возвратный тиф вызывает спирохета *Borrelia sogdiana*, ее переносчик - поселковый клещ *Ornithodoros papillipes* (рис. 21.3). Болезнь характеризуется

периодическими лихорадочными приступами и воспалительными явлениями в дыхательной системе, а также поражениями центральной нервной системы. Обычно заболевание заканчивается выздоровлением через 2,5-4 мес. с момента заражения.

Более опасен восточноафриканский клещевой возвратный тиф, сопровождающийся менингитами и параличами.

Надсемейство Гамазовые клещи *Gamasoidea* - очень мелкие клещи, размером от 0,2 до 2,5 мм. Ведут хищнический или эктопаразитический образ жизни. Некоторые виды даже приспособились к эндопаразитизму. Все тело покрыто длинными щетинками. Ноги длинные и очень хорошо развиты. Хелицеры у паразитических видов превращены в колющие стилеты. Ряд клещей этой группы часто образуют большие популяции в городах, обитая на чердаках старинных кирпичных домов и питаясь кровью голубей и воробьев. При этом они часто перемещаются в квартиры верхних этажей и нападают на людей и домашних животных. Множественные укусы паразитических гамазовых клещей вызывают у человека местные поражения кожи - дерматиты (рис. 21.4, а). Ряд клещей этой группы имеют значение и как переносчики возбудителей некоторых вирусных, риккетсиозных и бактериальных заболеваний. Наиболее известны среди них крысиный сыпной тиф, вирус которого передается клещом *Ornithonyssus bacoti*, риккетсиоз Q - кулихорадка, передающаяся куриным клещом *Dermanyssus gallinae*, а также туляремия, в переносе которой участвуют гамазовые клещи, паразитирующие на водяных крысах.



Рис. 21.3. Поселковый клещ

Семейство Краснотелковые клещи *Trombiculidae* также включает ряд видов, имеющих медицинское значение. Для этих видов характерен личиночный паразитизм: половозрелые стадии цикла развития протекают в почве, личинки же - временные эктопаразиты человека и животных, питающиеся тканевой жидкостью, лимфой и погибшими клетками кожи. Большинство из них имеет ярко-красные бархатистые покровы (рис. 21.4, б). Укусы личинок вызывают образование волдырей и сильный зуд.

Массовое нападение личинок на человека наблюдается во второй половине лета, во время полевых работ. При этом проявления дерматита могут быть очень сильными. Это состояние называют осенней эритемой. В результате расчесывания волдырей возможно внесение в кожу бактерий, осложняющих течение болезни.

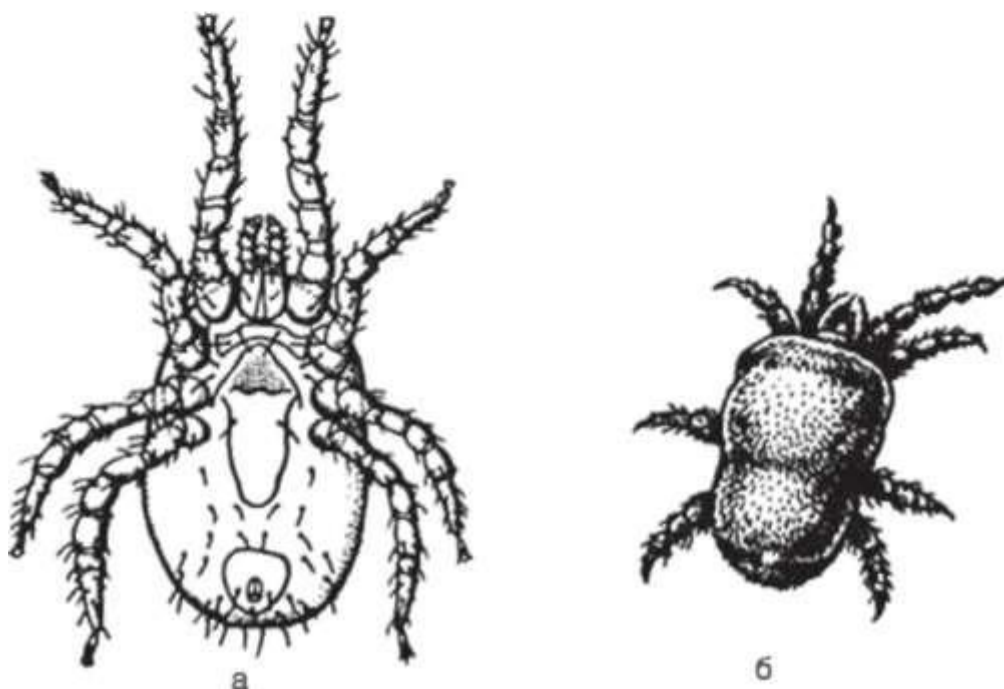
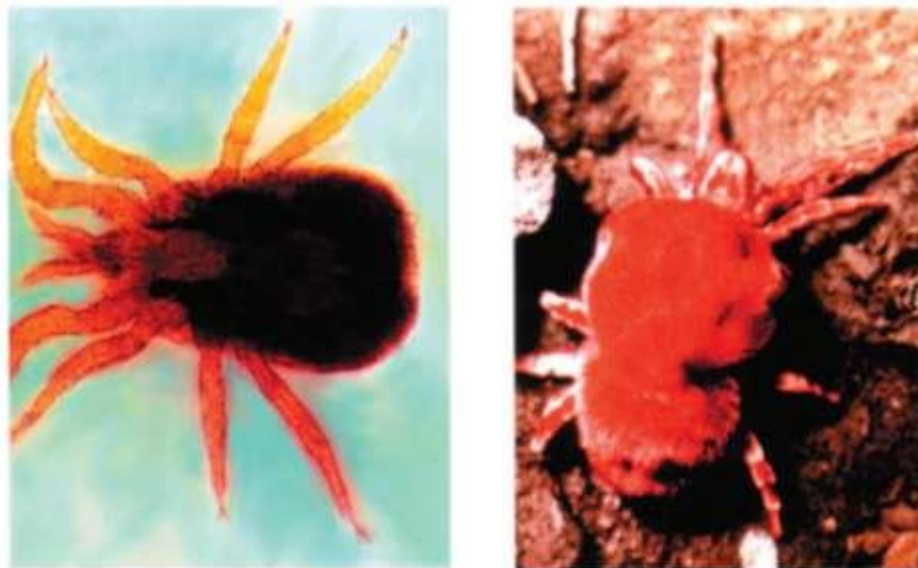


Рис. 21.4. Гамазовый (а) и краснотелковый (б) клещи

Некоторые краснотелковые клещи Дальневосточного региона распространяют тяжелый трансмиссивный риккетсиоз - японскую речную лихорадку, или цуцугамуши. Природный резервуар этого заболевания - дикие грызуны, а также ежи, козы, овцы и лошади.

Борьба с кровососущими клещами - одно из ведущих звеньев в системе противоэпидемиологических мероприятий. Уничтожение паразитических клещей в природе затруднено по экологическим соображениям. Наиболее рациональны методы биологической борьбы, не вредящие в целом биогеоценозам, но позволяющие избирательно уничтожить определенный вид паразита, заменяя его другим, не имеющим медицинского значения. Такие методы в отношении клещей находятся в состоянии

разработки. Один из путей борьбы - использование животных, паразитирующих на клещах и их яйцах, вызывающих их гибель или снижающих жизнеспособность. При работе в местностях, эпидемиологически неблагоприятных по клещевому энцефалиту и геморрагическим лихорадкам, рационально использовать защитные костюмы с пропиткой их репеллентами. В отношении аргазовых и гамазовых клещей, обитающих в хозяйственных постройках, на скотных дворах или в птичниках, возможно применение химических акарицидных препаратов. Большое значение имеет также вакцинация населения, в особенности лиц, отправляющихся в зоны, являющиеся природными очагами соответствующих заболеваний.

#### 21.1.1.2. Клещи - обитатели человеческого жилья

Клещи этой экологической группы - очень мелкие животные, обычно значительно меньше 1 мм. Ротовой аппарат грызущего типа. Способны к активным передвижениям в поисках пищи. Питаются пищевыми запасами - зерном, мукой, копченым мясом и рыбой, сушеными овощами и фруктами, а также эпидермальными чешуйками, слущивающимися с поверхности кожи человека, и спорами плесневых грибов.

Для здоровья человека эти клещи представляют опасность, во-первых, тем, что портят пищевые продукты, делая их несъедобными. Во-вторых, эти клещи могут кусать человека, вызывая тем самым зерновую чесотку, чесотку продавцов бакалейных товаров и другие варианты дерматитов. Кроме того, с продуктами питания эти клещи могут попадать в пищеварительную систему человека, вызывая тошноту, рвоту, понос. Некоторые виды клещей способны переходить к существованию в анаэробных условиях кишечника и даже размножаться там. При попадании с пылью в дыхательные пути и легкие эти клещи вызывают акаридоз дыхательной системы. Наиболее известные виды клещей этой группы - *Tyroglyphus farinae* (мучной клещ), *T. casei* (сырный клещ), а также *Glyciphagus destructor*.

Особый интерес представляют в настоящее время так называемые домашние клещи, обитающие в матрацах, коврах, мягкой мебели и в постельном белье. Наиболее известный домашний клещ - *Dermatophagoides pteronyssinus* (рис. 21.5). Размеры его около 0,1 мм, а в 1 г домашней пыли обнаруживается от 100 до 500 экземпляров клещей этого вида, а также близкого к нему *Euroglyphus mayneri*. Подсчитано, что в матрасе одной двуспальной кровати может одновременно обитать популяция, состоящая из 2 млн особей клещей этих видов.

Оптимальная температура для этих клещей - 24-25 °С при влажности 70%. При более низкой влажности гибнут личинки и взрослые клещи, а нимфы устойчивы к высуханию и перепадам температуры и таким образом обеспечивают выживание видов в сухие, прохладные и жаркие периоды. Плодовитость самок в оптимальных условиях - 25-50 яиц. Развитие от яйца до взрослой стадии длится 25-30 сут. Таким образом, численность популяций клещей после их массовой гибели восстанавливается в благоприятных условиях очень быстро.

Испражнения клещей, фрагменты тела погибших особей и частички хитинового покрова - серьезные аллергены, провоцирующие различные аллергические состояния: бронхиты, бронхиальную астму, дерматозы.

Исследования аллергологов последних лет показали, что аллергические реакции к антигенам этого клеща обнаруживаются у 45-85% страдающих бронхиальной астмой, в то время как у неастматиков аллергия к клещам встречается в 5-30% случаев.



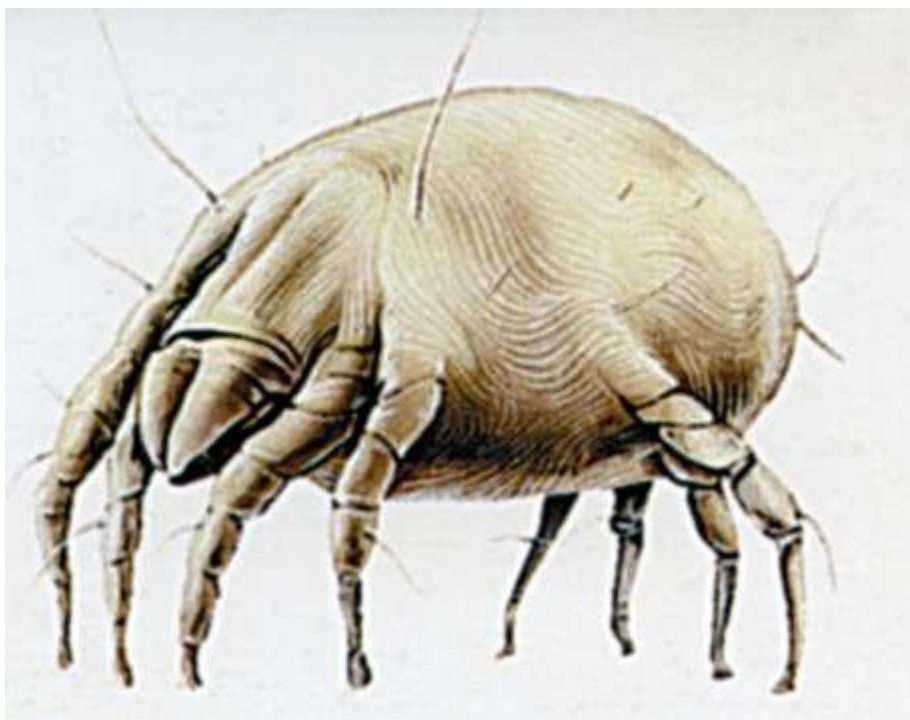


Рис. 21.5. Домашний клещ

В течение нескольких последних лет в Папуа - Новая Гвинея вместе с мягкой мебелью и постельными принадлежностями из Европы были занесены также и домашние клещи. Заболеваемость бронхиальной астмой среди местного населения при этом возросла в 50 раз. Исходя из того, что в настоящее время в развитых странах до 10% детей страдают бронхиальной астмой, причем для большинства из них аллергенами являются компоненты домашней пыли, становится понятным медицинское значение клещей этой экологической группы.

Основные меры борьбы с клещами, обитающими в пищевых продуктах, - понижение влажности и температуры в помещениях, где они хранятся.

Борьба с домовыми клещами состоит в первую очередь в частых влажных уборках помещений, использовании мебели, подушек и матрасов из синтетических материалов, в которых эти животные не могут поселиться.

#### 21.1.1.3. Клещи - постоянные паразиты человека

Эта экологическая группа клещей включает небольшое число видов. Общие их признаки - крайне мелкие размеры тела (0,1-0,4 мм), сильная редукция конечностей, малая подвижность и цикл развития, полностью проходящий на хозяине. Переносчиками возбудителей заболеваний клещи этой группы не являются. Обитая постоянно на человеке и не будучи связанными с окружающей средой, они расселились вслед за человеком повсеместно.

К ним относится чесоточный зудень *Sarcoptes scabiei* - возбудитель чесотки человека (рис. 21.6, а). Близкие виды вызывают чесотку у домашних и диких животных, но строгой специфичностью по отношению к хозяину не обладают. Человека могут поражать чесоточные зудни лошадей, овец, коз, верблюдов, собак и других животных. Они вызывают характерные поражения кожи, но на человеке живут недолго и почти не размножаются.

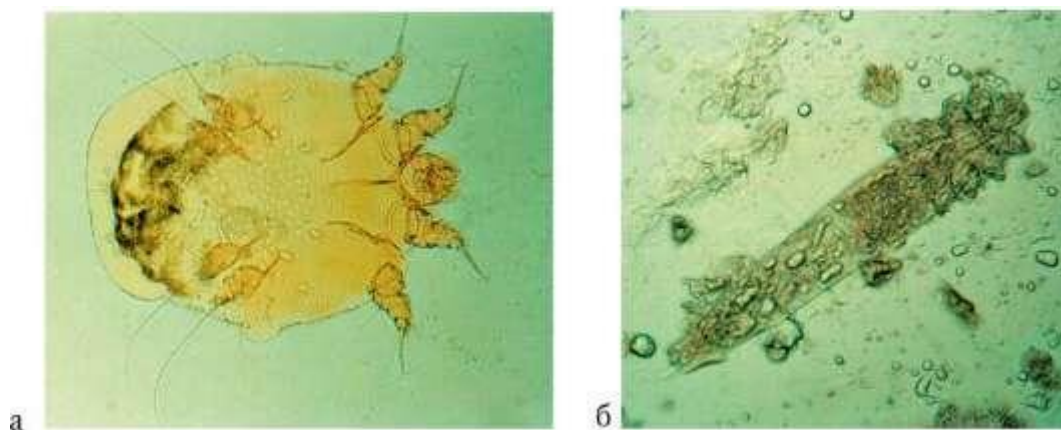


Рис. 21.6. Чесоточный зудень (а) и железница угревая (б)

Самка чесоточного зудня длиной до 0,4 мм. Самец значительно меньше. Все тело покрыто щетинками разной длины, и на конечностях имеются присоски. Ротовой аппарат адаптирован к прогрызанию ходов в толще эпидермиса, где обитает этот паразит. Самка откладывает до 50 яиц за всю жизнь, которая длится около 15 сут. Чесоточные зудни могут поселяться в любом месте кожи, но чаще всего - на нежных ее частях: в межпальцевых промежутках, на сгибах рук, на половых органах. Перемещаясь в толще кожи, клещи раздражают нервные окончания и вызывают нестерпимый зуд, усиливающийся ночью. При расчесывании ходов клещей они переносятся на другие участки кожи или на другого человека. Так происходит расселение клещей по телу хозяина и заражение чесоткой здоровых людей. Заразиться чесоткой можно также и при пользовании одеждой, постельными принадлежностями и личными вещами больного.

Диагностика чесотки проста, так как поражения кожи клещами очень характерны. Они представляют собой прямые или извилистые полосы грязно-белого цвета. На одном из концов хода располагается пузырек, в котором находится клещ. Его можно перенести на предметное стекло в каплю 50% раствора глицерина и рассмотреть под микроскопом.

Для профилактики чесотки необходимо соблюдение правил личной гигиены, выявление и лечение больных и дезинфекция их одежды, белья и полотенец, а также осторожность при общении с животными. Клещ широко распространен вне зависимости от природно-климатических условий. По современным данным, на Земле в настоящее время чесоткой поражено около 200 млн человек. Разрабатывается вакцина против чесотки. Железница угревая *Demodex folliculorum* (рис. 21.6, б) - возбудитель демодекоза. Эти клещи имеют червеобразную форму, длиной не более 0,4 мм. Они обитают в сальных железах и волосяных фолликулах кожи лица, шеи и плеч, располагаясь головным концом вниз, обычно группами по четыре особи. Часто встречаются у совершенно здоровых лиц, не вызывая никаких симптомов. Однако у ослабленных людей, в особенности со склонностью к аллергическим реакциям, железницы могут активно размножаться, вызывая закупорку протоков сальных желез, возникновение угрей розового цвета с гнойным содержимым. Для диагностики демодекоза выдавленное содержимое сальной железы или выдернутую ресницу помещают в каплю бензина на предметное стекло и микроскопируют. Таким образом могут быть обнаружены взрослые формы, нимфы, личинки и яйца паразита.

Расселение угрицы по человеческим популяциям происходит при личном контакте и пользовании общими полотенцами и бельем, причем у 40-60% населения можно обнаружить угрицу, живущую как комменсал. Именно поэтому профилактика демодекоза сводится большей частью к лечению основных заболеваний, ослабляющих организм, а также выявлению и лечению больных с выраженными аллергическими реакциями.

## 21.2. КЛАСС НАСЕКОМЫЕ *INSECTA*

Это самый многочисленный по числу видов класс животных. Общее их число достигает 1 млн. Тело насекомых подразделяют на голову, грудь и брюшко. На голове находятся органы чувств - усики и глаза, сложный ротовой аппарат, строение которого связано со способом питания: грызущий, лижущий, сосущий, колюще-сосущий и т.д. Грудь насекомых состоит из трех сегментов, каждый из которых несет по паре ходильных ног, построенных по-разному, в зависимости от способа передвижения и двигательной активности. Большинство свободноживущих насекомых имеют на груди также две пары крыльев, однако некоторые группы, перешедшие к паразитическому образу жизни, их утратили. Брюшко конечностей не имеет. Органы дыхания насекомых - трахеи (рис. 21.7). Остальные системы органов насекомых соответствуют организации членистоногих. Развитие насекомых происходит с метаморфозом - неполным, когда из яйца вылупляется личинка, превращающаяся во взрослую форму или имаго постепенно, после нескольких линек, и полным, при котором в ходе онтогенеза сменяются стадии яйца, личинки, куколки и имаго.

Среди насекомых, имеющих медицинское значение, выделяют следующие группы:

- синантропные виды, не являющиеся паразитами;
- временные кровососущие эктопаразиты;
- постоянные кровососущие паразиты;
- тканевые и полостные ларвальные (личиночные) паразиты.

### 21.2.1. СИНАНТРОПНЫЕ НАСЕКОМЫЕ, НЕ ЯВЛЯЮЩИЕСЯ ПАРАЗИТАМИ

К этой группе насекомых относят виды, которых привлекает своеобразие экологических условий человеческого жилища: постоянство действия микроклиматических факторов и независимость от сезонных изменений условий в природе, наличие постоянных источников питания и многочисленных убежищ. Поэтому адаптации у этих животных затрагивают в первую очередь поведенческие реакции - изменение инстинкта откладки яиц, предпочтение закрытых помещений и т.д. Эти насекомые связаны с человеком и его предками менее тесно по сравнению с другими группами и относительно недолго - с момента начала использования гоминидами естественных убежищ и строительства примитивных жилищ.

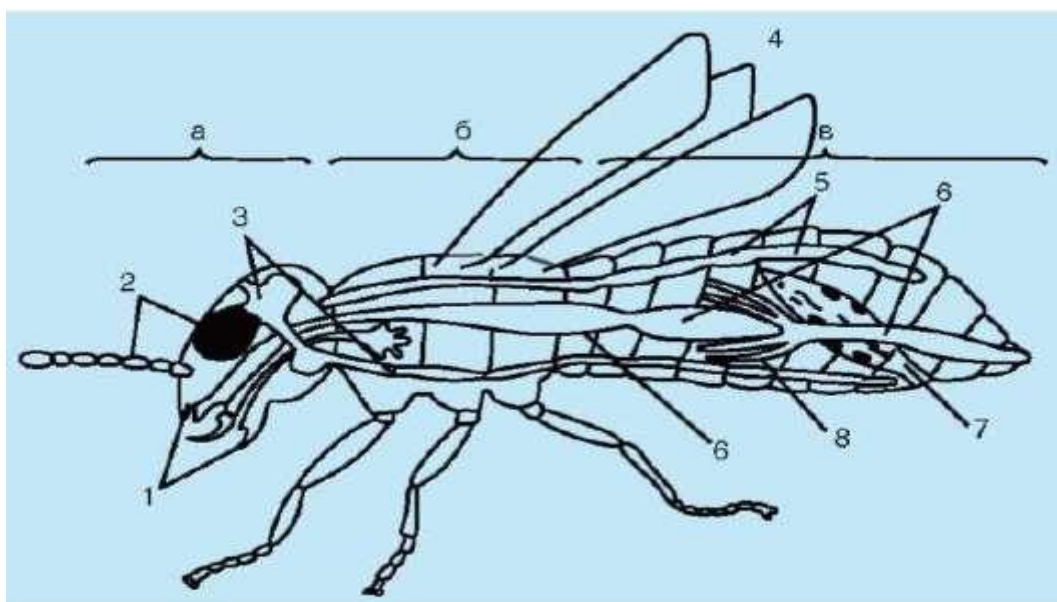


Рис. 21.7. Организация насекомого: а - голова; б - грудь; в - брюшко; 1 - ротовой аппарат; 2 - органы чувств; 3 - нервная система; 4 - крылья; 5 - кровеносная система; 6 - пищеварительная трубка; 7 - половые органы; 8 - маль-пигиевы сосуды

В связи с этим регрессивной морфофизиологической эволюции они не претерпели. Большинство таких насекомых - теплолюбивые виды тропического и субтропического происхождения, относящиеся к разным отрядам и семействам. Медицинское значение из них имеют лишь те, которые используют продукты питания, пищевые отходы или фекалии человека. Большинство из видов насекомых этой экологической группы относятся к механическим переносчикам возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний. Вирусы, бактерии, цисты простейших и яйца гельминтов переносятся ими на лапках, поверхности тела или в пищеварительной системе, не развиваясь и не размножаясь. В организме некоторых видов насекомых развиваются личиночные стадии ряда гельминтов (см. п. 20.1.2.3).

К насекомым этой группы относятся тараканы, а также синантроп-ные мухи, муравьи и жуки. Основные меры борьбы с синантропными насекомыми - благоустройство жилища и поддержание в нем постоянной чистоты, хранение продуктов питания в недоступных для насекомых местах, в закрытой таре.

Тараканы - всеядные насекомые довольно крупных размеров. В тропиках и субтропиках встречаются как в естественной природе, так и в жилище человека. Здесь же наиболее велико их видовое разнообразие. В умеренных широтах распространены только два вида - черный таракан *Blatta orientalis* и рыжий таракан *Blattella germanica* (рис. 21.8).

Оба вида встречаются только в жилищах и хозяйственных постройках человека.

Размеры черного таракана 19-26 мм, цвет черно-бурый. Рыжий таракан значительно мельче - до 11-12 мм, цвет его рыжеватый. Тело тараканов уплощено, на лапках имеются коготки и присоски, благодаря которым эти насекомые проникают в узкие щели и ползают в любом положении. Крылья их недоразвиты, и поэтому летать они почти не могут.

Размножаются тараканы, откладывая коконы, содержащие до 20 яиц. За 20-50 сут завершается эмбриональное развитие, и из оболочки кокона выходят мелкие светлые личинки. До достижения половой зрелости они линяют несколько раз. Питаются тараканы любыми пищевыми продуктами, а также кожей, бумагой, ватой и шерстью.

Кроме общих гигиенических мер борьбы с тараканами используют отравленные приманки с добавлением борной кислоты, патогенных для них бактерий, ловушки с аттрактантами и т.д. В целом интенсивная дезинсекция обычно только снижает численность этих животных, не уничтожая их полностью. Это обеспечивается их слабой чувствительностью к ядохимикатам, наличием в трахеях специальных клапанов, закрывающихся при наличии в воздухе посторонних примесей, большой подвижностью, способностью к длительному голоданию, а также широким генетическим полиморфизмом, сформировавшимся в популяциях этих животных за длительное время контактов с человеком.



Рис. 21.8. Тараканы: а - рыжий; б - черный

Мухи известны как наиболее активные механические переносчики возбудителей заболеваний. Как и у всех двукрылых, у мух одна пара передних крыльев; развитие происходит с полным метаморфозом. Важное медицинское значение имеет комнатная муха *Musca domestica* (рис. 21.9, а). Встречается в жилище человека во всех природных зонах. Размеры тела 6-8 мм, цвет серо-бурый. На груди выделяются четыре темные продольные полосы. Ротовой аппарат сосущего типа. Муха способна питаться не только жидкой, но и твердой пищей, предварительно смачивая ее слюной. Самка откладывает яйца в местах скопления гниющих органических веществ. За 5-10 сут развивается личинка, за 4-7 сут - куколка. Вышедшие из оболочек куколки мух становятся половозрелыми на 56-е сутки. За всю жизнь одна самка откладывает около 600 яиц. По сравнению с тараканами муха более опасна как механический переносчик возбудителей заболеваний, так как она более активно меняет источники питания и места пребывания, а местами массового их выплода являются выгребные ямы, помойки и нечистоты. На поверхности тела мухи и в ее пищеварительном тракте может находиться одновременно до 35 млн разных микроорганизмов.

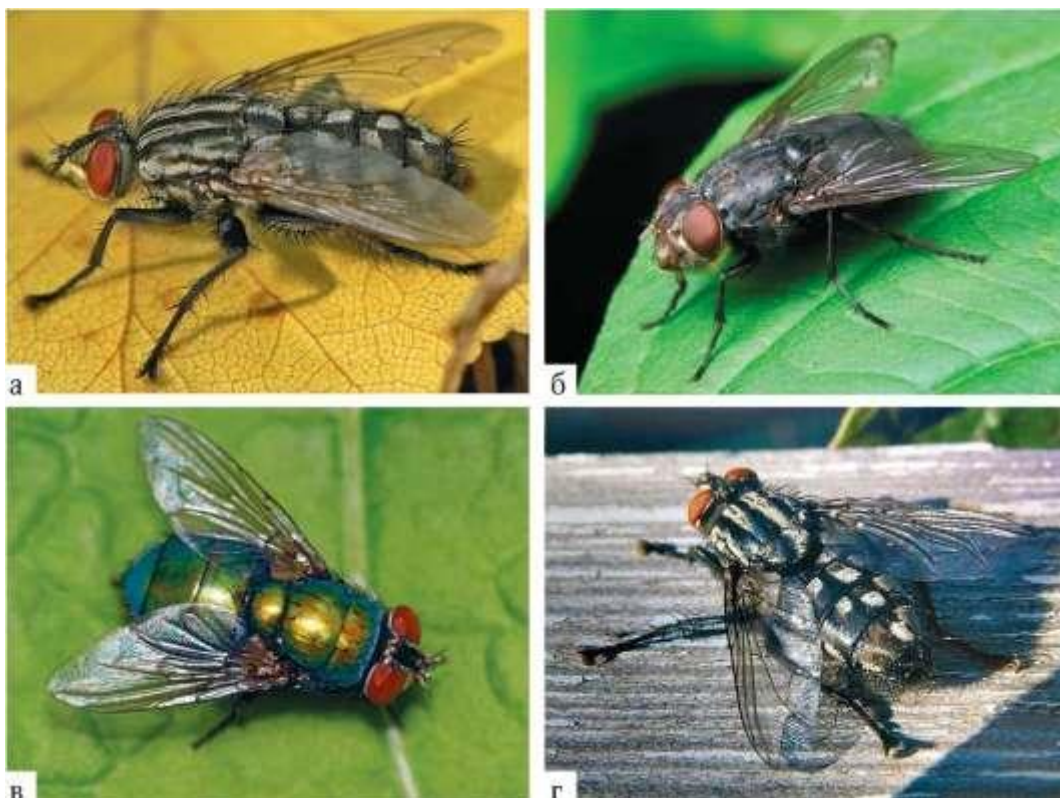


Рис. 21.9. Синантропные мухи: а - комнатная; б - синяя мясная; в - зеленая падальная; г - серая мясная

Кроме комнатной мухи такое же значение имеют синяя и серая мясные, зеленая падальная (рис. 21.9, б-г) и ряд других.

Основная мера борьбы с мухами - благоустройство мусоропроводов и мусоросборников, гигиена жилища.

Синантропные муравьи представлены только одним видом. Это домовый муравей *Monomorium pharaonis*, типичный тропический вид, занесенный в последние десятилетия с продуктами питания в страны умеренных широт. Встречается только в хорошо отапливаемых жилищах человека. Благодаря крошечным размерам (1-1,5 мм) проникает в любые щели и легко переходит по мельчайшим трещинам в кирпичах из квартиры в квартиру, где чаще обнаруживается в кухнях, туалетах и ванных комнатах. Популяции муравьев редко образуют большие скопления и постоянно перемещаются, что осложняет борьбу с ними. Хорошее средство против этих насекомых - пищевые приманки с борной кислотой. Поедание приманок муравьями снижает их жизнеспособность и плодовитость. Для достижения стойкого эффекта необходимо применять приманки в течение нескольких месяцев.

Жуки. В отличие от тараканов, мух и домашних муравьев жуки из рода *Tenebrio* (рис. 21.10) не являются, за редким исключением, переносчиками возбудителей заболеваний. Они обитают в муке и крупе, подвижность их невысока. Представляют интерес в связи с тем, что в них развивается личиночная стадия карликового цепня - цистицеркоид (см. п. 20.1.2.3). Заражение человека гименолепидозом может произойти при проглатывании инвазированного жука или его личинки с непропеченным хлебом или кондитерскими изделиями.



Рис. 21.10. Мучной жук *Tenebrio* sp.

## 21.2.2. НАСЕКОМЫЕ - ВРЕМЕННЫЕ КРОВСОСУЩИЕ ПАРАЗИТЫ

Насекомые этой экологической группы отличаются высокой подвижностью. Они посещают прокормителя только для питания, а остальное время проводят в естественной природной среде или в жилище и хозяйственных постройках человека. Временные кровососущие паразиты питаются многократно, часто на разных хозяевах, хотя и отдают предпочтение определенным видам теплокровных животных. Это облегчает циркуляцию возбудителей трансмиссивных заболеваний между животными разных видов и человеком, поэтому большинство заболеваний этой группы являются природно-очаговыми зоонозными болезнями. Исключение составляет только малярия.

Большинство переносчиков этой группы по отношению к переносимым возбудителям строго специфичны. Это объясняется особенностями их физиологии и морфологии, к которым на протяжении длительной эволюции у паразитов возникают специфические адаптации. Так, например, возбудители онхоцеркоза, которые могут переноситься комарами родов *Culex* и *Anopheles*, не инвазируют комаров р. *Aedes*. Это связано с особенностями пищеварения последнего вида, у которого кровь сразу после питания свертывается и микрофилярии не могут мигрировать из кишечника в полость тела. В полости тела комаров родов *Culex* и *Anopheles* микрофилярии развиваются после свободной миграции из кишечника, кровь в полости которого долгое время не свертывается. Интересно, что при добавлении антикоагулянтов к крови, которой питается комар р. *Aedes*, личинки филярий у него нормально развиваются.

Слюна кровососущих насекомых обладает антикоагулянтными свойствами, вызывает зуд и местное раздражение кожи. У некоторых людей возможны тяжелые аллергические реакции на их укусы.

К временным кровососущим паразитам относят представителей отрядов Блохи *Siphonaptera*, Полужесткокрылые *Hemiptera* и Двукрылые *Diptera*.

Из перечисленных отрядов самыми специализированными паразитами является отряд Блохи, все представители которого ведут паразитический образ жизни. Среди полужесткокрылых и двукрылых абсолютное большинство видов - свободноживущие формы.

Отряд Блохи. Это мелкие насекомые длиной от 1 до 5 мм. Паразитирование блох облегчается сплюснутостью тела с боков, наличием на поверхности его множества щетинок, направленных остриями назад, и колюще-сосущим ротовым аппаратом. Задние конечности удлинены и служат для передвижения прыжками. Признаки дегенерации - рудиментарные глаза и отсутствие крыльев. Развитие блох идет с полным метаморфозом.

Наиболее известны человеческая блоха *Pulex irritans* и крысиная блоха *Xenopsylla cheopis* (рис. 21.11, а, б). Эти блохи предпочитают питаться кровью соответственно человека и крыс, но легко переходят также на другие виды животных. Крысиная блоха живет в норах крыс, а человеческая - в трещинах пола, за плинтусами и обоями. Здесь самки откладывают яйца, из которых развиваются червеобразные личинки, питающиеся разлагающимися органическими веществами, в том числе фекалиями взрослых блох. Через 3-4 нед они окукливаются и превращаются в половозрелых насекомых.

Человека блохи посещают ночью. Укусы их болезненны и вызывают сильный зуд. Но прежде всего блохи являются переносчиками бактерий - возбудителей чумы. Бактерии чумы, попав в желудок блохи, размножаются там настолько интенсивно, что полностью закрывают его просвет. Это состояние называют чумным блоком. Если блоха начинает питаться на здоровом животном или человеке, она, проколов кожу, в первую очередь отрыгивает в ранку бактериальный комочек, благодаря чему в кровь поступает сразу огромное количество возбудителей.

Природным резервуаром чумы являются грызуны - крысы, суслики, сурки и др. Эти животные болеют целым рядом других инфекционных заболеваний: туляремией, крысиным сыпным тифом и т.д. Поэтому блохи известны как переносчики возбудителей и этих природно-очаговых заболеваний. Интересно, что кроме трансмиссивного способа заражения указанными болезнями существуют и другие пути: при контакте с зараженными животными, при питье воды из открытых водоемов и т.п., но при укусе блохой заражение наиболее вероятно, а клиническая картина - наиболее тяжелая.

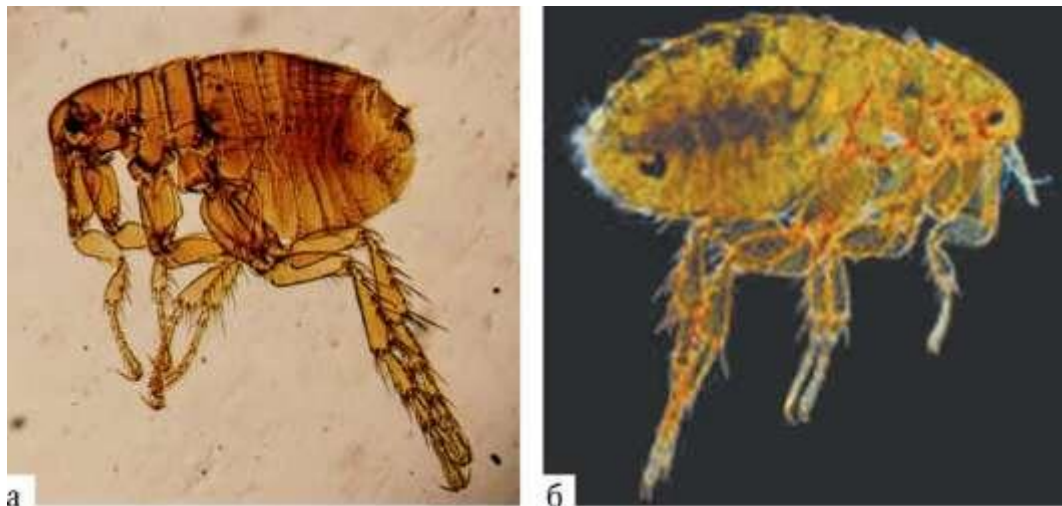


Рис. 21.11. Блохи: а - человеческая; б - крысиная

Борьба с блохами - содержание жилых помещений и хозяйственных построек в чистоте, применение инсектицидов и различных средств борьбы с грызунами. Дают эффект и меры индивидуальной защиты, например репелленты, которыми пропитывают одежду и постельное белье.

Отряд Полужесткокрылые, или Клопы. Характерная особенность клопов - строение крыльев и ротового аппарата. Передние крылья в проксимальной части сильно хитинизированы, а в дистальной - прозрачны. Колюще-сосущий ротовой аппарат образует два канала. Один из них служит для всасывания жидкой пищи, второй - для выведения секрета слюнных желез. Развитие с неполным метаморфозом. Медицинское значение имеют клопы из родов *Cimex*, *Triatoma* и некоторых близких к ним.

Постельный клоп *Cimex lectularius* - наиболее адаптированный к паразитическому образу жизни вид. Тело его сплюснуто в дорсовентральном направлении и покрыто сильно растяжимым хитиновым покровом. Крылья полностью редуцированы. На человека клопы нападают ночью, а день проводят в укрытиях - в мебели, за обоями. Здесь же и размножаются. Способны голодать по нескольку месяцев. Известно, что в организме клопов могут длительно сохранять жизнеспособность возбудители многих трансмиссивных заболеваний: риккетсии сыпного тифа и спирохеты возвратного, возбудители висцерального лейшманиоза и чумы. Тем не менее доказательств роли клопов в переносе этих инфекционных болезней нет. Это связано, вероятно, с тем, что клопы р. *Cimex* никогда не испражняются во время кровососания, а возбудители заболеваний располагаются у них в пищеварительной трубке, а не в слюнных железах и не в хоботке, как у большинства других насекомых-переносчиков.

На человека кроме постельного клопа часто нападают и другие клопы этого рода, паразитирующие обычно на летучих мышах и птицах.

Несомненно, большой интерес представляют южноамериканские поцелуйные клопы из родов *Triatoma*, *Panstrongylus* и др. (рис. 21.12). Это крупные, до 4 см длиной, яркоокрашенные насекомые, ведущие ночной образ жизни. Днем они скрываются в различных убежищах. Являются специфическими переносчиками



возбудителя южноамериканского трипаносомоза, или болезни Чагаса, который вызывает *Trypanosoma cruzi*. Заражению человека способствует легкость перехода клопов этой группы от одного хозяина к другому и такая особенность биологии, как обязательная дефекация сразу после укуса, при которой обеспечивается попадание инвазионной формы трипаносом в кровь через кожу, поврежденную хоботком клопа. Кроме того, клопы этой группы имеют развитые крылья и хорошо летают. Они легко и часто меняют хозяев-прокормителей, среди которых природным резервуаром трипаносом являются около двухсот видов как диких, так и домашних животных - млекопитающих и даже птиц.

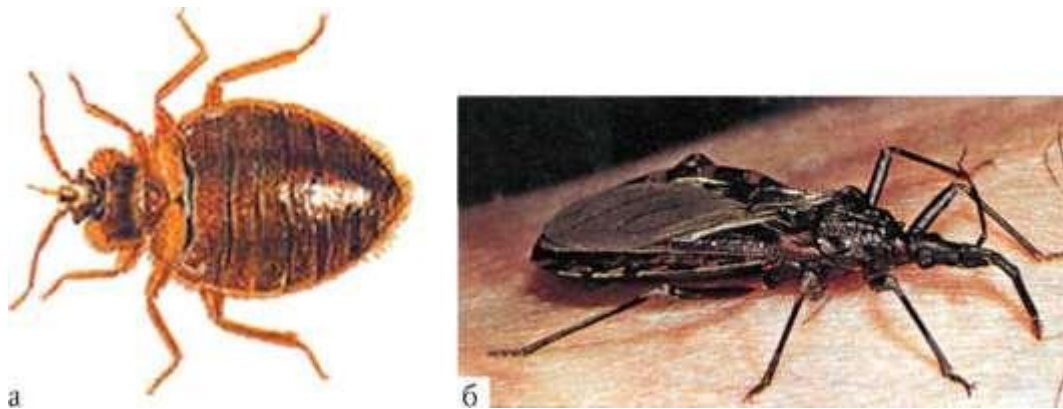


Рис. 21.12. Паразитические клопы: а - постельный; б - поцелуйный

Борьба с клопами сводится к улучшению жилищно-бытовых условий, к поддержанию чистоты и обработке стен, мебели и других поверхностей контактными ядами длительного действия (хлорофос, метафос и др.).

Отряд Двукрылые. У представителей этого отряда пара крыльев, ротовые аппараты их имеют форму хоботка, предназначенного для высасывания жидкой пищи из растительных или животных тканей либо для слизывания ее с поверхности. Развитие с полным метаморфозом. Наибольшее значение представители этого отряда имеют как временные кровососущие паразиты и переносчики возбудителей трансмиссивных заболеваний. Массовые виды этого отряда, размножаясь в летний период в тундре и тайге в огромном количестве, делают жизнь человека почти невыносимой. Разные виды кровососущих двукрылых объединяются общим понятием гнус. Самцы большинства кровососущих двукрылых питаются соками растений, а самки - преимущественно или исключительно кровью животных, в том числе человека. В большинстве случаев откладка яиц самками наступает только после кровососания.

Комары (сем. *Culicidae*). Имеют тонкое стройное тело, длинные ноги и небольшую головку с ротовым аппаратом в виде длинного хоботка. Распространены повсеместно. Они сохраняют в организме и обладают способностью передавать животным и человеку возбудителей более 50 вирусных, бактериальных и паразитарных заболеваний. После оплодотворения самки активно ищут хозяина-прокормителя и способны обнаруживать его на расстоянии до 3 км с помощью обоняния, а затем и зрения. Больных с высокой температурой комары кусают более охотно.

Слабое локальное освещение в вечерние и предутренние часы стимулирует двигательную активность комаров и поиск ими хозяев. В связи с этим комары в темное время суток часто влетают в освещенные окна и двери жилых и хозяйственных построек. В дневные часы суток при высокой температуре и низкой влажности воздуха комары обычно находятся в укрытиях и не питаются. Указанные особенности поведения комаров отражаются на адаптациях к паразитизму возбудителей заболеваний, передающихся комарами: при большинстве заболеваний этой группы у больных повышается температура в вечерние и ночные часы суток, в это же время в крови обнаруживается максимальная концентрация инвазионных для комаров стадий возбудителей.

Комары откладывают яйца в воду или на влажную почву около воды. Личинки и куколки ведут водный образ жизни, а дышат атмосферным воздухом с помощью трахей. Личинки питаются взвешенными в воде мельчайшими органическими частичками. Наиболее известны комары из родов *Culex* и *Aedes* (немалярийные комары) - переносчики возбудителей японского энцефалита, сибирской язвы, желтой лихорадки, и филяриатозов, а также *Anopheles* (малярийные комары) - специфические переносчики малярийного плазмодия. Видов малярийных комаров р. *Anopheles* насчитывается очень много, хотя морфологические отличия их несущественны, а часто вообще отсутствуют. В ряде случаев отличия касаются только специфики расположения хромосом в интерфазных ядрах соматических клеток и особенностями их прикрепления к разным участкам ядерной оболочки в интерфазных клетках. Доказано, что восприимчивость комаров к заражению возбудителями малярии определяется генотипически и наследуется моногенно. Малярийные и немалярийные комары легко отличаются друг от друга на всех стадиях их жизненного цикла (рис. 21.13).

Яйца малярийных комаров р. *Anopheles* располагаются на поверхности воды поодиночке, и каждое снабжено двумя воздушными поплавками. Личинки их плавают в горизонтальном положении под поверхностью воды, а на предпоследнем членике имеют пару дыхательных отверстий. Куколки по форме напоминают запятые, находятся, как и личинки, под водной поверхностью и дышат кислородом воздуха через дыхательные рожки, имеющие форму широких воронок. Взрослые малярийные комары, сидя на предметах, располагаются под углом к их поверхности головкой книзу. Находящиеся по обе стороны от хоботка нижнечелюстные щупики равны ему по длине либо немного короче.

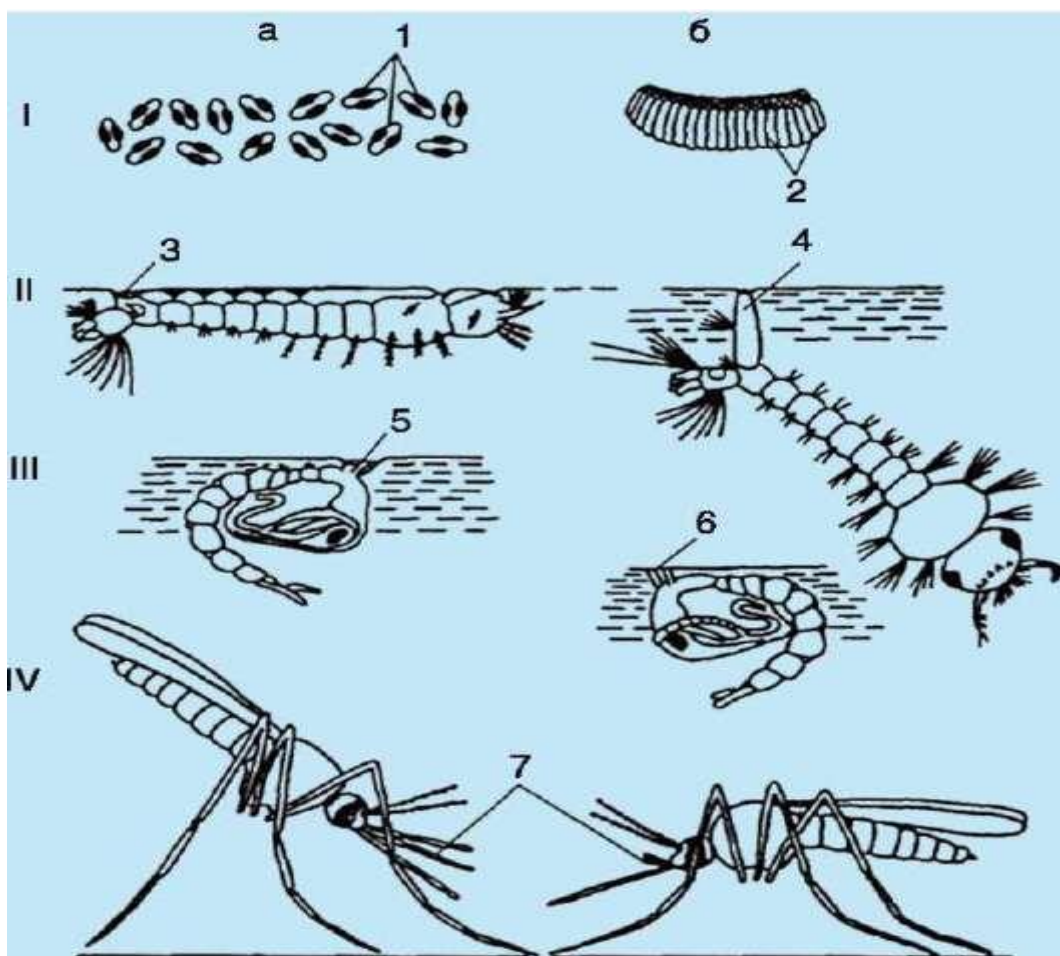


Рис. 21.13. Комары на разных стадиях жизненного цикла: а - *Anopheles* sp.; б - *Culex* sp.; I - яйца; II - личинки; III - куколки; IV - имаго; 1 - воздушные поплавки; 2 - плотик из

яиц; 3 - дыхательные отверстия; 4 - дыхательный сифон; 5 - воронкообразные дыхательные рожки; 6 - цилиндрические дыхательные рожки; 7 - нижнечелюстные щупики

Немалярийные комары родов *Culex* и *Aedes* откладывают яйца, слипающиеся группами в небольшие плотки серо-стального цвета. Личинки располагаются под поверхностью воды под углом к ней и имеют на предпоследнем членике длинный дыхательный сифон. Дыхательные рожки куколок имеют форму тонких цилиндрических трубочек, а нижнечелюстные щупики взрослых комаров коротки и достигают не более трети длины хоботка. Тело немалярийные комары держат параллельно поверхности, на которой сидят.

Борьба с комарами наиболее результативна, если ведется в отношении водных стадий жизненного цикла - личинок и куколок. Применяются мелиоративные методы - засыпка канав и карьеров со стоячей водой. Возможна обработка ядохимикатами отдельных водоемов с большой концентрацией личинок и куколок, а также мест массовых скоплений половозрелых стадий комаров в дневное время суток (сарай, скотные дворы). Эффективны биологические меры борьбы в сочетании с гидромелиоративными, проводящимися в соответствии с государственными антималярийными программами. Так, в Западном Закавказье удалось быстро снизить численность комаров и заболеваемость населения малярией за счет мелиорации и разведения рыб - гамбузий, питающихся преимущественно личинками двукрылых. Один из важнейших факторов регуляции численности комаров в природе - мелкие пауки-скакунчики р. *Evacha*, питающиеся человеческой кровью и убивающие для этого насосавшихся самок комаров. Они безошибочно определяют среди огромного количества насекомых комариных самок с наполненным кровью брюшком и нападают на них. Один паук убивает последовательно до двадцати комаров. Из многообразных видов комаров пауки выбирают самок комаров именно рода *Anopheles*. Учитывая, что в зонах широкого распространения малярии многие самки комаров могут быть зараженными, уничтожение их ведет не только к снижению числа потенциальных переносчиков, но и к элиминации малярийных плазмодиев на стадиях их активного полового размножения и расселения. Искусственное поддержание высокой численности пауков этой группы в зонах широкого распространения малярии может быть эффективным экологическим методом контроля заболеваемости людей.

Эффективная мера, направленная на снижение численности комаров, - выпуск в природу большого числа искусственно стерилизованных самцов, которые, активно спариваясь с самками, эффективно конкурируют с нормальными самцами, но, в отличие от них, не способны к оплодотворению. Самки же, бывшие в контакте со стерилизованными самцами, нормальными самцами оплодотворяться не могут. Этот метод профилактики малярии позволяет во много раз снизить размеры популяций комаров-переносчиков только определенных видов, не нарушая общего экологического баланса в биогеоценозах.

В последние годы серьезно изучаются методы генетических технологий для регуляции численности комаров. Гены *HEG* (от английского *Homing endonuclease genes*), расположенные в одной хромосоме, используя механизмы репарации ДНК, способны копироваться в гомологичной хромосоме. Если это происходит в первичных половых клетках, то все ее потомки - яйцеклетки и сперматозоиды - получают мутантный ген. Таким образом эти гены способны очень быстро распространяться в популяциях комаров. Гены *HEG* могут встраиваться в жизненно важные гены генома хозяина, нарушая их функции. Носители одной копии гена могут спариваться с обычными комарами, но следующее поколение комаров за счет копирования *HEG* в гомологичных хромосомах оказывается бесплодным. Со временем число носителей аномальных аллелей становится значительным, и резко возрастает вероятность скрещивания двух носителей аномального аллеля. Потомство при этом не образуется. По расчетам, *HEG*, появившийся

всего у 1% особей популяции, может привести к тому, что в течение 12 поколений погибнут 4/5 потомков популяции. Один аномальный ген, внедрившийся в 99,9% яйцеклеток и сперматозоидов, может быстро привести к полному исчезновению популяции переносчиков. Все же более правильный путь борьбы с малярией - не полное уничтожение комаров, а их генетическая модификация, позволяющая получить и распространить такие их линии, которые были бы не способны служить хозяевами малярийных плазмодиев. В настоящее время в США и Германии уже получены генетические линии *Anopheles*, у которых способность заражать малярией подопытных животных снижена на 80%.

Одновременно в США разрабатывается метод создания комаров, не способных производить женское потомство. Самок таких комаров получают только в специальных лабораторных условиях, после чего выпускают в природу. Этот метод дает возможность резко снизить плотность популяций переносчиков в естественных экосистемах.

Для индивидуальной защиты от комаров применяют репелленты и механические средства: марлевые пологи, сетки и т.д.

Москиты (сем. *Phlebotomidae*). Более мелкие насекомые длиной 1,53,5 мм, имеющие короткий хоботок, сильно выступающий в виде горбика грудной отдел тела и обильное опушение тела и крыльев мелкими щетинками (рис. 21.14, а).

Москиты встречаются в тропических и субтропических зонах на всех континентах. Они известны как переносчики разных видов лейш-маний, вирусов лихорадки паппатачи и возбудителей ряда других трансмиссивных заболеваний. Вирус лихорадки паппатачи передается в поколениях инвазированных москитов трансвариально. Москиты не способны к длительным перелетам, поэтому природные очаги заболеваний, вызываемых перечисленными паразитами, обычно небольшие.





Рис. 21.14. Мелкие кровососущие двукрылые: а - комар; б - мошка; в - мокрец

В слюнных железах комаров содержится самый мощный из известных антикоагулянтов - моксадилан, поэтому кровь из ранки, нанесенной ротовым аппаратом комара, вытекает очень быстро. Именно поэтому комары контактируют с прокормителем очень недолго, успевая при этом насытиться.

Яйца комаров откладывают в норы грызунов и другие затененные места с большим количеством органического вещества и высокой влажностью. Личинки развиваются около 2 мес, а затем окукливаются. Половозрелые стадии появляются через 10-12 сут.

Борьба с комарами должна вестись комплексно и быть направленной на уничтожение природных очагов лейшманиозов и других трансмиссивных заболеваний: это уничтожение грызунов и мест выплода комаров, обработка инсектицидами поверхностей в хозяйственных постройках и жилищах. Эффективны также индивидуальные средства защиты от укусов.

Мошки (сем. *Simuliidae*). Мелкие кровососущие насекомые длиной 2-6 мм. Ротовой аппарат короткий и очень мощный, предназначен для прокалывания кожи и слизывания крови. Крылья прозрачны, без пятен, конечности короткие и толстые (рис. 21.14, б). Распространены повсеместно, но особую опасность представляют в Африке и тропической Америке, где переносят возбудителей онхоцеркоза. Интересно, что мошки кусают человека и животных преимущественно в бедра и боковые поверхности туловища. Именно в этих областях скапливаются микрофилярии онхоцерков, что значительно увеличивает вероятность их передачи.

Мошки во множестве встречаются поблизости от ручьев и рек с быстрым течением, чистой и прохладной водой. На дне таких водоемов самки откладывают яйца, из которых выходят личинки, ведущие прикрепленный и малоподвижный образ жизни. Через 2-3 нед формируется куколка, и еще через 1 нед из ее оболочки выходят взрослые мошки. Развитие их идет синхронно, и огромное количество мошек на больших территориях появляются одновременно.

Один из наиболее экологически чистых методов борьбы с мошками - механическая очистка зон особенно быстрого течения рек и ручьев, где на дне и лежащих предметах скапливаются личинки мошек. При этом они отрываются от места прикрепления, и их уносит течением. Многие из них при этом гибнут или поедаются различными хищниками. В редких случаях в очагах онхоцеркоза при высокой концентрации личинок мошек на небольших площадях допустимо применение инсектицидов.

Мокрецы (сем. *Ceratopogonidae*). Самые мелкие из кровососущих двукрылых. Их размеры от 1 до 4 мм. Большинство видов имеют пятнистые крылья, длинные многочленистые усики и колюще-сосущий хоботок (рис. 21.14, в). Обитают повсеместно; так же, как и мошки, в тропиках переносят возбудителей некоторых филяриатозов.

Размножаются мокрецы в небольших стоячих водоемах или во влажной почве. Развитие от яйца до имагинальной стадии продолжается около 1 мес. На человека нападают преимущественно при высокой влажности воздуха или во время дождя. Против мокрецов наиболее эффективны индивидуальные средства защиты.

Слепни (сем. *Tabanidae*) - самые крупные кровососущие двукрылые, до 30 мм длиной. Общим видом напоминают крупных мух. Ротовой аппарат сочетает в себе черты колюще-сосущего и лижущего.

Все тело слепней покрыто тонкими щетинками (рис. 21.15, а, б). Распространены повсеместно. В северных широтах являются переносчиками бактерий - возбудителей сибирской язвы и туляремии, а в тропиках - и филярий - возбудителей лоаоза. Американские слепни кусают человека и животных преимущественно в голову, где располагаются микрофилярии. Слепни - теплолюбивые и светоллюбивые насекомые. Они активны в жаркие дневные часы на севере только летом, а в тропиках - в любом сезоне. На человека нападают обычно около воды.

Яйца самки слепней откладывают на околводных растениях. Личинки развиваются во влажном иле около уреза воды и ведут хищнический образ жизни. Цикл развития в среднем продолжается около 1 года.



Рис. 21.15. Крупные кровососущие двукрылые: а - слепень *Tabanus sp.*; б - слепень *Chrysophthalmus sp.*; в - муха осенняя жигалка

Против укусов слепней эффективны средства индивидуальной защиты.

В последние годы с целью регуляции численности комаров, мошек, мокрецов и слепней - переносчиков возбудителей инфекционных и паразитарных заболеваний, циклы развития которых связаны с водной средой, стал применяться новый экологически чистый метод. В водоемы, где происходит массовое развитие личиночных форм перечисленных насекомых, вводят культуру бактерий *Bacillus thuringiensis israeliensis*, выделяющих токсин, избирательно приводящий их к гибели. Таким образом удастся уменьшить размеры популяций переносчиков на 80-90% и резко снизить вероятность распространения соответствующих трансмиссивных заболеваний.

Настоящие мухи (сем. *Muscidae*). Насчитывают несколько кровососущих видов. Интерес представляют осенняя жигалка и мухи це-це.

Осенняя жигалка *Stomoxys calcitrans* - муха средних размеров серого цвета со сверлящим хоботком (рис. 21.15, в). Кровью питаются как самцы, так и самки. Личинки

развиваются в навозе. В умеренных широтах массовая активность мух наблюдается в конце лета и начале осени, а в тропиках - круглый год. Держится обычно около животноводческих комплексов, активно нападает и на животных, и на человека. Механический переносчик возбудителей туляремии и сибирской язвы.

Для борьбы с массовым выплодом жигалок необходимо гигиеническое содержание домашних животных, а предохранение от укусов достигается индивидуальными средствами защиты.

Мухи цеце р. *Glossina* широко распространены в экваториальной Африке. Это довольно крупные мухи длиной до 13,5 мм. Ротовой аппарат сходен с хоботком осенней жигалки. Самки живородящи, рожают периодически по одной личинке, которая сразу окукливается, углубляясь в почву. Через 3 нед появляется имаго. Размножение происходит в тени деревьев и кустов на берегах водоемов. Несколько близких видов мух цеце отличаются друг от друга особенностями окраски, а главное - биологии: одни виды поселяются преимущественно около жилищ человека и питаются в основном его кровью и кровью домашних животных. Другие - обитают в естественной природе (в саваннах и лесах), предпочитая питаться кровью крупных диких копытных, а человека кусают случайно. Все виды - специфические переносчики возбудителя африканского трипаносомоза (см. п. 19.3.2). Основная мера борьбы - индивидуальная защита от укусов.

### 21.2.3. НАСЕКОМЫЕ - ПОСТОЯННЫЕ КРОВСОСУЩИЕ ПАРАЗИТЫ

К постоянным кровососущим паразитам человека из класса насекомых относятся только вши. Человек для них - единственный хозяин, поэтому и трансмиссивные заболевания, возбудителей которых переносят вши, являются типичными антропонозами.

Вши характеризуются выраженными адаптациями к эктопаразитизму: размеры их невелики, конечности снабжены аппаратом фиксации к коже, волосам и одежде, ротовой аппарат колюще-сосущего типа, цикл развития упрощен (развитие с неполным метаморфозом), все стадии жизненного цикла обитают и питаются на хозяине. Постоянство паразитизма этих организмов сопровождается признаками их общей дегенерации: вши в отличие от большинства насекомых имеют не фасеточные глаза, а простые, конечности не обеспечивают быстрого передвижения, полностью редуцированы крылья.

У человека паразитируют два вида вшей: человеческая, *Pediculus humanus* илобковая, *Phthirus pubis*. Первый вид - человеческая вошь - представлен двумя подвидами: *P. h. capitis* - головная и *P. h. humanus* - платяная вошь (рис. 21.16).

Кроме человека, головная вошь может поселяться на коже головы африканских человекообразных обезьян - шимпанзе и гориллы, что указывает на древность экологических связей с высшими узконосыми обезьянами. У других животных человеческие вши либо не пьют кровь, либо, будучи голодными, пьют, но вскоре погибают.

В то же время центральноамериканские популяции головных вшей способны переходить от человека к капуцинам - низшим широконосим обезьянам, которых местное население традиционно держит в неволе. У диких капуцинов вши не встречаются. Это свидетельствует о вторичности адаптаций паразитов к обезьянам Америки, связанной с миграционным процессом, происходившим в человеческих популяциях, а также о широкой экологической пластичности и возможных эволюционных перспективах данного подвида паразитов.

Именно с возникновением человека современного физического типа и его широким расселением по территории с умеренным и холодным климатом вслед за ним стали

распространяться и вши. Ношение одежды из шкур и позже из тканей в новых зонах обитания человека создало новые возможности расселения этих паразитов еще и по телу хозяина. В результате появления адаптации к обитанию на одежде возник новый подви́д - вошь платяная, которая отличается от головной рядом морфофизиологических признаков, но свободно скрещивается с ней и дает плодовитое потомство. В соответствии с климатическими особенностями исходного ареала обитания платяная вошь встречается только в странах с холодным и умеренным климатом, а в тропиках лишь в условиях высокогорья. Лобковая вошь встречается реже, чем человеческая, но распространена повсеместно. Обитает на лобке, в подмышечных впадинах, иногда на бровях и ресницах. Паразитирование на человеке головной и платяной вшей называется педикулезом. Зараженность лобковыми вшами носит название фтириоза.

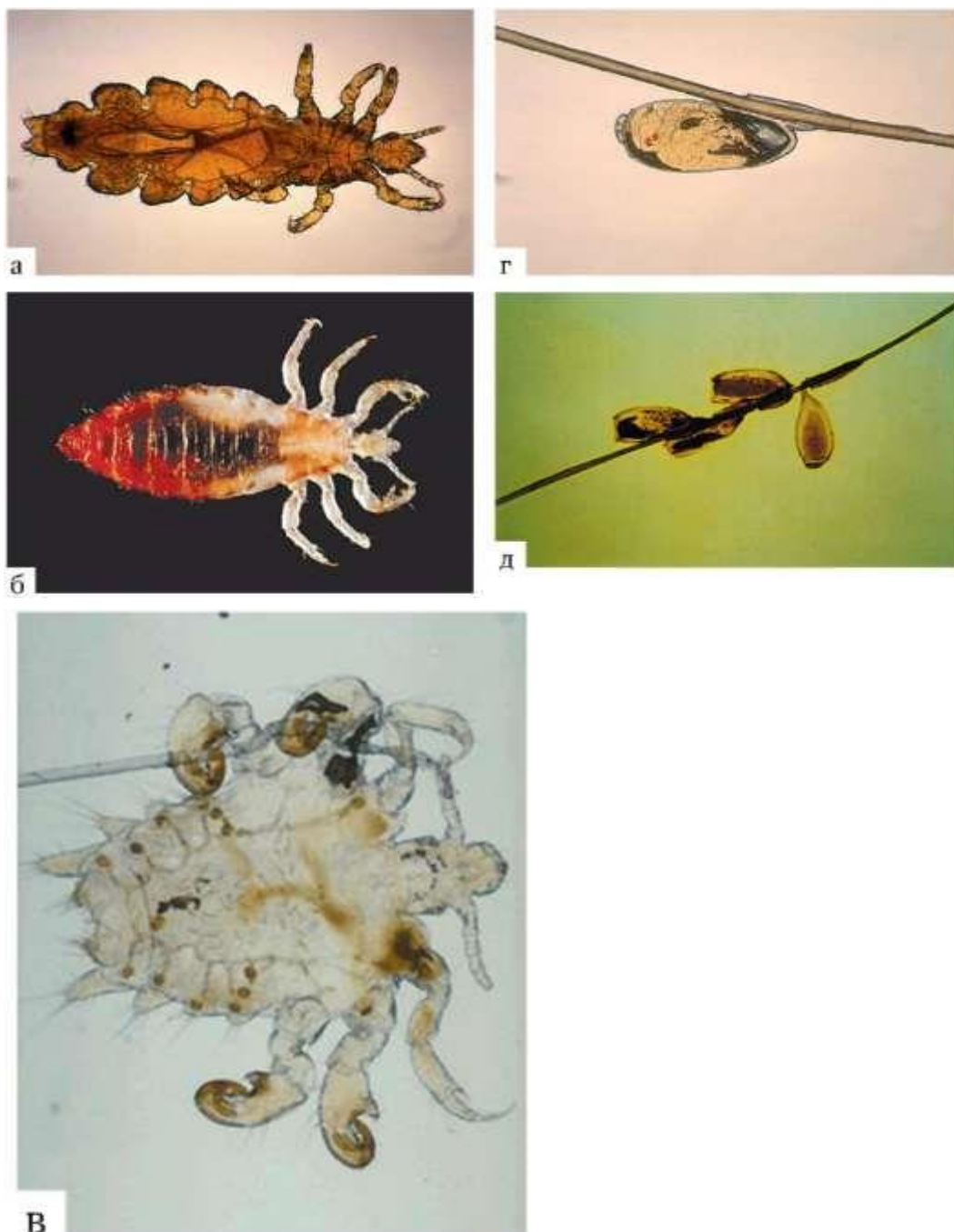


Рис. 21.16. Вши: а - головная (самка); б - платяная напившаяся вошь (самец); в - лобковая вошь; г, д - гниды вшей



Кроме разных мест обитания на человеке вши отличаются друг от друга морфологическими и физиологическими признаками и особенностями жизненного цикла. Самая крупная вошь - платяная. Ее размеры - до 4,7 мм. Головная достигает длины 3 мм, а лобковая - не более 1,5 мм. Платяная и головная вши имеют четко отграниченные друг от друга головку, грудь и брюшко, а у лобковой грудь и брюшко слиты. Платяная вошь живет около 50, головная - около 40, а лобковая - до 30 сут. Головная и платяная вши питаются кровью по 2-3 раза в сутки, а лобковая - почти постоянно малыми порциями. Самка платяной и головной вшей откладывает до 300 яиц за всю жизнь, лобковой - до 50. Яйца приклеиваются к волосам или нитям одежды и называются гнидами. Они очень устойчивы.

Слюна вшей обладает токсическими свойствами. Она вызывает ощущение жжения и зуда. У некоторых людей на укусы этих насекомых могут развиваться аллергические реакции. На месте укусов остаются поверхностные кровоизлияния. Ссадины на местах расчесывания инфицируются и загниваются. Волосы на голове при этом склеиваются, и образуется трудноизлечимое болезненное состояние - колтун.

Лобковая вошь приносит вред только как паразит, а головная и платяная - еще и как специфические переносчики спирохет *Borrelia recurrens* - возбудителей возвратного тифа, риккетсий *Rickettsia prowazeki* - возбудителей эпидемического сыпного тифа, *R. wolhynica* - возбудителей волынской лихорадки.

Спирохеты размножаются и развиваются в полости тела вшей, поэтому заражение происходит при раздавливании паразитов и попадании их гемолимфы в ранку от укуса или в расчесы.

Риккетсии размножаются в стенке кишечника вшей и выделяются оттуда с фекалиями. Заражение человека происходит при попадании фекалий вшей с риккетсиями в кожные ранки или на слизистые оболочки глаз и дыхательных путей. В связи с тем, что риккетсии охраняют жизнеспособность в сухом виде в течение нескольких месяцев, возможно заражение человека ими без укуса вшами, например при контакте с одеждой больных, в складках которой сохранились сухие фекалии или мертвые насекомые.

Профилактика описанных инфекционных заболеваний - это, в первую очередь, борьба с педикулезом. Основная мера профилактики педикулеза - соблюдение правил личной гигиены, особенно в местах массового скопления людей. Из химических средств уничтожения вшей используют мази и шампуни, содержащие инсектициды, а также лекарственные препараты, применяемые внутрь и действующие через кровь, которой питаются эти паразиты. Наиболее эффективны короткая стрижка для уничтожения гнид и обработка белья в дезинфекционных камерах.

#### 21.2.4. НАСЕКОМЫЕ - ТКАНЕВЫЕ И ПОЛОСТНЫЕ ЭНДОПАРАЗИТЫ

В связи с высоким уровнем организации насекомых эндопаразитический образ жизни для них нехарактерен. Однако личинки ряда видов из отряда Двукрылые развиваются в трупах, гниющих остатках органического вещества, в почве. Некоторые из них приобрели адаптации к паразитическому образу жизни, поселяясь как в полостных органах, так и в тканях внутренней среды.

Личинки этой группы двукрылых способны к анаэробной диссимиляции и к передвижению внутри организма хозяина. Окукливание происходит во внешней среде, а взрослые формы ведут свободный образ жизни и мало отличаются от большей части других двукрылых.

Заболевания, вызываемые личинками двукрылых, называют миа-зами.

Вольфартова муха *Wohlfahrtia magnifica* (рис. 21.17, а) обитает в южных районах Европы, на Ближнем Востоке, в Средней Азии. Взрослые формы питаются нектаром цветов. Они рожают одновременно 150-190 живых личинок в кожные ранки и на неповрежденные слизистые оболочки крупных млекопитающих и человека. Личинки активно проникают в ткани хозяина, питаясь ими и производя серьезные повреждения. Через несколько суток личинки покидают хозяина и окукливаются в почве.

Более совершенные приспособления к заражению хозяина имеются у другой мухи - *Dermatobia hominis*, обитающей в тропической зоне Америки. Самки этого вида откладывают яйца на поверхность тела самок комаров и мух-жигалок. При нападении этих кровососущих насекомых на человека или домашних животных под действием повышенной температуры тела хозяина из яиц мух вылупляются личинки и проникают в ткани через неповрежденную кожу. Дальнейшее развитие происходит так же, как и у вольфартовой мухи.

Личинки некоторых других мух - комнатной, падальной и серой мясной - иногда также могут попадать в ткани, окружающие раны и царапины, вызывая тканевые миазы. Они же, попадая в пищеварительную систему с испорченной пищей и загрязненной водой, могут вызывать доброкачественные неспецифические кишечные миазы, заканчивающиеся самоизлечением.

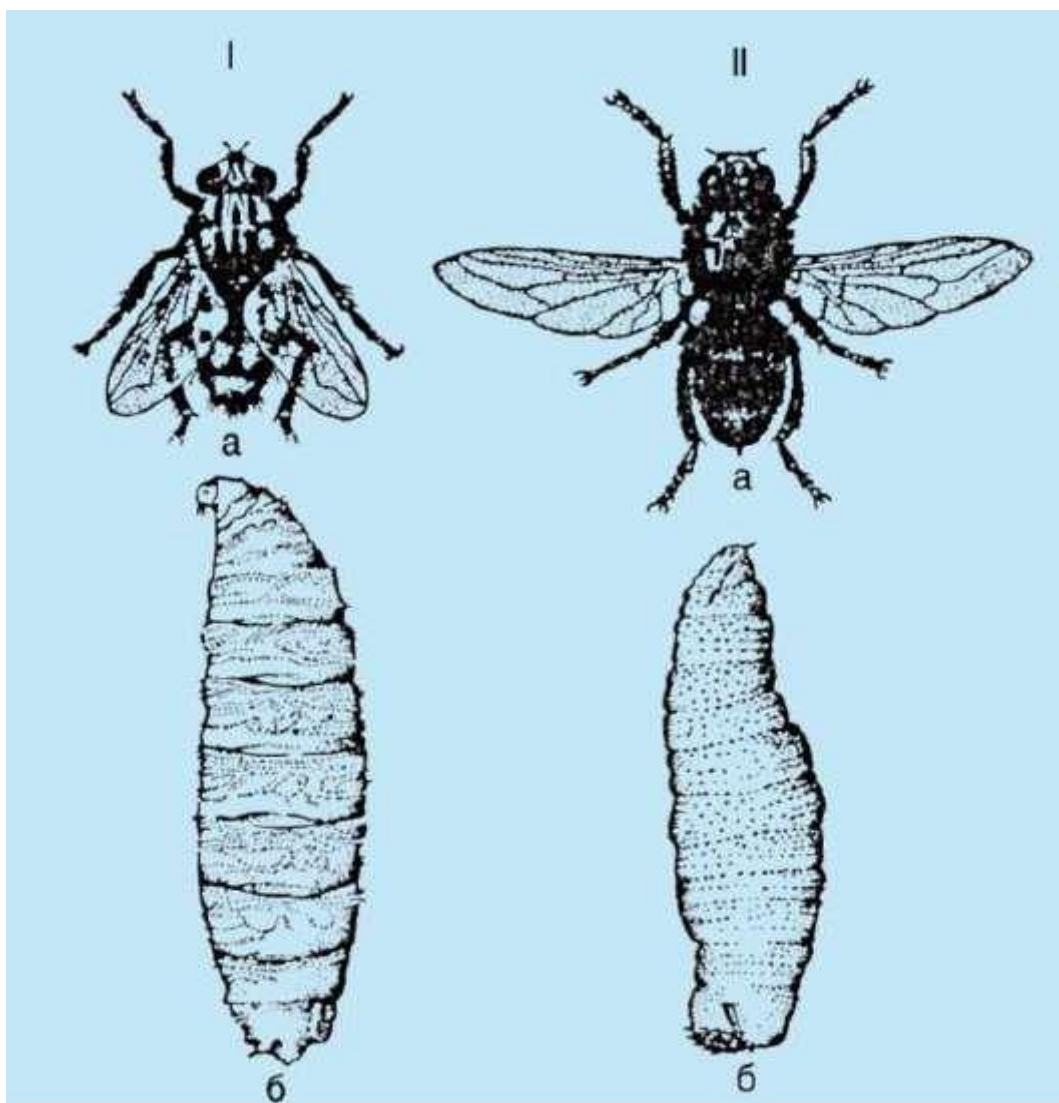


Рис. 21.17. Возбудители миазов: I - вольфартова муха; II - овод подкожный; а - взрослое насекомое; б - личинка

Южноамериканская муха *Cochliomyia hominivorax* откладывает яйца большими группами на кровоточащие ранки, царапины и потертости кожи лица и конечностей. При этом они инфицируют ткани хозяина бактериями р.*Providencia*, которые, быстро размножаясь, вызывают резкий запах, привлекающий мух этого же вида, которые также откладывают яйца на пораженное место. Сотни личинок, вылупляющихся из яиц, увеличивают размеры повреждения. Они могут проникать в глубокие ткани, разрушая хрящи и даже кости, вызывая обширные поражения органов, что иногда приводит к смерти. Развитие личинок продолжается 4-8 сут, после чего они покидают пораженные ткани и окукливаются в почве. Паразит встречается в субтропических и тропических зонах бассейна Амазонки, где температура не опускается ниже 16 °С. До середины XX в. эта муха обитала и в южной части Северной Америки, но была полностью уничтожена в результате применения метода выпускания в природу огромного количества стерилизованных самцов.

В 1988 г. паразит был завезен со скотом из Центральной Америки в Ливию и оттуда быстро расселился в Северной Африке, но профилактические мероприятия привели к его полному уничтожению и на Африканском континенте уже в 1991 г.

Своеобразна группа оводов *Oestridae* (рис. 21.17, б). Половозрелые оводы вообще не питаются и даже лишены ротового аппарата. Яйца откладывают на кожу или слизистые оболочки лошадей, оленей или овец. Личинки различных оводов развиваются в подкожной клетчатке, в стенках желудка или в носовой полости и придаточных пазухах носа, в глазнице. С фекалиями или через кожные покровы личинки выходят во внешнюю среду и окукливаются в почве. Человека личинки оводов поражают редко, и обычно полного развития в его тканях не происходит, но иногда ововые миазы приводят к серьезным поражениям лица, глаз и внутренних органов.

Основная профилактика тканевых миазов - применение репеллентов при контакте со скотом, около которого обычно концентрируется множество двукрылых.

К этой группе паразитов относится также песчаная блоха *Tunga penetrans*, самцы которой ведут свободный образ жизни и питаются кровью человека, а оплодотворенные самки проникают под кожу человека обычно в области стопы и под ногти пальцев ног. Питаясь кровью, они увеличиваются до размеров горошины за счет развития большого числа яиц. Зрелые яйца с силой выбрызгиваются самкой в окружающую среду. В почве или загрязненном песке из них развиваются личинки, питающиеся гниющими органическими веществами. После окукливания и достижения половозрелости самцы и неоплодотворенные самки питаются кровью как типичные временные эктопаразиты. Поражение кожи ног и ногтевого ложа самками блох этого вида называется саркоспилезом. Заболевание широко распространено на территории Северной и Центральной Африки, а в последнее время стало встречаться и в Южной Европе, причем характерное местообитание этих блох - песчаные пляжи средиземноморского побережья. Профилактика заражения - использование репеллентов в местах обитания песчаных блох.

## **Глава 22. ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТОВ И ПАРАЗИТИЗМА ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ**

Несмотря на то, что в настоящее время для медицины существенно большее значение имеют онкологические, сердечно-сосудистые и респираторные заболевания, паразитарные и зоонозные болезни остаются серьезной медицинской проблемой. Причины этого кроются в ускоренной эволюции возбудителей, переносчиков, резервуарных хозяев и биогеоценозов в целом, в первую очередь, под действием комплекса антропогенных экологических факторов.

Хозяйственная деятельность человека в ряде случаев приводит к созданию новых комплексов условий, более благоприятных для существования очагов зоонозных заболеваний по сравнению с естественной природой даже в условиях урбанизации. Так, экологические обследования, проведенные в крупных городах тропического пояса, таких, как Гавана, Манила, Рио-де-Жанейро и др., показали, что многочисленные внутренние дворы, заросшие разнообразной декоративной растительностью, крытые галереи, балконы и затеняющие навесы, многочисленные мелкие водоемы и фонтаны, увлажняющие воздух, создают особо благоприятные условия для существования и размножения комара *Aedes aegypti* - основного переносчика вируса желтой лихорадки (рис. 22.1, а). При этом возбудитель начинает циркулировать между людьми, минуя основной природный резервуар - диких приматов.

Таким образом возникают очаги заболевания городского типа. Анализ эпидемиологической обстановки городов Западной и Центральной Европы, а также СНГ показал, что в городских парках и пригородных зонах массового отдыха населения нередко создаются благоприятные условия для существования больших групп переносчиков, окончательных и промежуточных хозяев и циркуляции различных возбудителей природно-очаговых и трансмиссивных заболеваний. Этому способствуют разнообразие ландшафтов, часто создающихся искусственно, богатство растительного покрова, наличие бродячих кошек и одичавших собак, искусственное привлечение в зоны отдыха диких животных - белок, оленей, лосей, лесных и водоплавающих птиц, являющихся кормовой базой кровососущих членистоногих. Так, в большинстве городских и пригородных парков Праги обнаружены устойчивые популяции собачьего клеща *Ixodes ricinus*. В городских и пригородных стоячих водоемах таких городов, как Москва, выплывают комары, а в речках с быстрым течением (р. Уводь в г. Иваново, р. Салгир в г. Симферополе, р. Учан-Су в г. Ялта) - мошки сем. *Simuliidae*. Даже не будучи инвазивными патогенными для человека возбудителями, переносчики из этих популяций представляют для человека постоянную потенциальную опасность.





Рис. 22.1. Комар *Aedes aegypti* (а) и комар *Aedes albopictus* (б)

Большое значение для обогащения биогеоценозов паразитофауной, переносчиками трансмиссивных заболеваний, патогенными вирусами, бактериями и другими микроорганизмами имеет изменение хозяйственной деятельности человека в сельской местности. Террасирование горных склонов в тропических и субтропических странах с целью задержки воды и выращивания риса привело к расширению не только ареалов расселения комаров *p. Anopheles*, но и к распространению территорий малярийных районов в высокогорья. Такая ситуация возникла в Непале, Индонезии, в странах Индокитая.

Горное и степное отгонное животноводство резко увеличивает кормовую базу аборигенных кровососущих членистоногих и способствует появлению новых природных очагов трансмиссивных заболеваний. Широко известны природные очаги клещевого энцефалита в Болгарских Родопах, Словацких низких Татрах и в Словенских Альпах, возникшие и поддерживающиеся благодаря сезонному выпасу коз и овец на горных пастбищах.

Нередко к появлению новых очагов приводит и изменение жизненного уклада населения. Переход жителей зоны влажных тропических лесов Африки от присваивающего к производящему типу хозяйствования - возникновение плантаций бананов, ананасов, кофе и пряностей с системами ирригационных каналов и небольших водохранилищ на месте девственных лесов - часто сопровождается устойчивым повышением заболеваемости населения желтой лихорадкой. Это связано с улучшением условий обитания и размножения комара *Aedes aegypti* на сельскохозяйственных плантациях по сравнению с лесными биогеоценозами.

Ухудшению паразитологической обстановки может способствовать и деятельность человека по преобразованию ландшафтов. Так, широко известно возникновение новых очагов мочевого шистосомоза на берегах Асуанского водохранилища в результате того, что население пустыни, занимавшееся ранее овцеводством и верблюдоводством, стало активно контактировать с водой, выращивая овощи, рис и лова рыбу. В прибрежных мелководных зонах водохранилища создались благоприятные условия для развития промежуточных хозяев шистосом - моллюсков родов *Planorbis*, *Bullinus* и др. Этих факторов оказалось достаточно для интенсивного заражения населения. Сходная ситуация возникла в бассейне р. Вольта в Западной Африке, где в результате ирригационных работ

возникли слабопроточные водохранилища, вследствие чего увеличились размеры популяций циклопов и участилась заболеваемость населения дракункулезом.

Создание системы каналов в Северо-Западной и Центральной зонах России (Волго-Балтийский, Беломорско-Балтийский, Волго-Донской) сделало возможным переселение многих водных животных, в том числе и морских, из бассейнов Белого и Балтийского морей в реки и водохранилища Каспийского и Азово-Черноморского бассейнов и наоборот. Крупные искусственные водохранилища волжского каскада создают благоприятную среду для обитания множества видов, не характерных для пресноводных биогеоценозов. Так, в большинстве волжских водохранилищ в настоящее время встречается балтийская камбала, каспийская рыба-игла, каспийская килька и многие другие виды рыб. В последние годы в Рыбинском водохранилище все чаще встречается экзотическое животное - китайский мохнаторукий краб *Eriocheir sinensis*, промежуточный хозяин легочного сосальщика (см. п. 20.1.3). С начала 20-х гг. XX в. этот вид стал постепенно заселять западноевропейские реки - Рейн, Эльбу, Одер, Вислу, будучи занесенным туда, видимо, случайно, человеком из рек Восточной Азии. Несомненно, что он попал в Волжские водохранилища через систему каналов не из азиатских, а из европейских рек. Так как в Волге широко распространены и брюхоногие моллюски, которые могут быть первыми промежуточными хозяевами легочного сосальщика (см. п. 20.1.1.3), в результате расселения китайского краба создаются условия для возникновения новых очагов парагонимоза в Восточно-европейской зоне, где ранее это заболевание никогда не встречалось.

Пример антропогенной роли в возникновении нового очага паразитарного заболевания - переселение в Калининградскую область (бывшую Восточную Пруссию) после Великой Отечественной войны многочисленного русского населения из Западной Сибири. Среди переселенцев были также и люди, больные описторхозом (см. п. 20.1.1.3). Поскольку они принесли с собой традицию употребления в пищу строганины - свежемороженой рыбы в сыром виде, а в местных реках встречаются моллюски р. *Bithynia* и многообразные карповые рыбы, в этой области быстро сформировался новый очаг описторхоза - заболевания, ранее здесь не известного.

На протяжении последних 25 лет частота встречаемости заболевания людей альвеококкозом (см. п. 20.1.2.2.) на территории Западной и Центральной Европы увеличилась, а зона расселения паразита имеет тенденцию к росту (рис. 22.2), причем заболевание все чаще регистрируют среди городских жителей. Это связано с существенным улучшением экологической ситуации в европейских городах: с увеличением количества зеленых насаждений - городских парков и пригородных лесопарков, поддержанием чистоты естественных и искусственных водоемов, более тесными контактами населения с природными объектами. В результате сформировались многочисленные городские и пригородные популяции грызуна - водяной полевки - наиболее характерного промежуточного хозяина паразита, а также обыкновенной лисицы - его окончательного хозяина - в пригородных лесах и лесопарках. Так, в 2003 г. исследования 150 лис из разных районов Венгрии показали, что 19 из них были заражены альвеококкозом, причем число половозрелых паразитов в них колебалось от 2 до 5500 экземпляров. Сходные данные получены также на территории Польши, Германии, Словакии и Бельгии.

Расширению ареала распространения паразитических видов может способствовать создание человеком и некоторых промышленных объектов. Так, анкилостомиды, будучи представителями тропической и субтропической фауны, встречаются также за пределами зон теплого влажного климата в шахтах с высокой температурой и влажностью при условии загрязнения горных пород органическими веществами, а также в крупных тепличных и оранжерейных хозяйствах.

1982 г.



2008 г.



Рис 22.2. Расширение ареала расселения *Alveococcus multilocularis* в Европе на протяжении последних десятилетий

Широкие перемещения человека и транспортировка грузов по территории планеты неоднократно приводили к заселению паразитами новых территорий и созданию новых очагов трансмиссивных заболеваний. Один из самых интересных примеров этого - обнаружение в 1930 г. в водоеме вблизи бразильского города Натала около 2000 личинок комара *Anopheles gambiae*, не встречавшегося ранее в Америке. В Западной Африке этот вид является одним из основных переносчиков возбудителей малярии. На протяжении ближайших лет этот африканский комар размножился в Южной Америке, и уже в 1937 г. начались эпидемии малярии, когда заболело около 100 000 человек, причем пятая часть из них умерла.

Анализ ситуации показал, что в 1930 г. из Африки в Бразилию прибыл быстроходный миноносец французского военно-морского флота. Место стоянки этого

корабля в Бразилии находилось в 1 км от места вы-плода первых комаров. Несомненно, несколько экземпляров *A. gambiae* были занесены в Америку именно этим кораблем.

Современный способ перевозки грузов на любые расстояния в контейнерах предоставляет комарам и другим членистоногим необычайно благоприятные условия для расселения. Известна даже небольшая эпидемия малярии среди работников перегрузочного пункта парижского аэропорта Орли после открытия контейнеров, в которых находились зараженные комары. Выяснилось также, что имаго насекомых легко переносят многочасовые перелеты на любые расстояния в салонах современных самолетов и, попав в благоприятные условия, могут формировать новые популяции на большом отдалении от исходного ареала.

Еще большие возможности усложнения эпидемической ситуации связаны с тем, что паразиты и переносчики, как и любые объекты живой природы, способны эволюционировать, адаптируясь к меняющимся условиям. Наиболее простой пример - изменение биологии размножения некоторых видов комаров. Так, упоминавшийся уже несколько раз переносчик вирусов желтой лихорадки и лихорадки денге комар *Aedes aegypti*, размножающийся в природе в небольших стоячих водоемах и даже в дуплах деревьев, заполненных водой, в антропогенных условиях способен откладывать яйца и развиваться в старых консервных банках, в брошенных автопокрышках, в небольших лужах. Благодаря этому в тропических странах формируются особые синантропные популяции этого комара.

На строительстве Панамского канала в 1880-1888 гг. от желтой лихорадки погибло около 20 тыс. человек. Больных помещали в больницу, где ножки всех коек стояли в сосудах с водой, чтобы их не беспокоили ползающие насекомые. Эти сосуды оказались благоприятной средой для размножения комаров *Aedes aegypti*, которые получали возможность инфицироваться вирусом желтой лихорадки уже при первом кровососании. Таким образом, помещение больницы послужило дополнительным очагом распространения заболевания.

Некоторые виды комаров рр. *Aedes* и *Culex* в странах с умеренным климатом в настоящее время создают устойчивые городские популяции. В небольших лужах на полу отапливаемых подвальных и полуподвальных помещений эти комары могут размножаться не только летом, но и в холодные месяцы года, не покидая при этом жилых домов и учреждений. Естественно, что переход к синантропному образу жизни этих видов мог произойти лишь на базе широкого генетического полиморфизма в популяциях, способных исходно размножаться в очень мелких затененных водоемах с сильно загрязненной водой и с малой двигательной активностью имаго.

Вырубка девственных тропических зарослей, где в кронах деревьев обитают определенные виды птиц, летучих мышей, обезьян и кровососущих членистоногих, слабо связанных с наземными участками биогеоценозов, приводит либо к быстрой гибели всего комплекса животных верхнего яруса леса, либо к адаптациям отдельных видов к меняющимся условиям. При этом у паразитических насекомых и клещей часто оказывается больше шансов выжить, чем у специализированных птиц и млекопитающих, питающихся плодами, семенами и листвой, - они могут перейти к питанию кровью человека и домашних животных. Адаптивная эволюция возбудителей трансмиссивных заболеваний диких животных может при этом привести к возникновению у человека новых, ранее не известных болезней. Так, вероятно, вирус желтой лихорадки был распространен до заселения Америки человеком среди примитивных обезьян, ведущих древесный образ жизни, а переносчиком его были в основном комары из р. *Haemagogus*. Освоение Америки человеком вызвало адаптации комаров р. *Aedes* к питанию человеческой кровью, а затем способствовало приспособлению вируса к обитанию у новых видов комаров и у человека.



Комар *Aedes albopictus* (см. рис. 22.1, б), имеющий то же медицинское значение, что и *A. aegypti*, но обладающий более широкой экологической пластичностью, в настоящее время неуклонно расширяет ареал расселения за счет внедрения в естественные экологические системы далеко за пределами тропиков.

Заселение Австралии европейцами, сопровождавшееся бурным развитием овцеводства, привело к заселению этого континента и комплексом паразитов, связанных в цикле развития с овцами. Некоторые из них, в частности печеночный сосальщик, адаптировались и к новым промежуточным хозяевам (см. п. 20.1.1.1).

Применение человеком инсектицидов и акарицидов - не менее эффективный фактор, обеспечивающий естественный отбор переносчиков, а, следовательно, и возбудителей трансмиссивных заболеваний, чем создание благоприятных условий для их размножения и развития. Известно множество примеров возникновения популяций переносчиков, генетически устойчивых к действию ядохимикатов.

Увеличение контактов человека с природой и ее преобразование, в особенности в последнее время (освоение Сибири, девственных лесов бассейна Амазонки, высокогорий Центральной и пустынь Средней Азии и Африки), процессы одомашнивания новых видов диких животных (пушные звери, декоративные птицы и рыбы, лабораторные млекопитающие и т.д.), а также обогащение естественных биогеоценозов за счет введения в них новых видов животных и растений могут способствовать активизации процессов адаптивной эволюции возбудителей паразитарных и переносчиков трансмиссивных заболеваний. Это может привести к увеличению числа паразитарных и инфекционных трансмиссивных и зоонозных заболеваний у человека.

Большую опасность для популяций человека представляют также паразиты, в разных зонах Земного шара использующие разных основных хозяев. Так, сосальщик *Metagonimus yokogawai* хорошо известен как паразит человека в бассейне среднего течения р. Амур. Этот же вид описан на территории Румынии, где он паразитирует в кишечнике кошек, а человека не поражает. То же касается другого дальневосточного вида сосальщиков *Nanophyetes salmincola*, встречающегося также на территории Аляски и Северной Канады, где он известен как паразит только рыбоядных животных. Еще один сосальщик, *Eurytrema pancreaticum* (сосальщик поджелудочной железы), известен как возбудитель эуритрематоза человека в Юго-Восточной Азии, но широко распространен также в Средней Азии и Казахстане как паразит крупного рогатого скота (см. п. 20.1.1.3).

Несомненно, что изменение экологической обстановки и связанная с этим эволюция соответствующих биогеоценозов, с одной стороны, могут привести к расширению круга основных хозяев этих паразитов и вовлечению в него человека, тем более что адаптации к обитанию в человеческом организме у этих паразитов в других климатических зонах уже имеются. С другой стороны, освоению этими паразитами человека в качестве хозяина может способствовать изменение характера питания с использованием экзотических продуктов или миграция населения. При этом в зоне нового обитания могут оказаться не только новые паразиты, но и жизненный уклад с традициями питания и гигиены, способствующими их циркуляции в новых условиях.

Вопросы для самоконтроля

1. Что изучает медицинская арахноэнтомология?
2. Могут ли паукообразные и насекомые быть постоянными паразитами человека?
3. Какие паукообразные и насекомые являются возбудителями патологических состояний человека?

4. Являются ли таежный энцефалит, малярия, сонная болезнь, клещевой возвратный тиф, сыпной тиф, чума, амёбная дизентерия и демодекоз природно-очаговыми заболеваниями?

5. Какое медицинское значение имеют следующие синантропные членистоногие: домашний клещ, тараканы, демодекс, комнатная муха, вольфартова муха, домовый муравей, мучной жук, блоха человеческая, вошь лобковая, поцелуйный клоп, постельный клоп, комар рода *Culex*, москиты, муха осенняя жигалка?

6. Для чего необходим ветеринарный контроль на пограничных пунктах?

7. Приведите примеры расширения ареалов обитания опасных паразитов, переносчиков и резервуарных хозяев возбудителей паразитарных и трансмиссивных заболеваний за счет антропогенных факторов.

## **Глава 23. ЯДОВИТОСТЬ ЖИВОТНЫХ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ФЕНОМЕН**

Ядовитость широко распространена в природе. Ядовитым называют организм, в котором вырабатываются или накапливаются вещества, способные при попадании в другой организм вызывать нарушения его жизнедеятельности или смерть.

Среди животных ядовитость встречается у представителей почти всех систематических групп - от простейших до млекопитающих.

Ядовитые вещества животного происхождения называют зоотокси-нами. Они служат либо для защиты от нападений хищников, отпугивая или вызывая их гибель, либо для нападения на жертву. Ядовитых животных подразделяют на группы первично- и вторичноядовитых. Первичноядовитые животные вырабатывают токсины в специализированных железах либо накапливают в тканях ядовитые метаболиты.

Первичная ядовитость - видовой признак. Вторичноядовитые аккумулируют экзогенные яды из окружающей среды. Токсичность этих животных проявляется только при поедании их другими животными. К ним относятся насекомые, личинки которых питаются на ядовитых растениях, а также двусторчатые моллюски и рыбы, накапливающие в своем теле токсины сине-зеленых водорослей (рис. 23.1).

Первичноядовитые животные по способам применяемого яда делятся на активно- и пассивноядовитых.

Активноядовитые имеют специальные органы, вырабатывающие токсины. Если у таких животных есть приспособления для введения яда в тело жертвы, минуя пищеварительный тракт, то их называют вооруженными. Это ядовитые змеи, жалящие насекомые, медузы, некоторые рыбы, паукообразные (рис. 23.2).

У невооруженных ядовитых животных ядовитые органы лишены ранящих приспособлений. Таковы большинство ядовитых земноводных, некоторые насекомые, рыбы. Ядовитые секреты этих животных обладают как местным контактным действием, раздражая кожные покровы и слизистые оболочки, так и общим эффектом, наступающим после их всасывания в кровь.



Рис. 23.1. Вторичноядовитые животные: а - мидия съедобная; б - устрица



а



б

Рис. 23.2. Активноядовитые животные: а - медуза корнерот; б - шершень восточный



в



е



г



ж



д

Рис. 23.2. Окончание: в - скат-хвостокол; г - морской ерш (скорпена); д - гадюка обыкновенная; е - эфа песчаная; ж - кобра среднеазиатская

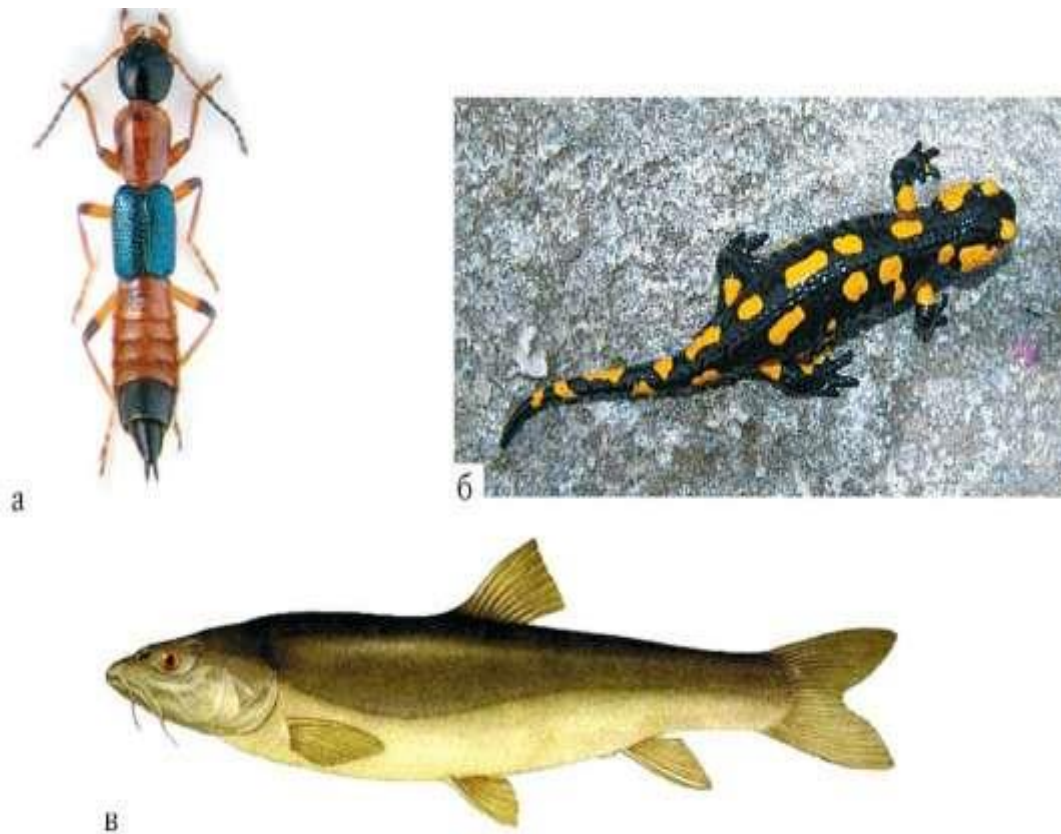


Рис. 23.3. Пассивноядовитые животные: а - жук стафилин береговой (ядовита гемолимфа); б - саламандра огненная (ядовиты выделения кожных желёз); в - маринка балхашская (ядовита брюшина)

Несомненно, ядовитость такого рода оказалась полезной организмам, приобретшим ее: она обеспечивает им преимущества в выживании по сравнению с неядовитыми формами, которые, естественно, более активно уничтожаются хищниками.

Ядовитые метаболиты в организме пассивноядовитых видов накапливаются в различных органах (рис. 23.3).

### 23.1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЯДОВИТОСТИ В ЖИВОТНОМ МИРЕ

На ранних этапах эволюции в качестве ядов могли выступать нормальные метаболиты, выделяющиеся в окружающую среду или накапливающиеся в организме. Эволюционно наиболее примитивная форма ядовитости - накопление токсичных метаболитов в организме, т.е. первичная пассивная ядовитость. У животных, не имеющих иных способов защиты или нападения, в соответствии с правилом прогрессивной специализации могут появляться специализированные структуры, продуцирующие яд: за счет усиления защитной функции покровных клеток (у кольчатых червей, кишечнополостных, иглокожих) или за счет активизации работы и расширения функций желез внешней или внутренней секреции. Так, ядовитые железы змей являются преобразованными слюнными железами. Ядовитый аппарат перепончатокрылых насекомых - видоизмененная половая система самок. Пассивная, а также вторичная ядовитость почти не обеспечивают индивидуальной защиты животных, но ценой гибели одной особи повышают эффективность выживания популяции в целом. Использование ядовитости в сочетании с наличием аппарата введения яда - несомненно, прогрессивный признак с морфофизиологической точки зрения.

Большинство активноядовитых животных вырабатывают яды, представляющие собой смеси токсических полипептидов и литических ферментов. Таковы яды змей и

пауков. Их токсины по происхождению связаны с пищеварительными ферментами слюнных желез, обладающих повышенной литической активностью. Они действуют только при попадании их в кровь. При введении их в пищеварительную систему они расщепляются и теряют токсический эффект.

Невооруженные активнаяядовитые животные в большинстве случаев имеют яды небелковой природы. Поэтому они наиболее эффективно действуют при попадании в пищеварительную систему.

Хищнический образ жизни ядовитых животных сопровождается обычно возникновением вооруженной формы ядовитого аппарата, а токсины обладают нейротропным действием, направленным в первую очередь на обездвиживание жертвы (змеи, скорпионы, осы).

Нередко нейротоксины обладают строгой специфичностью действия, соответствующей пищевой специализации животного.

Так, яд наездников парализует практически лишь гусениц, которыми питаются личинки этих хищников. В яде скорпионов возникли видоспецифичные нейротоксины, избирательно действующие на млекопитающих, насекомых и ракообразных.

У невооруженных ядовитых животных яды в основном обладают отпугивающим действием. Химическая природа их разнообразна, что свидетельствует о разных путях их происхождения. Это стероиды, органические кислоты и т.п. Такие яды встречаются у амфибий, жуков, некоторых многоножек и др.

В процессе эволюции ядовитости параллельно с видоизменением токсинов, органов, их вырабатывающих, и механизмов введения в тело жертвы эволюционируют также и механизмы резистентности животных-производителей токсинов к собственным ядам. Наиболее известный из них - особое строение ядопродуцирующих желез, стенки которых препятствуют распространению токсинов по организму.

Нередко яды вырабатываются вместе с их ингибиторами и поэтому в таком виде не проявляют специфической активности.

При попадании в организм другого вида концентрация ингибиторов токсинов резко падает и ферменты активируются. Существуют и гуморальные антитоксические механизмы. Так, в крови некоторых змей циркулируют пептиды, инактивирующие токсическое действие ядов, а у ряда ядовитых амфибий и рыб мембраны клеток не имеют рецепторов к собственным токсинам, при этом клетки становятся нечувствительными к ним.

## **23.2. ЧЕЛОВЕК И ЯДОВИТЫЕ ЖИВОТНЫЕ**

В результате обширной хозяйственной деятельности человека происходит исчезновение многих видов животных, причем не только хорошо известных, но и практически не изученных. В первую очередь это касается ядовитых форм, представляющих прямую или косвенную опасность для человека. Они подвергаются прямым преследованиям и уничтожаются, но, несомненно, большее значение имеют разрушение биотопов, в которых они обитают, и обеднение биогеоценозов, членами которых они являются.

Конкретной причиной вымирания отдельных видов ядовитых животных может быть действие разных факторов. Так, сокращение численности змей объясняется в первую очередь их прямым уничтожением, отловом и мелиоративными работами в зонах их обитания. Ядовитые насекомые и паукообразные исчезают большей частью за счет широкого применения пестицидов в сельском хозяйстве и в результате замены естественных экологических систем монокультурными сельскохозяйственными

предприятиями, на полях и пастбищах которых они не находят благоприятных условий существования.

Ядовитые морские животные обычно не уничтожаются специально, но вместе с другими организмами в массовом количестве гибнут в результате загрязнения прибрежных зон моря токсичными отходами промышленности, а также при попадании в сети при промысловой ловле рыбы.

Все ядовитые животные, несомненно, нуждаются в охране не только как компоненты соответствующих биогеоценозов, устойчивость и эволюция которых зависят, в частности, и от них, но и как организмы, которые могли бы иметь в будущем определенное хозяйственное значение, несмотря на то, что большинство их видов до сих пор не изучено.

Зоотоксины ряда видов животных используют как ценное сырье для фармацевтической промышленности и применяют для изготовления многих лекарственных препаратов. Некоторые токсины - источники химических реактивов. Важная область применения зоотоксинов - производство сывороток, служащих для лечения отравлений.

Многие зоотоксины применяют в медико-биологических научных исследованиях, в результате которых выявляются их не известные ранее свойства. Так, в последние годы стало известно, что некоторые компоненты ядовитых секретов жаб обладают противоопухолевым действием, яды иглокожих подавляют синтез нуклеиновых кислот и регулируют активность фермента АТФ-азы, а также транспорт  $Ca^{2+}$  через мембраны клеток.

Некоторые виды ядовитых змей, скорпионов, пауков и насекомых содержатся в специальных заведениях - серпентариях, скорпионариях и инсектариях, где их используют для регулярного получения токсинов. В питомниках такого рода проводят планомерные токсикологические исследования и изучение биологии животных, разрабатывают способы их длительного содержания и размножения в неволе. Успехи в этой области должны способствовать восстановлению и сохранению природных биогеоценозов, в состав которых входят и ядовитые животные. Сохранению видов животных-поставщиков токсинов должно служить также тщательное изучение химического состава их ядов и налаживание химического синтеза наиболее ценных из них, а также производство их искусственных аналогов.

Вопросы для самоконтроля

1. Перечислите несколько видов активно- и пассивноядовитых животных, представляющих опасность для здоровья и жизни человека.

2. Следует ли уничтожать всех ядовитых животных, представляющих потенциальную опасность для человека?



## **Раздел VII. ЧЕЛОВЕК И БИОСФЕРА.**

### **Глава 24. ВВЕДЕНИЕ В УЧЕНИЕ О БИОСФЕРЕ**

#### **24.1. СОВРЕМЕННЫЕ КОНЦЕПЦИИ БИОСФЕРЫ**

Термин «биосфера» введен австрийским 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 используют ряд исследователей и в настоящее время.

Представление о широком влиянии живых существ на протекающие в природе 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, рассматривали 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 социально-экономической концепции биосферы, отражающей ее превращение на определенном этапе эволюции в ноосферу (см. гл. 25) 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 потоки энергии, современной наукой сформулированы биохимическая, термодинамическая, биогеоценотическая, кибернетическая концепции биосферы.

Биосферой называют оболочку 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. Биосфера представляет собой классическую диссипативную систему, которая находится в постоянном, направленном потоке энергии солнечного света. Системы такого рода характеризуются способностью к самоорганизации за счет использования малой части поступающей в них энергии. Большая же часть энергии в диссипативных системах безвозвратно рассеивается в виде тепла. Самоорганизация биосферы проявляется в системном сосуществовании во времени и пространстве сообществ многообразных жизненных форм организмов разных уровней структурно-функциональной организации с элементами неживой природы, в ее многоуровневой структурированности и способности к постоянному саморазвитию.

#### **24.2. СТРУКТУРА И ФУНКЦИИ БИОСФЕРЫ**

Биосфера как многоуровневая система включает подсистемы различной степени сложности. В ее состав входят:

- живое вещество, образованное совокупностью организмов;
- биогенное вещество, которое создается и перерабатывается в процессе жизнедеятельности организмов (газы атмосферы, каменный уголь, нефть, сланцы, известняки и др.);

- косное вещество, которое образуется без участия живых организмов (продукты тектонической деятельности, метеориты);

- биокосное вещество, представляющее собой совместный результат жизнедеятельности организмов и абиогенных процессов (почвы).

Границы биосферы определяются областью распространения организмов в атмосфере, гидросфере и литосфере (рис. 24.1). Верхняя граница биосферы проходит примерно на высоте 20 км. Таким образом, живые 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 подтверждает обнаружение живых организмов и органических отложений до глубины 10-11 км. В литосфере область распространения жизни во многом определяет уровень проникновения воды в жидком состоянии - живые организмы обнаружены до глубины примерно 7,5 км.

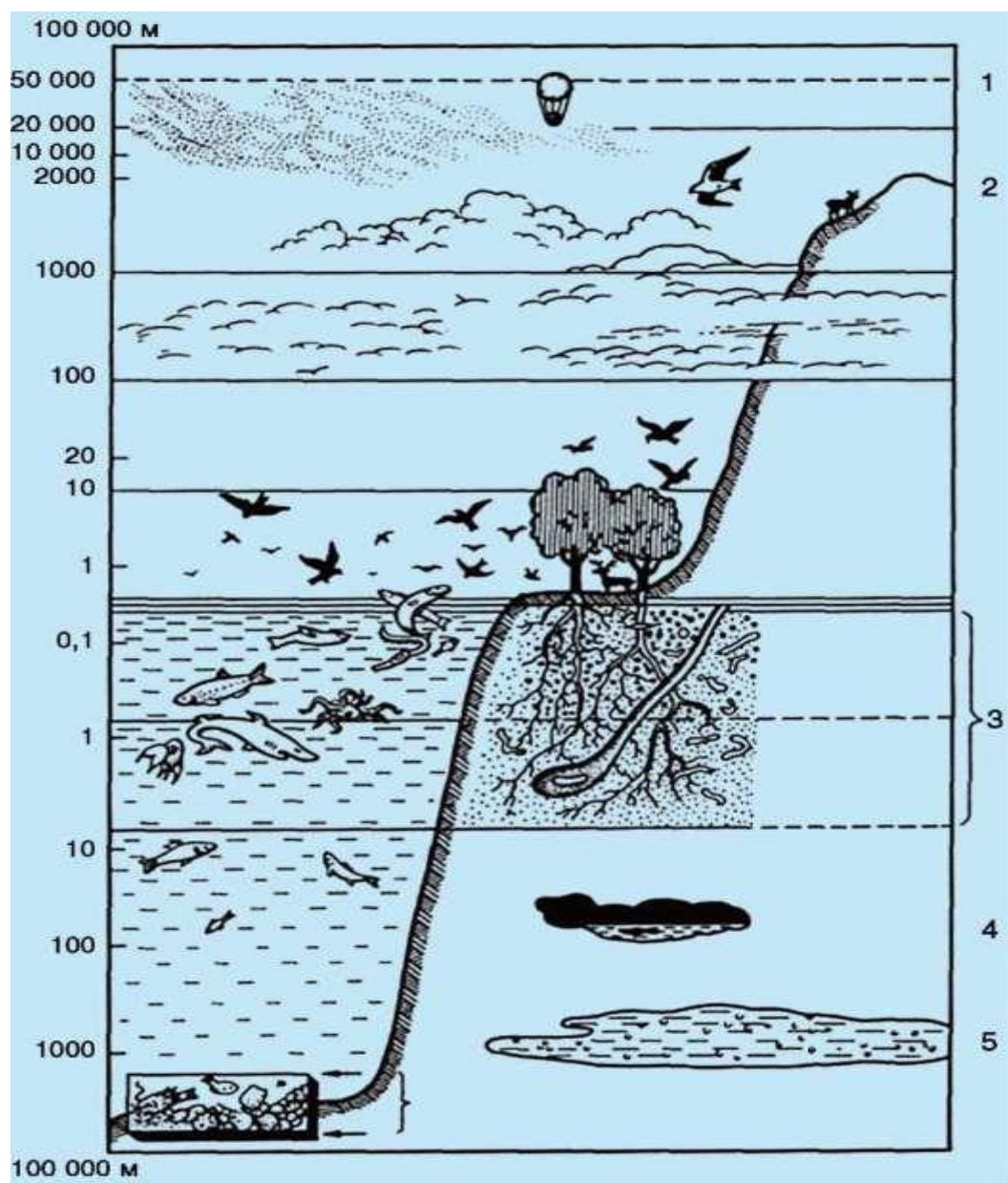


Рис. 24.1. Область распространения организмов в биосфере: 1 - уровень озонового слоя, задерживающего жесткое ультрафиолетовое излучение; 2- граница снегов; 3 - почва; 4 - животные, обитающие в пещерах; 5 - бактерии в нефтяных скважинах

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 лишней 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 - важная составная часть всех компонентов биосферы и один из необходимых факторов существования живых организмов. Основная ее часть (95%) заключена в Мировом океане, который занимает примерно 70% поверхности Земного шара. Общий объем океанических вод составляет свыше 1300 млн км<sup>3</sup>. Около 24 млн км<sup>3</sup> 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 км<sup>3</sup> (из них половина соленые), а рек - 0,002 млн км<sup>3</sup>.

Количество воды в телах живых организмов достигает примерно 0,001 млн км<sup>3</sup>. 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 числа 93% представлено сухопутными, а 7% - водными видами животных. Суммарная биомасса организмов сухопутных видов образована на 99,2% зелеными растениями (2,4 ? 10<sup>12</sup> т) и на 0,8% животными и микроорганизмами (0,2 ? 10<sup>11</sup> т). В океане, напротив, на долю растений приходится 6,3% (0,2 ? 10<sup>9</sup> т), а на долю животных и микроорганизмов - 93,7% (0,3 ? 10<sup>10</sup> 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 животных в биомассу планеты (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 в процессе своего существования используют ее компоненты.

Ежегодная продукция живого вещества в биосфере составляет 232,5 млрд т сухого органического вещества. За это же время в масштабе планеты в процессе фотосинтеза синтезируется 46 млрд т органических углеродсодержащих веществ. Для этого требуется, чтобы  $170 \cdot 10^9$  т  $\text{CO}_2$  прореагировало с  $68 \cdot 10^9$  т  $\text{H}_2\text{O}$ .

Таким образом, в результате фотосинтеза ежегодно образуется  $115 \cdot 10^9$  т сухого органического вещества и  $123 \cdot 10^9$  т  $\text{O}_2$ . В течение года в процесс фотосинтеза вовлекаются также  $6 \cdot 10^9$  т азота,  $2 \cdot 10^9$  т фосфора и другие элементы, например, калий, кальций, 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 необходимо 2,248 кДж). Энергия, затрачиваемая на испарение воды, возвращается в атмосферу (рис. 24.2). 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.

Под влиянием этого процесса 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. Благодаря этой энергии осуществляется значительный объем работы по перемещению химических элементов.

В качестве примеров биотического круговорота рассмотрим круговороты углерода и азота в биосфере (рис. 24.3 и 24.4). Круговорот углероданачинается с фиксации атмосферного диоксида углерода в процессе фотосинтеза. Часть образовавшихся при фотосинтезе углеводов используют сами растения для получения энергии, 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.

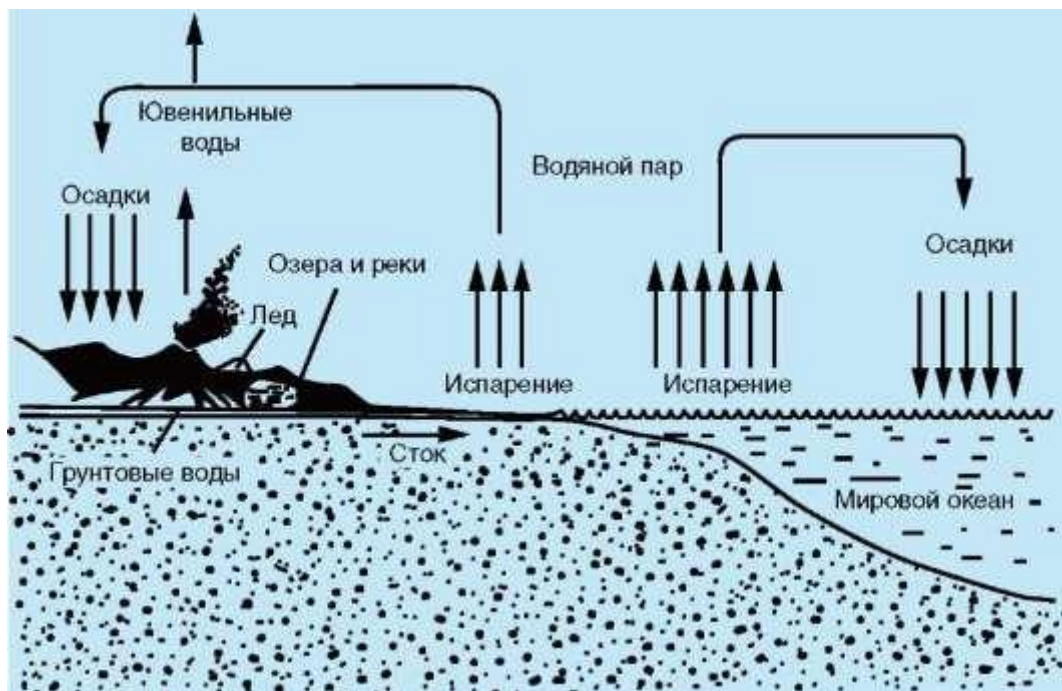


Рис. 24.2. Круговорот воды в биосфере

Круговорот азота также охватывает все области биосферы (рис. 24.4). 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 масштаба биотического круговорота служат темпы оборота углекислого газа, кислорода и воды. Весь кислород атмосферы проходит через организмы примерно за 2000 лет, углекислый газ - за 300 лет, а вода полностью разлагается и восстанавливается в биотическом круговороте за 2 млн лет (рис. 24.5).

Благодаря биотическому круговороту биосфере присущи определенные геохимические функции: газовая - биогенная миграция газов в результате фотосинтеза и азотфиксации; концентрационная - аккумуляция живыми организмами в своих телах химических элементов, рассеянных во внешней среде; окислительно-восстановительная - превращение веществ, содержащих атомы с переменной валентностью (например, Fe, Mn); биохимическая - процессы, протекающие в живых организмах.

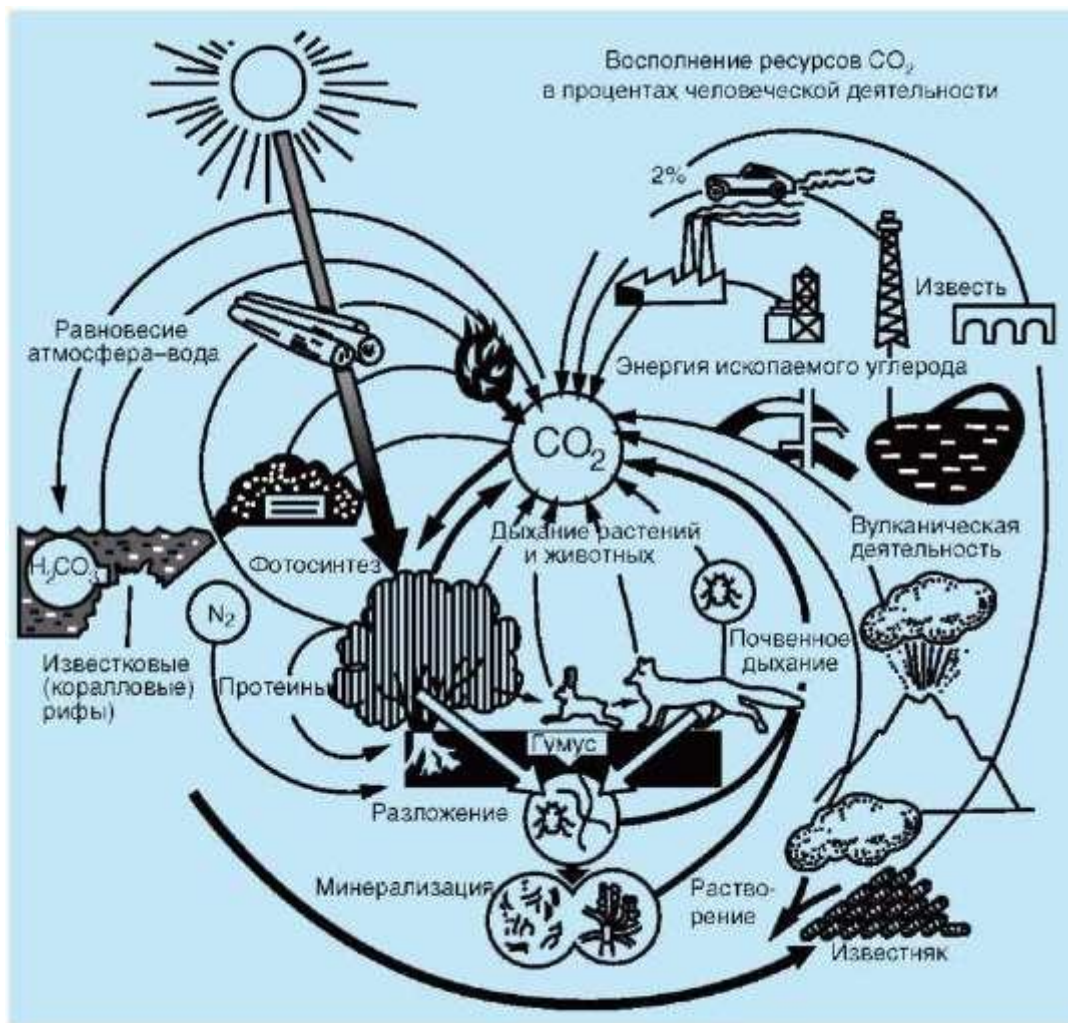


Рис. 24.3. Круговорот углерода в биосфере

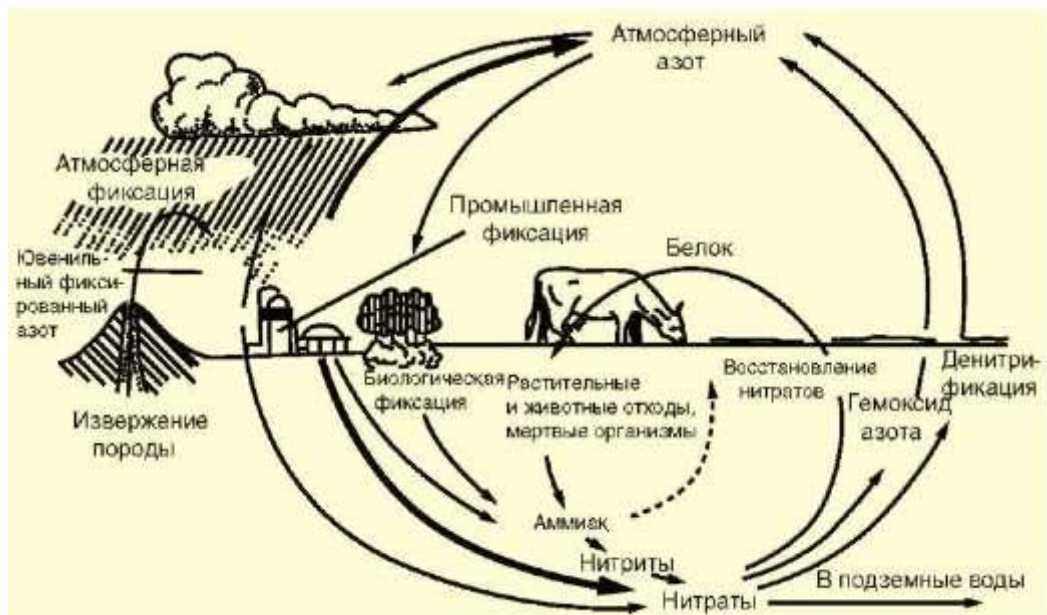


Рис. 24.4. Круговорот азота в биосфере

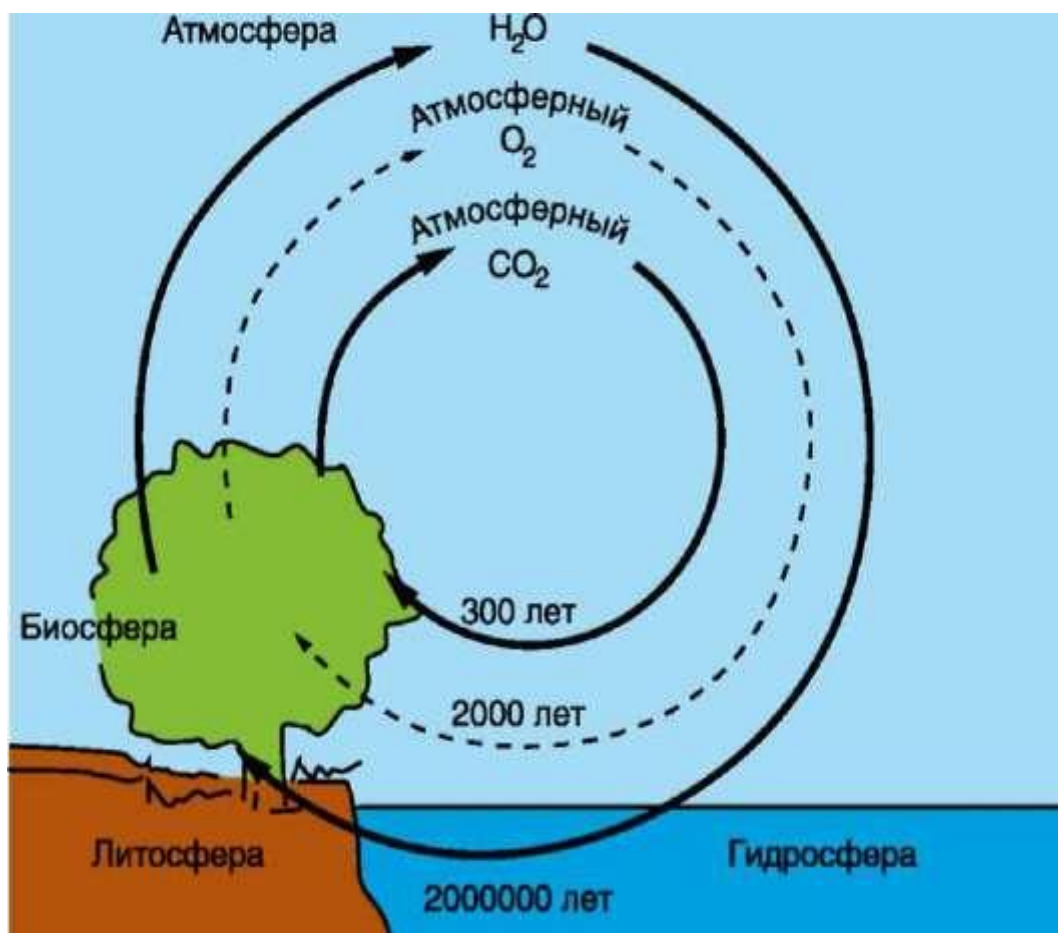


Рис. 24.5. Темпы циркуляции веществ в биосфере

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, - продуцентов (автотрофы), потребителей, или консументов (гетеротрофы) и деструкторов (минерализующие органические остатки) - взаимоуравновешиваются. То, что в биосфере поддерживается постоянство ее главных характеристик (гомеостаз), не исключает возможности ее эволюции.

### 24.3. 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 числа 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 ее эволюционного развития рассмотрены выше (см. гл. 1). Жизнь зародилась на Земле свыше 3,5 млрд лет назад. По одной из версий, 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 содержания кислорода в воде за счет жизнедеятельности фотосинтезирующих организмов и его диффузии в атмосферу вызвало изменения в химическом составе оболочек Земли, прежде всего атмосферы, что в свою очередь сделало возможным и развитие более сложно организованных живых форм и быстрое распространение жизни по планете. По мере увеличения содержания кислорода в атмосфере формируется достаточно мощный слой озона, защищающий 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).

В соответствии с другой версией, на самых ранних этапах становления жизни на Земле могли одновременно возникать комплексы про-токлеточных форм, связанных друг с другом общностью метаболизма таким образом, что в пределах каждой такой группировки обмен веществ мог происходить в виде относительно замкнутых циклов. Позже такие сообщества могли распадаться на отдельные формы в зависимости от характера их метаболизма, что вело к обособлению групп хемо-, фото- и гетеротрофных организмов.

Благодаря возникновению и прогрессивной эволюции водных фотосинтезирующих организмов в тот период, когда количество кислорода как побочного продукта фотосинтеза стало превышать потребности в нем обитателей планеты, стало возможным возникновение организмов более высокого уровня структурно-физиологической организации, их широкое расселение и проникновение жизни в различные сферы обитания. В течение Палеозойской эры живые существа не только заселили все моря, но и вышли на сушу. Развитие зеленых растений как в водной среде, так и на суше 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 сравнялись с темпами его образования. 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, обусловленного факторами биологической эволюции, к ноогенезу - развитию под влиянием разумной созидательной деятельности человечества.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие компоненты входят в состав биосферы?
2. Какова роль живых организмов в биосфере?
3. Какова роль человека в биосфере?
4. Что означает термин «ноосфера»?
5. Каковы возможные пути выхода из антропогенного экологического кризиса?



## Глава 25. УЧЕНИЕ О НООСФЕРЕ

### 25.1. 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 «ноосфера» было введено в науку французским философом Э. Леруа (1927). Ноосферой Леруа назвал оболочку Земли, включающую человеческое общество с его языком, индустрией, культурой и прочими атрибутами разумной деятельности.

Ноосфера, по мнению Э. Леруа, 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 представляет ноосферу не как нечто внешнее по отношению к биосфере, а как новый этап в развитии биосферы, заключающийся в разумном регулировании отношений человека и природы. Он же сформулировал концепцию автотрофности человека, в соответствии с которой ноосфера может рассматриваться как автотрофная система, в которой, благодаря человеческому разуму, созданы сорта культурных растений и породы домашних животных, ранее не существовавшие в природе и неспособные к самостоятельному существованию. Земледелие и скотоводство появились на Земле около 600 поколений людей назад. Они сделали человека независимым от стихийных катаклизмов природы. Кроме того, человечество благодаря развитию науки приобрело возможность синтезировать сложные органические вещества из неорганических, используя при этом разные источники энергии, в том числе и солнечную.

Науку управления взаимоотношениями между человеческим обществом и природой можно назвать ноогеникой. Основная цель ноо-геники - планирование настоящего во имя 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 форм растений, животных и микроорганизмов. Эти новые организмы 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.

### 25.2. ПУТИ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА НА ПРИРОДУ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КРИЗИС

На начальных этапах существования человеческого общества интенсивность воздействия людей на среду обитания не отличалась от воздействия других организмов. Получая от окружающей среды средства к существованию в таком количестве, которое полностью восстанавливалось за счет естественных процессов биотического круговорота, люди возвращали в биосферу то, что использовали другие организмы для своей 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 только не используемые другими видами организмов, но нередко и ядовитые. В результате этого биотический круговорот становится незамкнутым. Вода, атмосфера, почвы загрязняются отходами производства, вырубаются леса, истребляются дикие животные, разрушаются природные биогеоценозы. Изменяется течение многих геохимических процессов на Земле.

Нежелательные последствия неконтролируемой человеческой деятельности осознавали естествоиспытатели уже в конце XVIII - начале XIX в. (Ж.-Л.-Л. Бюффон; Ж.-Б. Ламарк). В настоящее время человечество стоит перед возможностью экологического кризиса, т.е. такого состояния среды обитания, которое вследствие произошедших в ней изменений оказывается непригодным 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 человека (см. п. 1.12).

По своим последствиям воздействия человеческого общества на среду обитания могут быть положительными и отрицательными. Последние особо привлекают к себе внимание. Основные пути воздействия людей на природу заключаются в расходовании естественных богатств в виде минерального сырья, почв, водных ресурсов; загрязнении среды, истреблении видов, разрушении биогеоценозов. Деятельность человека изменяет структуру земной поверхности, отчуждая под сельскохозяйственные угодья, строительство населенных пунктов, коммуникаций, водохранилищ территорию, занимаемую природными биогеоценозами. К настоящему времени так преобразовано более 20% суши.

Естественные богатства планеты делятся на невозполняемые и восполняемые. К первым, например, относят полезные ископаемые, запасы которых ограничены. Тенденцию в изменениях восполняемых природных ресурсов можно проследить на примере леса. В настоящее время лесами покрыто менее трети суши (без Антарктиды), тогда как в доисторические времена им было занято не менее 70%. Особенно пострадал лес в районах древних цивилизаций. Оголение горных склонов Ливана началось 5000 лет назад, когда по приказу царя Соломона 80 тыс. дровосеков вырубали для строительства дворца и храмов рощи 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 позапрошлом тысячелетии.

Уничтожение лесов, прежде всего, резко нарушает водный режим планеты. Это выражается в том, что прерывается поступление водяных паров в атмосферу с поверхности листьев растений, а также задержка воды в поверхностных слоях почвы за счет изменения ее структуры: безлесные участки земной поверхности обычно почти лишены рыхлого, богатого гумусом почвенного слоя, способного накапливать и удерживать воду. Уменьшаются запасы грунтовых вод, мелеют реки. Их дно покрывается илом, что приводит, в свою очередь, к уничтожению нерестилищ рыб и сокращению их численности. Талая вода и дождевые потоки смывают, а ветры, не сдерживаемые лесной преградой, выветривают почвенный слой. В результате возникает эрозия почвы. Древесина, ветви, кора, верхний слой почвы аккумулируют минеральные элементы питания растений. Уничтожение лесов ведет к вымыванию этих элементов из почвы и, следовательно, падению ее плодородия. С вырубкой лесов гибнут населяющие их птицы, звери, насекомые-энтомофаги. Вследствие этого 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 - существенная причина образования оврагов и селевых потоков. Во многих странах тропической зоны Африки, Азии, Центральной и Южной Америки в настоящее время наблюдается опустынивание ландшафтов. Так, только в течение XX в. большая часть острова Мадагаскар превратилась в полупустынную и даже пустынную зоны, восстановление исходных ландшафтов и биогеоценозов в которых становится практически невозможным. Таким образом, из-за нерационального землепользования человечество потеряло вследствие эрозии почв обширные территории, ставшие практически непригодными для земледелия. Так, за период, равный примерно 150 г., в США эрозия привела к резкому снижению плодородия почв на территории, равной 120 млн га. К не менее катастрофическим последствиям привело преобразование сложных экологических систем целинных степей Южной Сибири и Казахстана в пахотные земли в середине прошлого века. На большей части этой территории как ведение эффективного сельского хозяйства, так и восстановление их исходного состояния в настоящее время невозможно.

Сходная ситуация создалась и в среднеазиатском регионе, когда большая часть водного стока рек Аму-Дарья и Сыр-Дарья отводилась на хлопковые и рисовые поля. В результате размеры Аральского моря стали катастрофически быстро уменьшаться, резко возросла его соленость. Уменьшилось испарение воды с его поверхности, а климат в регионе стал существенно более сухим. Исчезла большая часть видов животных и растений, обитавших в нем и на прилегающих территориях. Условия жизни людей существенно ухудшились (см. также п. 13.1, рис. 13-2).

Одна из серьезнейших проблем современности - постепенное потепление климата планеты, связанного в первую очередь с выбросом в атмосферу промышленными предприятиями такого количества углекислого газа, большая часть которого не может быть утилизирована растениями в процессе фотосинтеза. В результате он накапливается в верхних слоях атмосферы и препятствует естественной теплоотдаче, создавая так называемый парниковый эффект. Температура атмосферы и верхних слоев земной поверхности при этом неуклонно повышается. Это приводит уже в настоящее время к катастрофическим результатам: таяние арктических и антарктических ледников сопровождается разрушением приполярных экологических систем. Исчезают или кардинально изменяются местообитания белых медведей, холодноводных ластоногих и китообразных, многих видов рыб и птиц. В тундровых экологических сообществах наблюдается таяние вечной мерзлоты и заболачивание обширных равнинных пространств. Прогнозируется дальнейшее повышение уровня мирового океана, которое может грозить существованию ряда океанических островов с низменным рельефом и многим странам, расположенным вдоль берегов морей и океанов. В то же время усиленное таяние высокогорных ледников в Гималаях, Андах, Альпах, на Кавказе, Памире и Тянь-Шане может вызвать мощные наводнения, приводящие к катастрофическим последствиям.

Повышение температуры прямо сказывается и на экологических системах и видах, непосредственно не связанных с существованием на океанических побережьях. Так, у многих видов животных с эпигамным определением пола, например, у ряда черепах и крокодилов, при изменении температуры инкубации яиц даже на несколько градусов резко изменяется соотношение полов в потомстве. Преимущественное появление особей одного пола может быстро привести к вымиранию вида.

Другая серьезная проблема потепления климата - то, что для разных видов растений и животных, создающих столь важное для сохранения и развития биосферы биологическое разнообразие, датчиками времени, определяющего их жизненные циклы, являются разные факторы абиотической природы. Так, время начала вегетации, цветения и плодоношения одних видов растений зависит в основном от температуры среды, других

- от смены засушливого периода влажным, в то время как третьи более отчетливо реагируют на фотопериодизм, то есть на изменение продолжительности дня и ночи. В животном мире наблюдаются те же закономерности: у одних видов период размножения приурочен ко времени максимальной доступности продуктов питания, у других определяется температурой среды, а у третьих - тем же фотопериодизмом. При этом общее повышение температуры на Земле приводит к более раннему наступлению весны в зонах умеренного и холодного климата. У многих видов растений при этом раньше начинается вегетационный период. Раньше и быстрее идет развитие личинок насекомых, питающихся зелеными частями растений. При этом птицы, выкармливающие птенцов личинками насекомых и ориентирующиеся в первую очередь по весеннему укорочению темного и удлинению светлого промежутка суток, прилетают в северные широты в то время, когда личинок уже не остается. Им нечем выкармливать потомство и поэтому в настоящее время в Евразии и в Северной Америке наблюдается резкое снижение численности мелких перелетных насекомоядных птиц, уменьшается и их видовое разнообразие. Сходные данные получены при изучении разных экологических систем и на разных континентах. Считается, что продолжающаяся рассинхронизация природно-климатических явлений и жизненных циклов видов растений и животных при дальнейшем повышении температуры на Земле может привести к вымиранию многих форм жизни, уменьшению биоразнообразия и, как следствие, к снижению устойчивости биосферы как целостной системы. С другой стороны, освобождение ранее занятых экологических ниш может привести к активизации микроэволюционных процессов и видообразования, в результате которых возможно возникновение новых экосистем, которые окажутся более устойчивыми в новых условиях.

Потепление атмосферы как прямым, так и косвенным образом сказывается и на здоровье человека. Жители умеренного пояса часто с трудом переносят необычно высокую температуру в летний период.

В настоящее время наблюдается постепенное расселение переносчиков возбудителей тропических и субтропических инфекционных и паразитарных заболеваний, в частности, комаров, в более северные области. Так, на территории США к 1980 г. была полностью уничтожена малярия во всех штатах, кроме Калифорнии. В настоящее время она вновь встречается в большинстве южных штатов и даже в ряде северных. Лихорадка Денге - типичное тропическое заболевание по происхождению, однако сейчас оно отмечается далеко за пределами тропического пояса - в США и даже на самом юге Аргентины и Чили, то есть в зоне умеренного климата.

Другая не менее важная проблема существования биосферы на современном этапе - разрушение озонового слоя в верхних слоях атмосферы химическими соединениями хлора и фтора, применяющимися в широких масштабах в химической промышленности и в технике при изготовлении холодильных камер и средств пожаротушения. Озоновый слой атмосферы - совершенный фильтр жестких ультрафиолетовых лучей, излучаемых солнцем. Он располагается на высоте 45 км над земной поверхностью, и его толщина составляет около 25 км. Жизнь появилась на суше нашей планеты только тогда, когда озоновый слой стал достаточно толстым, чтобы защитить ее от ультрафиолетовых лучей. Известно, что уменьшение количества озона даже на 1% приводит к увеличению частоты меланомы кожи у человека на 6%. В средних широтах уже сейчас отмечено уменьшение толщины озонового слоя на 3% в результате чего число случаев меланомы выросло более чем на 20%. Меланома - одна из самых злокачественных форм опухолей. В связи с огромной экологической важностью озонового слоя атмосферы человечеству необходимо полностью отказаться от применения в промышленности любых разрушающих озон веществ.

Промышленные отходы, пестициды, применяемые для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур, радиоактивные вещества, образуемые, в частности, при

испытании ядерного и термоядерного оружия, загрязняют природную среду. Так, только автомобили в крупных городах за год выбрасывают в атмосферу около 50 млн м<sup>3</sup> 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 неконтролируемого использования количество инсектицида ДДТ (по данным 50-х гг.), находящегося в распыленном состоянии на обширных территориях планеты и вредного для живых организмов, достигало 1 млн т. Троекратная обработка в 60-е гг. XX в. инсектицидом, сходным с ДДТ, района живописного оз. Клири в США привела к почти полному уничтожению популяции гагар, достигавшей 1000 пар.

К числу отрицательных влияний человека на биосферу относятся также нерегулируемый промысел рыбы, млекопитающих, беспозвоночных, водорослей, изменение химического состава вод, воздуха, почвы в результате сбросов отходов промышленности, транспорта и сельскохозяйственного производства. При этом уменьшается не только число диких животных и дикорастущих растений на Земле, но и бесследно исчезает их естественная среда обитания. Многие виды животных и растений прекращают свое существование, не будучи изученными и даже описанными. Считая с 1600 г., человеком было истреблено более 160 видов и подвидов птиц и около 100 видов млекопитающих. В настоящее время около 600 видов позвоночных животных находятся на грани полного истребления. К ним относятся киты, многие виды австралийских сумчатых, крокодилы, бегемоты, носороги, ряд крупных хищников.

Отдельные виды животных и растений 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 естественные биоценозы, а многие виды диких животных и растений неспособны обитать в очеловеченной среде.

Уменьшение биологического разнообразия в природе приводит к упрощению экологических систем и нарушению биогенной миграции атомов. В результате подрывается устойчивость как локальных биогеоценозов, так и в конечном счете биосферы в целом.

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, 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.

Быстрорастущее в основном за счет экономически слаборазвитых стран (см. рис. 25.1, 25.2) народонаселение Земли в недалеком будущем может стать самой серьезной проблемой дальнейшего существования человечества и биосферы в целом. Для оценки динамики роста населения в будущем в конкретных странах и регионах могут служить так называемые популяционные пирамиды, представляющие собой графические изображения числа людей в каждой возрастной категории, выраженные в процентах. Обычно численность мужчин и женщин приводится отдельно, так как продолжительность жизни женщин больше, чем мужчин. Популяционные пирамиды, по форме близкие к прямоугольнику, отражают состояние стабильности: популяции не имеют тенденций ни к сокращению численности, ни к быстрому росту в будущем. Треугольная форма характеризует такое состояние популяции, при котором в ближайшем будущем можно ожидать бурного роста численности, так как большинство населения еще не достигло детородного возраста. Пирамиды, более узкие у основания и широкие ближе к вершине,

характеризуют популяции, численность населения которых имеет явные тенденции к уменьшению, а возможно, и к вымиранию. На рисунке изображены популяционные пирамиды Швеции и Кении. В Швеции лишь 20% популяции имеют возраст меньше 15 лет, в то время как в Кении - почти 50%. Плодовитость женщин Швеции составляет в среднем 1,6 ребенка, а в Кении - 4,4. Из этого следует, что менее чем за 35 лет население Кении должно утроиться, а население Швеции останется неизменным (рис. 25.3).

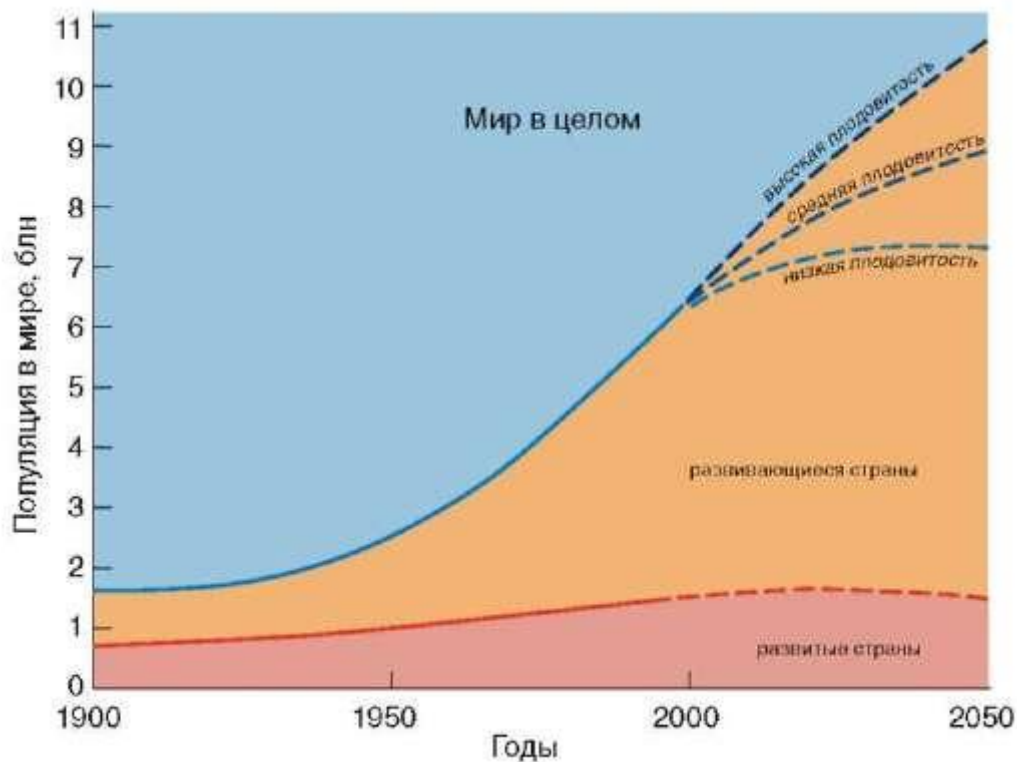


Рис. 25.1. Динамика роста народонаселения в развитых странах и в развивающихся странах с разными показателями плодовитости

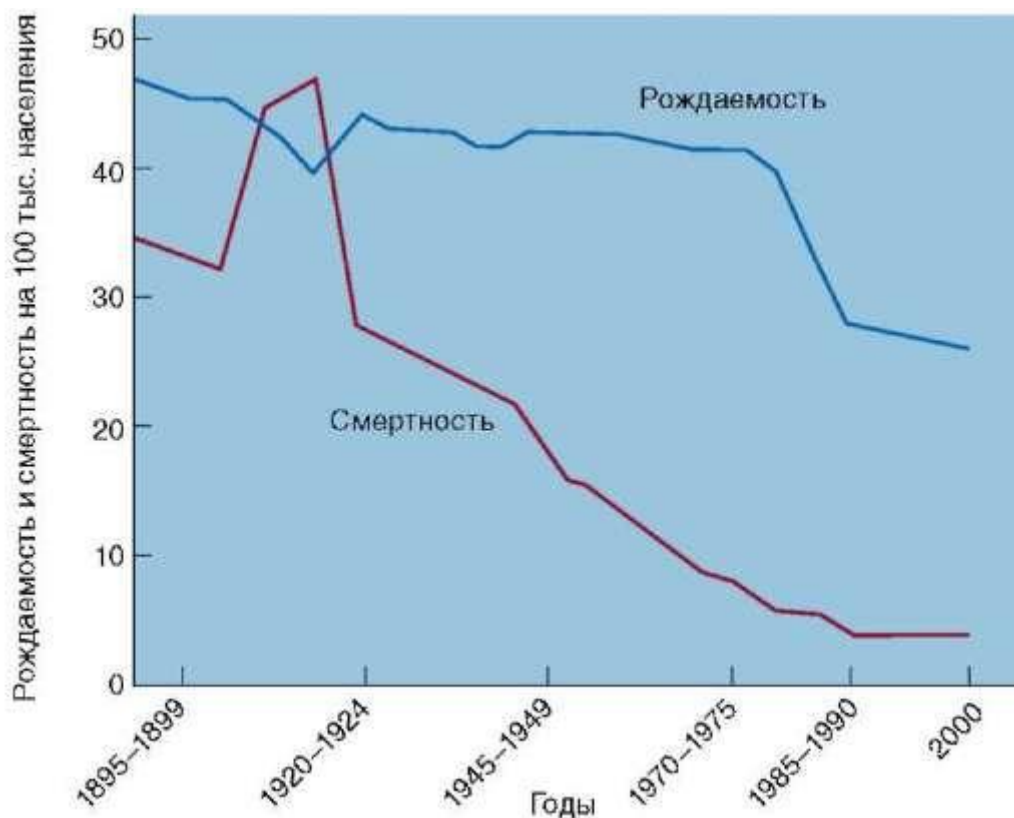


Рис. 25.2. Показатели рождаемости и смертности в Мексике на протяжении 100 лет

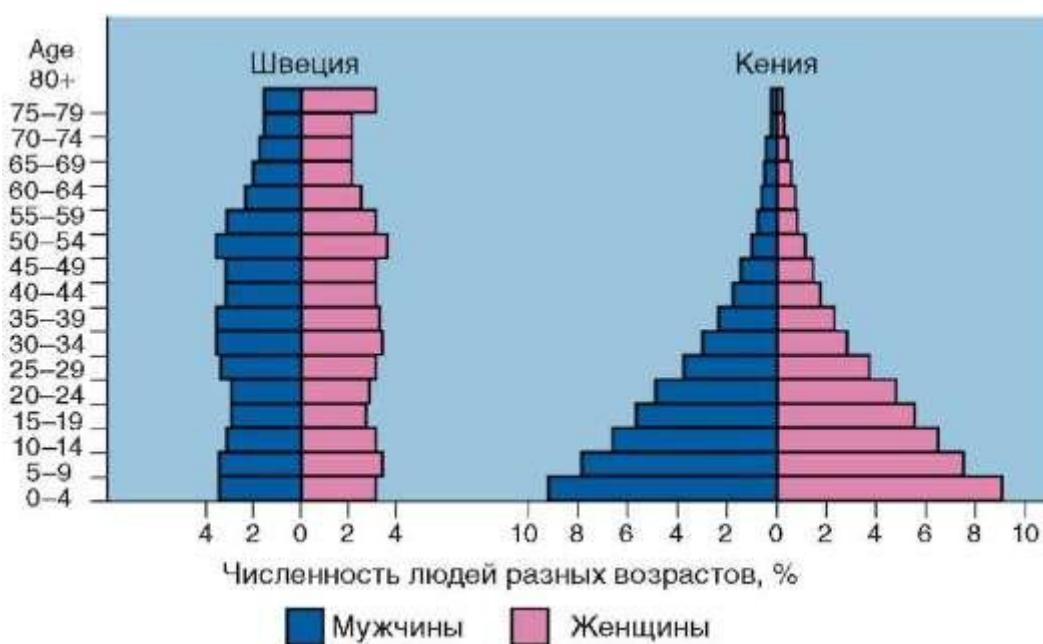


Рис. 25.3. Пирамиды численности населения по возрастам в Швеции и в Кении

В настоящее время ежегодно население Земли увеличивается на 82 млн человек, что составляет 1 млн за 5 дней, или 150 человек в минуту. Если в 2000 г. численность населения только в Индии достигла 1 млрд человек, то, в соответствии с современными расчетами, в 2050 г. она должна составить 1,6 млрд. В настоящее время 90% населения живет в развивающихся странах и только 10% - в экономически развитых. Площадь поверхности суши на планете равна  $1,5 \cdot 10^{14} \text{ м}^2$ , что достаточно для размещения 15-20

млрд человек со средней плотностью 300-400 человек на 1 км<sup>2</sup>, 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 нехватку продуктов. 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 недостаточной энергооборуженности сельского хозяйства. Так, в Японии с одного гектара сельскохозяйственных угодий получают в 5 раз больший урожай, чем в Индии, затрачивая при этом в 20 раз больше электроэнергии и в 20-30 раз больше удобрений и пестицидов.

Рост материального благосостояния, образовательного уровня населения, доступная медицина и социальная поддержка небогатых семей в некоторых развивающихся странах показали, что затормозить неконтролируемый рост народонаселения возможно. Так, в ряде африканских стран за несколько последних лет благодаря реализации соответствующих программ годовой прирост населения снизился более чем в два раза. Считается, что перечисленные меры могут привести к относительной стабилизации численности населения Земли к середине текущего столетия на уровне 8-9 млрд человек. Однако при этом трудно ожидать одинаково высокого уровня жизни всех людей.

Наряду с ростом размеров человеческих популяций, ведущим экологическим фактором, влияющим на способность человечества существовать в составе биосферы, является уровень потребления природных ресурсов в расчете на одного человека. Известно, что наиболее богатая часть человечества, составляющая 20% всего населения Земли, потребляет 86% ресурсов и выделяет 53% углекислого газа, в то время как 20% наиболее бедного населения использует лишь 13% ресурсов и выделяет в атмосферу только 3% двуокиси углерода. В этом отношении важен такой экологический показатель взаимоотношений человека со средой обитания, как площадь поверхности Земли, которая может поддерживать существование человека с уровнем потребления, характерным для данной конкретной популяции, на протяжении всей его жизни. Этот показатель включает пахотные земли, используемые для получения разнообразных пищевых продуктов, участки нетронутой природы, дающие строительные материалы, служащие источником дополнительных продуктов питания и потребляющие углекислый газ и другие отходы, производимые человеком в процессе жизни и трудовой деятельности. На рис. 25.4 видно, что жителю США при его современном потреблении необходимо в 10 раз больше земной поверхности, чем гражданину Индии.

Расчеты показывают, что уже сейчас объем ресурсов, потребляемых человечеством, примерно на одну треть больше, чем тот уровень, который может быть без ущерба обеспечен биосферой. А если уровень потребления всех людей Земли рассчитывать по образцу современных европейских и североамериканских популяций, то уже существующему человечеству были бы необходимы еще две дополнительные планеты, соответствующие своими характеристиками Земле.



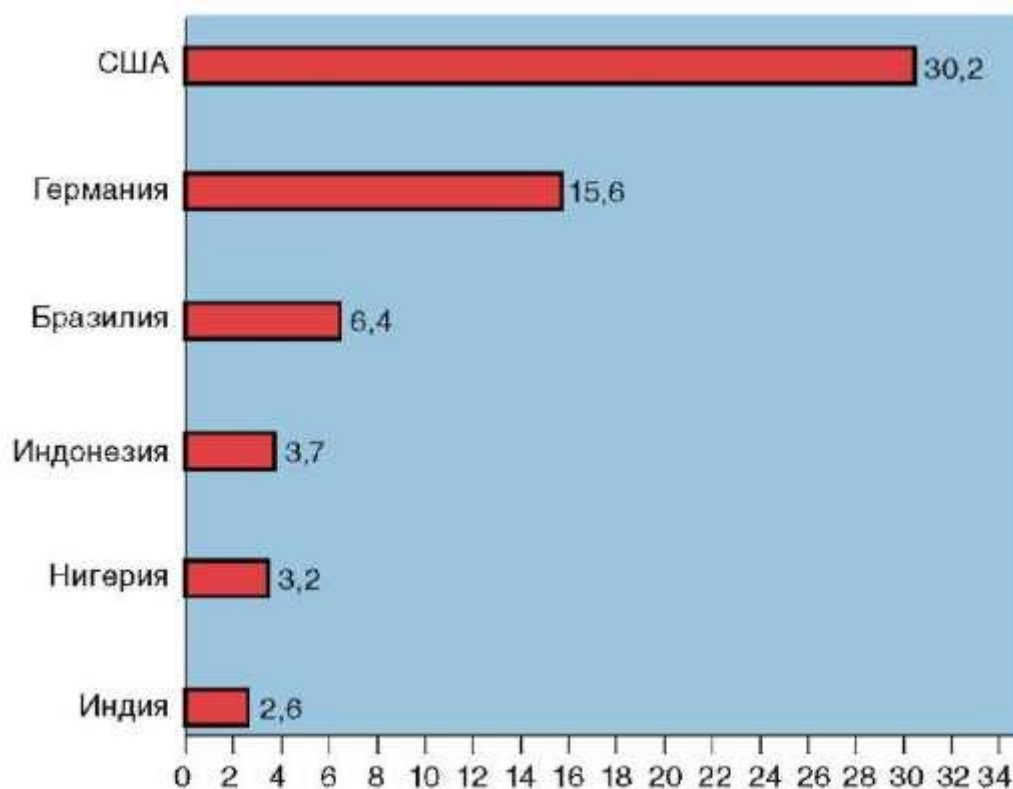


Рис. 25.4. Размеры участков земли, необходимых для поддержания жизнедеятельности одного человека в разных странах. Учтены не только посевные площади, использующиеся для получения пищевых продуктов, но и площадь лесов и других зеленых насаждений, необходимых для утилизации углекислого газа, выделяющегося при сжигании ископаемого топлива

Развитие современной науки привело к созданию нанотехнологий, с помощью которых создаются материалы с принципиально новыми свойствами и функциями. Эти технологии представляют собой манипуляции с атомами, молекулами и элементарными молекулярными системами размерами от 1 до 100 нм. Показано, что наночастицы даже такого химически инертного элемента, как золото, способны нарушать структуру нуклеопротеидов в созревающих и зрелых сперматозоидах мышей. Точный механизм цитотоксического эффекта наночастиц золота пока неясен, однако известно, что они располагаются в широкой борозде двойной спирали ДНК, что может приводить к изменению физико-химических свойств генетического материала. Кроме того, известно, что наночастицы золота легко проникают в ядра и жгутики сперматозоидов человека, приводя к нарушению их структуры и функций.

Японскими исследователями были созданы искусственные молекулы, построенные по принципу комплементарности из синтетических нуклеотидов, имеющие ряд свойств, характерных для ДНК. Дальнейшие разработки в этой области могут привести к созданию живых существ неприродного происхождения. Обладая фундаментальными свойствами живых систем, но имея принципиально другое строение и иные энергетические характеристики, встраиваясь в биосферу, они могут стать новым фактором, влияющим на естественные биологические процессы на Земле. Нельзя исключать возможность возникновения на их основе новых экологических систем, способных эффективно конкурировать с естественными биогеоценозами и в конечном счете замещать их. Это может грозить в конечном счете комплексной перестройкой биосферы в целом или даже ее разрушением.

Перечисленные факты объясняют необходимость тщательного и комплексного санитарно-гигиенического контроля наноматериалов и нанотехнологий, все чаще используемых в научных исследованиях и в промышленности.

Таким образом, будущее человека в составе биосферы зависит от того, сумеет ли он создать на Земле такой мир, который мог бы поддерживать его существование. Один из путей к этому - разумное ограничение как роста народонаселения, так и потребления невозполнимых природных ресурсов.

Деятельность людей, преобразующая природу, неизбежна, так как с ней связано современное и будущее благосостояние населения. Современное человечество располагает исключительно мощными факторами воздействия на природу планеты, которое по своим последствиям может быть и отрицательным, и положительным. Следование принципу научно обоснованного рационального природопользования позволяет получить в целом позитивный итог.

Широкое использование возобновляемых и экологически чистых источников энергии, таких как ветровая, солнечная, энергия приливов, отливов и прибоя на морских и океанических побережьях, глубинных геотермальных вод, энергия речного стока, - один из путей рационального природопользования. Примеры успешного использования перечисленных источников энергии в хозяйстве - создающиеся в разных странах океанические суда, передвигающиеся за счет энергии солнца, ветра и волн. Новое направление в развитии энергетики - получение и использование биотоплива из продуктов растительного происхождения. В Голландии получены прогрессивные сорта быстрорастущего и высокоурожайного масличного растения *Comelina sativa*, из масла семян которого получают высококачественное топливо, используемое в промышленности. В декабре 2009 г. голландской авиакомпанией КЪМ из аэропорта Амстердама был осуществлен первый полет самолета BOEING-747-400 с пассажирами на борту, заправленного горючим, на 50% состоящим из продуктов переработки семян этого растения. В Швеции созданы и выращиваются на обширных площадях гетерозис-ные сорта обыкновенной сосны, обладающие способностью к необычайно быстрому росту и дающие большую биомассу, используемую в брикетированном виде для отопления жилищ в сельской местности. Использование атомного горючего при условии глубокой научной проработки также может способствовать решению проблемы обеспечения человечества объемом энергии, достаточным для дальнейшего развития ноосферы.

Преобразующая природу деятельность людей неизбежна, так как с ней связано дальнейшее существование и благосостояние населения. Современное человечество располагает исключительно мощными факторами воздействия на природу планеты, которое по своим последствиям может быть как отрицательным, так и положительным. Следование принципу научно обоснованного рационального природопользования позволяет получить в целом позитивный итог.

Вопросы для самоконтроля

1. Какие компоненты входят в состав биосферы?
2. Какова роль живых организмов в биосфере?
3. Какова роль человека в биосфере?
4. Что означает термин «ноосфера»?
5. Каковы возможные пути выхода из антропогенного экологического кризиса?

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Акифьев А.П.* Генетика и судьбы. - М.: Центрполиграф, 2001. - 318 с.
- Алексеев В.П., Першиц А.И.* История первобытного общества. - М: Высшая школа, 2001. - 315 с.
- Белоусов Л.В.* Введение в общую эмбриологию. - М.: Изд-во МГУ, 1980. - 216 с.
- Белоусов Л.В.* Основы общей эмбриологии. - М.: Изд-во МГУ и Наука, 2005. - 368 с.
- Бочков Н.П.* Клиническая генетика. - М.: ГЭОТАР-Медиа, 2001. - 448 с.
- Вальковж Э.И.* Общая и медицинская эмбриология. - Ростов н/Д: Феникс, 2008. - 396 с.
- Вернадский В.И.* Начало и вечность жизни. - М.: Советская Россия, 1989. - 704 с.
- Вернадский В.И.* Размышления натуралиста, книга 2. Научная мысль как планетарное явление. - М.: Наука, 1977. - 191 с.
- Вишняцкий Л.Б.* История одной случайности. - Фрязино: Век 2, 2005. - 240 с.
- Воронцов Н.Н.* Развитие эволюционных идей в биологии. - М.: КМК, 2004. - 430 с.
- Галимов Э.М.* Феномен жизни: между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. - М.: Едиториал УРСС, 2001. - 256 с.
- Геномика - медицине / В.И. Иванов, Л.Л. Киселев (ред.). - М.: Академкнига, 2005. - 392 с.
- Геном, клонирование, происхождение человека / Л.И. Корочкин (ред.). - Фрязино: Век 2, 2004. - 222 с.
- Гинтер Е.К.* Медицинская генетика. - М.: Медицина, 2003. - 448 с.
- Гилберт С.* Биология развития: в 3 т. - М.: Мир, 1994.
- Глед Дж.* Будущая эволюция человека. Евгеника XXI века. - М.: Изд-ль Захаров, 2005. - 176 с.
- Давиденкова Е.Ф., Либерман И.С.* Клиническая генетика. - Л.: Медицина, 1975. - 432 с.
- Давыдовский И.В.* Общая патология человека. - М.: Медицина, 1969. - 611 с.
- Давыдовский И.В.* Проблема причинности в медицине. - М.: Медицина, 1962. - 244 с.
- Данилов Р.К., Боровая Т.Г.* Общая и медицинская эмбриология. - СПб.: Спецлит, 2003. - 231 с.
- Делоне Н.Л.* Человек, Земля, Вселенная. - М.; Воронеж: Истоки, 2007. - 148 с.
- Джуан С.* Странности нашего тела. - М.: Рипол классик, 2007. - 556 с.
- Дольник В.Р.* Непослушное дитя биосферы. - СПб.: ЧеРо-на-Неве, Паритет, 2003. - 320 с.
- Дубинин Н.П.* Что такое человек. - М.: Мысль, 1983. - 334 с.
- Жимухев И.Ф.* Общая и молекулярная генетика. - Новосибирск: Изд-во Новосибирского университета, Сибирское университетское изд-во, 2002. - 560 с.
- Зотин А.И., Зотина Р.С.* Феноменологическая теория развития, роста и старения организма. - М.: Наука, 1993. - 364 с.
- Иванов В.И.* Генетика. - М.; Академкнига, 2006. - 638 с.

- Иванов В.И., Киселев Л.Л.* Геномика - Медицине. - М.: Академкнига, 2005. - 392 с.
- Иванова-Казас О.М.* Бесполое размножение животных. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1977. - 240 с.
- Карлсон Б.* Основы эмбриологии по Пэттену. - 2 т. - М.: Мир, 1983. *Клаг У., Каммингс М.* Основы генетики. - М.: Техносфера, 2007. - 893 с.
- Корожкин Л.И.* Биология индивидуального развития. - М.: Изд-во МГУ, 2002. - 264 с.
- Колупаев Т.П., Клюжнев В.М., Лакосина Н.Д., Журавлев Т.П.* Экспедиция в гениальность. - М.: Новь, 1998. - 596 с.
- Лобашев М.Е.* Генетика. - Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1967. - 751 с.
- Лысов П.К., Акифьев А.П., Добротина Н.А.* Биология с основами экологии. - М.: ВШ, 2007. - 655 с.
- МакКонки Э.* Геном человека. Мир биологии и медицины. - М.: Техносфера, 2008. - 288 с.
- Милованов А.П., Савельев С.В., ред.* Внутриутробное развитие человека. - М.: Изд-во МДВ, 2006. - 384 с.
- Моррис Д.* Голая обезьяна. - СПб.: Амфора-Эврика, 2001. - 267 с.
- Мутовин Т.Р.* Клиническая генетика. - М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010. - 832 с.
- Мушкамбаров Н.Н., Кузнецов С.Л.* Молекулярная биология. - М.: МИА, 2003. - 544 с.
- Опарин А.И.* Возникновение жизни на Земле. - М.: Изд-во АН СССР, 1957. - 458 с.
- Пальцев М.А., Иванов А.А., Северин С.Е.* Межклеточные взаимодействия. - М.: Медицина, 2003. - 288 с.
- Пальцев М.А., ред.* Введение в молекулярную медицину. - М.: Медицина, 2004. - 496 с.
- Происхождение предбиологических систем / С. Фокс (ред.).* - М.: Мир, 1966. - 462 с.
- Пузырев В.П., Степанов В.А.* Патологическая анатомия генома. - Новосибирск: Сибирское предприятие РАН Наука, 1997. - 224 с.
- Ридли М.* Геном. Автобиография вида в 23 главах. - М.: Эксмо, 2008. - 432 с.
- Рогинский Я.Я., Левин М.Т.* Антропология. - М.: ВШ, 1978. - 528 с.
- Рэфф Р., Кофмен Т.* Эмбрионы, гены и эволюция. - М.: Мир, 1989. - 402 с.
- Сингер М., Берг П.* Гены и геномы. - Т. 1 и 2. - М.: Мир, 1998. - 764 с.
- Тарантул В.З.* Геном человека. Энциклопедия, написанная четырьмя буквами. - М.: Языки славянской культуры, 2003. - 392 с.
- Тарасов В.В.* Эпидемиология трансмиссивных болезней. - М.: Изд-во МГУ, 2002. - 332 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В.* Избранные труды. Генетика. Эволюция. Биосфера. - М.: Медицина, 1996. - 480 с.
- Токин Б.П.* Общая эмбриология. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. - 456 с.
- Фогель Ф., Мотульски А.* Генетика человека: в 2 т. - М.: Мир, 1990.
- Фокс С., Дозе К.* Молекулярная эволюция и возникновение жизни. - М.: Мир, 1975. - 374 с.

- Фолсом К.* Происхождение жизни. - М.: Мир, 1982. - 160 с.
- Хаитов Р.М., Игнатьева Т.А., Сидоровиг И.Т.* Иммунология. - М.: Медицина, 2002. - 536 с.
- Хрисанфова Е.Н., Перевозчиков И.В.* Антропология. - М.: Изд-во МГУ, 2002. - 400 с.
- Хрущов Н.Т.* Гистогенез соединительной ткани. - М. Наука, 1976. - 118 с.
- Чайковский Ю.В.* Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. - 712 с.
- Ченцов Ю.С.* Введение в клеточную биологию. - М.: Академкнига, 2004. - 495 с.
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. - Л.: Наука, 1969. - 493 с.
- Элиот В., Элиот Д.* Биохимия и молекулярная биология. - М.: Изд-во НИИ Биомедхимии РАМН, 1999. - 373 с.
- Ярыгин В.Н.* Биология здоровья. // Труды VI Российского национального конгресса «Человек и лекарство». - М.: ГЭОТАР-Медиа, 1999. - С. 104-113.
- Ярыгин В.Н., Ярыгин К.Н.* Исследования в области стволовых клеток - ключ к пониманию механизмов регенерации тканей // Вопросы морфологии и патологии (памяти засл. деятеля науки РСФСР проф. Н.Е. Ярыгина) . - М.: Изд-во РГМУ, 2007. - С. 132.
- Biology: 7th edition. / P.H. Raven, G.B. Johnson, J.B. Losos, S.R. Singer (eds.). - Boston: McGrawHill, Higher Education, 2005. - 1250 p.
- Carlson B.M.* Principles of Regenerative Biology. - AP-Elsevier, Amsterdam, 2007. - P. 379.
- Developmental biology: 7th ed. / S.F. Gilbert. - Sunderland (MA): Sinauer Associates; 2003. - 838 p.
- Drews U.* Color atlas of embryology. - Thieme Medical Publishers. - N.Y, 1995. - 385 p.
- Genomes 3 / T.A. Brown (ed.). - Garland Science Publishing. - N.Y., 2007. - 713 p.
- Eddlestone M., Pierni S., Wilkinson R.* Oxford Handbook of Tropical Medecine. - Oxford University Press, 2009. - 712 p.
- Kornberg A.* Support for basic biomedical research: how scientific breakthroughs occur // The future of biomedical research, C.E. Barfield and L.R. Smith (eds). - American Enterprise Institute and The Brookings Institution, 1997. - P. 35-41.
- Molecular Biology of the Cell: 4th ed. / B. Alberts, A. Johnson et al. (eds). - Garland Science, N.Y., 2002. - 1463 p.
- Peters W., Pasvol G.* Tropical Medicine and Parasitology. - Mosby, 2002. - 270 p.*Sadler T.W.* Langman's medical embryology: 9th ed. - Lippincott Williams & Wilkins, 2003. - 534 p.
- Saller K.* Leitfaden der Anthropologie. - Verlag von Julius Springer, 1930. - 284 p. The Evolution of the Genome / T.R. Gregory (ed.). - Elsevier-Academic Press, Amsterdam, Boston, 2005. - 740 p.
- Wolpert L.* Principles of the development / 3rd ed. - Oxford University Press. 2007. - 552 p.