

А.П. Пехов

**Биология:
медицинская
биология, генетика
и паразитология**

<http://www.studentlibrary.ru/book/ISBN9785970430729.html>

ISBN 978-5-9704-3072-9.

Год издания 2014

Оглавление

От автора	6
Краткая история биологии.....	6
МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	10
БИОЛОГИЯ - ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА МЕДИЦИНЫ	12
Глава I. Сущность жизни, свойства и уровни организации живого.....	14
1.1 СУЩНОСТЬ И СУБСТРАТ ЖИЗНИ	14
1.2 СВОЙСТВА ЖИВОГО	15
1.3 УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО	17
Глава II. Клетка - основа жизни	21
2.1 ИСТОРИЧЕСКИЕ СВЕДЕНИЯ	21
2.2 МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КЛЕТОК.....	22
Глава III. Обмен веществ и энергии	29
3.1 АНАБОЛИЗМ И КАТАБОЛИЗМ	30
3.2 ПОСТУПЛЕНИЕ ВЕЩЕСТВ В КЛЕТКИ.....	32
3.3 ФОТОСИНТЕЗ.....	34
3.4 ДЫХАНИЕ (ПОДГОТОВКА ЭНЕРГИИ К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ).....	36
3.4 ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКАХ.....	43
3.5 МЕТАБОЛИЗМ НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМОВ.....	45
3.6 ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТИПОВ ОБМЕНА	45
Глава IV. БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ	47
4.1 ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ	49
4.2 СПЕРМАТОГЕНЕЗ И ОВОГЕНЕЗ.....	53
4.3 ОВОГЕНЕЗ И ЯЙЦЕКЛЕТКИ	60
4.4 ОПЛОДОТВОРЕНИЕ.....	61
4.5 ЧЕРЕДОВАНИЕ ГАПЛОИДИИ И ДИПЛОИДИИ. ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ	63
4.6 ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ. ГЕРМАФРОДИТИЗМ.....	63
4.7 ПРОИСХОЖДЕНИЕ СПОСОБОВ РАЗМНОЖЕНИЯ	64
4.8 ЕДИНСТВО РОСТА И РАЗВИТИЯ	65
4.9 ОНТОГЕНЕЗ И ЕГО ТИПЫ. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА.....	66
4.10 ПРОЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ.....	66
4.11 ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ.....	67
4.12 ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ.....	75

4.13 ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ	83
Глава V. Наследственность и изменчивость. Генетический материал	85
5.1 НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И НЕПРЕРЫВНОСТЬ ЖИЗНИ	85
5.2 НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И СРЕДА	86
5.3 МЕТОДЫ И УРОВНИ ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	90
5.4 НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ КАК ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ	92
5.5 ЯДЕРНЫЕ (ХРОМОСОМНЫЕ) ДЕТЕРМИНАНТЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	104
5.6 ЭКСТРАЯДЕРНЫЕ (ЭКСТРАХРОМОСОМНЫЕ) ДЕТЕРМИНАНТЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ	106
5.7 ТРАНСПОЗИРУЕМЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ	109
5.8 РЕПЛИКАЦИИ ДНК И ХРОМОСОМ	110
Глава VI. Закономерности передачи генетической информации. Генетическая организация хромосом	117
6.1 ДОМИНАНТНОСТЬ И РЕЦЕССИВНОСТЬ	117
6.2 РАСЩЕПЛЕНИЕ (СЕГРЕГАЦИЯ) ГЕНОВ	120
6.3 НЕЗАВИСИМОЕ ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНОВ	124
6.4 ХРОМОСОМНЫЕ ОСНОВЫ РАСЩЕПЛЕНИЯ И НЕЗАВИСИМОГО ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЕНОВ	132
6.5 НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ, СЦЕПЛЕННАЯ С ПОЛОМ	133
6.6 СЦЕПЛЕНИЕ И КРОССИНГОВЕР	136
6.7 МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ РЕКОМБИНАЦИИ	140
6.8 ЛИНЕЙНЫЙ ПОРЯДОК И ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ГЕНОВ	141
6.9 СОВРЕМЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ ГЕНОВ	142
Глава VII. Экспрессия генов.....	145
7.1 СТРУКТУРА И СВОЙСТВА ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОДА.....	146
7.2 ТРАНСКРИПЦИЯ	148
7.3 МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД	154
7.4 УНИВЕРСАЛЬНОСТЬ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОДА.....	155
7.5 МУТАЦИИ	156
7.6 МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ МУТАЦИЙ.....	163
7.7 ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОВРЕЖДЕНИЙ ДНК.....	166
7.8 ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ	169
7.9 ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНОВ	174
Глава VIII. Нормальная и патологическая наследственность человека.....	177

8.1 НОРМАЛЬНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ	181
8.2 НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ПОВЕДЕНИЕ.....	188
8.3 ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНДИВИДУАЛЬНОСТЬ.....	190
8.4 ПАТОЛОГИЧЕСКАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ	191
8.5 НАСЛЕДСТВЕННАЯ ПАТОЛОГИЯ, ОБУСЛОВЛЕННАЯ МУТАЦИЯМИ ГЕНОВ	192
8.6 НАСЛЕДСТВЕННАЯ ПАТОЛОГИЯ, ОБУСЛОВЛЕННАЯ МУТАЦИЯМИ ХРОМОСОМ.....	199
8.7 НАСЛЕДСТВЕННАЯ ПАТОЛОГИЯ, ОБУСЛОВЛЕННАЯ МИТОХОНДРИАЛЬНЫМИ ГЕНАМИ.....	206
8.8 БОЛЕЗНИ С НАСЛЕДСТВЕННЫМ ПРЕДРАСПОЛОЖЕНИЕМ	207
Глава IX. Теория эволюции	208
9.1 ВЗГЛЯДЫ НА ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЮ ЖИЗНИ В ПРОШЛОМ	208
9.2 Ч. ДАРВИН И ЭВОЛЮЦИЯ	213
9.3 СИНТЕЗ ДАРВИНИЗМА И ГЕНЕТИКИ.....	214
9.4 СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЖИЗНИ	215
9.5 ХОД, ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ	218
9.6 УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ.....	231
Глава X. Человек и паразитизм (основы медицинской паразитологии)	232
10.1 КЛАССИФИКАЦИИ ОРГАНИЗМОВ.....	235
10.2 ТИП ПРОСТЕЙШИЕ (<i>PROTOZOA</i>)	239
10.3 ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ (<i>TRACHEATA</i>).....	307
Глава XI. Происхождение человека.....	334
11.1 ВЗГЛЯДЫ НА АНТРОПОГЕНЕЗ В ПРОШЛОМ	335
11.2 КОНЦЕПЦИЯ ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА	336
11.3 ЭТАПЫ АНТРОПОГЕНЕЗА	338
11.4 ПРАРОДИНА ЧЕЛОВЕКА.....	346
11.5 ФАКТОРЫ АНТРОПОГЕНЕЗА.....	347
11.6 РАСЫ И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ	348
11.7 РАСИЗМ	356
11.8 ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОВРЕМЕННОГО ЧЕЛОВЕКА	358
11.9 КУЛЬТУРНОЕ РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА.....	360
Глава XII. Эволюция систем органов	363
12.1 ПОКРОВЫ ТЕЛА	363

12.2 СКЕЛЕТ	363
12.3 ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА.....	366
12.4 ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА.....	367
12.5 КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА	367
12.6 ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА.....	369
12.7 НЕРВНАЯ СИСТЕМА	371
12.8 РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА.....	372
Глава XIII. Организм и среда	374
13.1 АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ.....	374
13.2 БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ.....	378
13.3 ИММУНИТЕТ.....	379
Глава XIV. Биосфера и человек	385
14.2 ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНИЗМОВ В ЭКОСИСТЕМАХ.....	390
14.3 ВОЗДЕЙСТВИЕ ЧЕЛОВЕКА НА БИОСФЕРУ	390
14.4 ВОПРОСЫ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ И СРЕДЫ ОБИТАНИЯ	394
Глава XV. Генетическая инженерия.....	396
15.1 ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ И ЕЕ ИНСТРУМЕНТЫ	397
15.2 КЛЕТОЧНАЯ ИНЖЕНЕРИЯ	405
15.3 ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНЖЕНЕРИЯ И МЕДИЦИНА	408
15.4 ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНЖЕНЕРИИ.....	410
Глава XVI. Философские, социальные и этические проблемы биологии	413
Приложения	421

От автора

Работая над учебником, мы стремились показать, что биология характеризуется исключительно широким перечнем разрабатываемых фундаментальных проблем, начиная с исследований элементарных клеточных структур и реакций, протекающих в клетках, и заканчивая познанием процессов, развернутых и развивающихся на глобальном (биосферном) уровне. Были рассмотрены материалы, касающиеся молекулярных основ строения и активности клеток, генетической роли нуклеиновых кислот, теории генетической информации, обоснования теории эволюции. Особое внимание уделено роли и дальнейшему развитию генной и клеточной инженерии.

Медицинская биология и генетика - это современный комплекс наук об организме человека, его росте, развитии, наследственности и изменчивости, происхождении и географическом распространении, о популяциях и расах человека, о взаимодействиях человека со средой. Главнейшими в этом комплексе являются разделы общей биологии и генетики, имеющие отношение к человеку как к живому существу. С учетом того что во многих медицинских вузах страны обучаются студенты из стран Азии, Африки и Латинской Америки, внесены дополнения в паразитологию тропических болезней, особенно в биологию возбудителей этих болезней.

Чтобы обеспечить более эффективное использование

В. О. Ключевский, 1915

Краткая история биологии

Биология (от греч. *bios* - жизнь, *logos* - наука) - наука о жизни, об общих закономерностях существования и развития живых существ. Предметом ее изучения являются живые организмы, их строение, рост, функции, развитие, взаимоотношения со средой и происхождение. Подобно физике и химии, она относится к естественным наукам, предмет изучения которых - природа.

Биология - одна из старейших естественных наук, хотя термин «биология» для ее обозначения впервые был предложен лишь в 1797 г. немецким профессором анатомии Теодором Рузом (1771-1803), после чего этот термин использовали в 1800 г. профессор Дерптского университета (ныне Тартуский) К. Бурдах (1776-1847), а в 1802 г. Ж.Б. Ламарк (1744-1829) и Л. Тревиранус (1779-1864).

Биология, как и другие науки, возникла и всегда развивалась в связи с материальными условиями жизни общества, развитием общественного производства, медициной, практическими потребностями людей.

В наше время она характеризуется исключительно широким перечнем разрабатываемых фундаментальных проблем, начиная с исследований элементарных клеточных структур и реакций, протекающих в клетках, и заканчивая познанием процессов, развернутых и развивающихся на глобальном (биосферном) уровне. В относительно короткие исторические сроки были разработаны ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ БИОЛОГИИ

Самые первые сведения о живых существах человек стал собирать, вероятно, с тех пор, когда он осознал свое отличие от окружающего мира. Уже в литературных памятниках египтян, вавилонян, индийцев и других народов содержатся сведения о строении многих растений и животных, о применении этих знаний в медицине и сельском хозяйстве. В XIV в. до н. э. многие клинописные таблички, найденные в Месопотамии, содержали сведения о животных и растениях, о систематизации животных путем разделения их на плотоядных и травоядных, а растений - на деревья, овощи, лекарственные травы и т. д. В медицинских сочинениях, созданных в IV-I вв. до н. э. в Индии, содержатся представления о наследственности как причине сходства родителей и

детей, а в памятниках «Махабхарата» и «Рамаяна» дано описание ряда особенностей жизни многих животных и растений.

В период рабовладельческого строя возникают ионийская, афинская, александрийская и римская школы в изучении животных и растений.

Ионийская школа возникла в Ионии (VII-IV вв. до н. э.). Не веря в сверхъестественное происхождение жизни, философы этой школы признавали причинность явлений, движение жизни по определенному пути, доступность для изучения «естественного закона», который, по их утверждению, управляет миром. В частности, Алкмеон (конец VI - начало V в. до н. э.) описал зрительный нерв и развитие куриного эмбриона, признавал мозг в качестве центра ощущений и мышления, а Гиппократ (460-370 гг. до н. э.) дал первое относительно подробное описание строения человека и животных, указал на роль среды и наследственности в возникновении болезней.

Афинская школа сложилась в Афинах. Наиболее выдающийся представитель этой школы Аристотель (384-322 гг. до н. э.) создал четыре биологических трактата, в которых содержались разносторонние сведения о животных. Аристотель подразделял окружающий мир на четыре царства (неодушевленный мир земли, воды и воздуха, мир растений, мир животных и мир человека), между которыми устанавливалась последовательность. В дальнейшем эта последовательность превратилась в «лестницу существ» (XVIII в.). Аристотелю принадлежит, вероятно, и самая первая классификация животных, которых он подразделял на четвероногих, летающих, пернатых и рыб. Китообразных он объединил с сухопутными животными, клеток, установлена генетическая роль нуклеиновых кислот, расшифрован генетический код и сформулирована теория генетической информации, появились новые обоснования теории эволюции, возникли новые биологические науки. Новейший революционный этап в развитии биологии - это создание методологии генетической инженерии, которая открыла принципиально новые возможности для проникновения в глубь биологических процессов с целью дальнейшей характеристики живой материи но не с рыбами, которых классифицировал на костных и хрящевых. Аристотелю были известны основные признаки млекопитающих. Он дал описание наружных и внутренних органов человека, половых различий у животных, их способов размножения и образа жизни, происхождения пола, наследования отдельных признаков, уродств, многоплодия и т. д. Аристотеля считают основоположником зоологии. Другой представитель этой школы - Теофраст (372-287 гг. до н. э.) оставил сведения о строении и размножении многих растений, о различиях между однодольными и двудольными растениями, ввел в употребление термины «плод», «околоплодник», «сердцевина». Его считают основоположником ботаники.

Александрийская школа вошла в историю биологии благодаря ученым, занимающимся в основном изучением анатомии. Герофил (расцвет творчества на 300-е годы до н. э.) оставил сведения по сравнительной анатомии человека и животных, впервые указал на различия между артериями и венами, а Эразистрат (около 250 г. до н. э.) описал полушария головного мозга, его мозжечок и извилины.

Римская школа не дала самостоятельных разработок в изучении живых организмов, ограничившись коллекционированием сведений, добытых греками. Плиний Старший (23-79 гг. н. э.) - автор «Естественной истории» в 37 книгах, в которой содержались также и сведения о животных и растениях. Диоскорид (I в. н. э.) оставил описание около 600 видов растений, обращая внимание на их целебные свойства. Клавдий Гален (130-200) широко проводил вскрытия млекопитающих (крупный и мелкий рогатый скот, свиньи, собаки, медведи и др.), первым дал сравнительно-анатомическое описание человека и обезьяны. Он был последним великим биологом древности, оказавшим исключительно большое влияние на анатомию и физиологию.

В Средние века господствующей идеологией была религия. По образному выражению классика, наука в те времена превратилась в «служанку богословия». Биологические знания, основанные на описаниях Аристотеля, Плиния, Галена, были отражены в основном в энциклопедии Альберта Великого (1206-1280). На Руси сведения о животных и растениях были обобщены в «Поучении Владимира Мономаха» (XI в.). Выдающийся ученый и мыслитель Средних веков Абу-Али Ибн Сина (980-1037), известный в Европе под именем Авиценны, развивал взгляды о вечности и несотворенности мира, признавал причинные закономерности в природе.

В этот период биология еще не выделилась в самостоятельную науку, но отделилась от восприятия мира на основе искаженных религиозно-философских взглядов.

Начала биологии, как и всего естествознания, связаны с эпохой Возрождения (Ренессанса). В этот период происходит крушение феодального общества, уничтожение диктатуры церкви. Как отмечал Энгельс, настоящее «естествознание начинается со второй половины XV в., и с этого времени оно непрерывно делает все более быстрые успехи». Например, Леонардо да Винчи (1452-1519) открыл гомологию органов, описал многие растения, птиц в полете, щитовидную железу, способ соединения костей суставов, деятельность сердца и зрительной функции глаза, отметил сходство костей человека и животных. Андреас Везалий (1514-1564) создал анатомический труд «Семь книг о строении человеческого тела», заложивший основы научной анатомии. В. Гарвей (1578-1657) открыл кровообращение, а Д. Борели (1608-1679) описал механизм движения животных, что заложило научные основы физиологии. С того времени анатомия и физиология развивались вместе в течение многих десятков лет.

Чрезвычайно быстрое накопление научных данных о живых организмах вело к дифференциации биологических знаний, к разделению биологии на отдельные науки. В XVI-XVII вв. стала стремительно развиваться ботаника, с изобретением микроскопа (начало XVII в.) возникла микроскопическая анатомия растений, закладываются основы физиологии растений. С XVI в. стала быстрее развиваться зоология. Большое влияние на нее в последующем оказала система классификации животных, созданная К. Линнеем (1707-1778). Введя четырехчленные таксономические подразделения (класс - отряд - род - вид), К. Линней разделил животных на шесть классов (млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, насекомые, черви). Человека и человекообразных обезьян он отнес к приматам. Значительное влияние на биологию того времени оказал немецкий ученый Г. Лейбниц (1646-1716), который разработал учение о «лестнице существ».

В XVIII-XIX вв. закладываются научные основы эмбриологии - К.Ф. Вольф (1734-1794), К.М. Бэр (1792-1876). В 1839 г. Т. Шванн и М. Шлейден формулируют клеточную теорию.

В 1859 г. Ч. Дарвин (1809-1882) публикует «Происхождение видов». В этом труде была сформулирована теория эволюции.

В первой половине XIX в. возникает бактериология, которая благодаря трудам Л. Пастера, Р. Коха, Д. Листера и И.И. Мечникова

в последующем перерастает в микробиологию как самостоятельную науку. К концу XIX в. в качестве самостоятельных наук оформляются паразитология и экология.

В 1865 г. опубликована работа Г. Менделя (1822-1884) «Опыт над растительными гибридами», в которой обосновывалось существование генов и сформулированы закономерности, в настоящее время известные как законы наследственности. После повторного открытия законов в XX в. оформляется в качестве самостоятельной науки генетика.

Еще в первой половине XIX в. возникли идеи об использовании физики и химии для изучения явлений жизни (Г. Деви, Ю. Либих). Реализация этих идей привела к тому,

что в середине XIX в. физиология обособилась от анатомии, причем физико-химическое направление заняло в ней ведущее место. На рубеже XIX-XX вв. сформировалась современная биологическая химия. В первой половине XX в. оформляется в качестве самостоятельной науки биологическая физика.

Важнейшим рубежом в развитии биологии в XX в. стали 40-50-е годы, когда в биологию хлынули идеи и методы физики и химии, а в качестве объектов стали использовать микроорганизмы. В 1944 г. была открыта генетическая роль ДНК, в 1953 г. выяснена ее структура, а в 1961 г. был расшифрован генетический код. С открытием генетической роли ДНК и механизмов синтеза белков из генетики и биохимии произошло вычленение молекулярной биологии и молекулярной генетики, которые часто называют физико-химической биологией, основным предметом изучения которых стали структура и функция нуклеиновых кислот (генов) и белков. Возникновение этих наук означало гигантский шаг в изучении явлений жизни на молекулярном уровне организации живой материи.

12 апреля 1961 г. впервые в истории человек поднялся в космос. Этим первым космонавтом был гражданин СССР Юрий Алексеевич Гагарин. В Советском Союзе этот день стал Днем космонавтики, а в мире - Всемирным днем авиации и космонавтики. Но можно сказать, что этот день является днем космической биологии, родиной которой по праву является Советский Союз.

В 1970-е годы появляются первые работы по генетической инженерии, которая подняла на новый уровень биотехнологию и открыла новые перспективы перед медициной.

Биология - это комплексная наука, ставшая таковой в результате дифференцирования и интеграции разных биологических наук.

Процесс дифференциации начался с разделения зоологии, ботаники и микробиологии на ряд самостоятельных наук. В пределах зоологии возникли зоология позвоночных и беспозвоночных, протозоология, гельминтология, арахноэнтомология, ихтиология, орнитология и т. д. В ботанике выделились микология, альгология, бриология и другие дисциплины. Микробиология разделилась на бактериологию, вирусологию и иммунологию. Одновременно с дифференциацией шел процесс возникновения и оформления новых наук, которые расчленились на более узкие науки. Например, генетика, возникнув в качестве самостоятельной науки, разделилась на общую и молекулярную, на генетику растений, животных и микроорганизмов. В то же время появились генетика пола, генетика поведения, популяционная генетика, эволюционная генетика и т. д. В недрах физиологии возникли сравнительная и эволюционная физиология, эндокринология и другие физиологические науки. В последние годы отмечается тенденция оформления узких наук, получающих название по проблеме (объекту) исследования. Такими науками являются энзимология, мембранология, кариология, плазмидология и др.

В результате интеграции наук возникли биохимия, биофизика, радиобиология, цитогенетика, космическая биология и другие науки.

Ведущее положение в современном комплексе биологических наук занимает физико-химическая биология, новейшие данные которой вносят существенный вклад в представления о научной картине мира, в дальнейшее обоснование материального единства мира. Продолжая отражать живой мир и человека как часть этого мира, глубоко развивая познавательные идеи и совершенствуясь в качестве теоретической основы медицины, биология приобрела исключительно большое значение в научно-техническом прогрессе, стала производительной силой.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Новые теоретические представления и продвижение биологического познания вперед всегда определялись и определяются созданием и использованием новых методов исследования.

Основными методами, используемыми в биологических науках, являются описательный, сравнительный, исторический и экспериментальный.

Описательный метод является самым старым и заключается в сборе фактического материала и его описании. Возникнув в самом начале биологического познания, этот метод долгое время оставался единственным в изучении строения и свойств организмов. Поэтому старая биология была связана с простым отражением живого мира в виде описания растений и животных, т. е. она являлась, по существу, описательной наукой. Использование описательного метода позволило заложить основы биологических знаний. Достаточно вспомнить, насколько успешным оказался этот метод в систематике организмов.

Описательный метод широко используется и сейчас. Изучение клеток с помощью светового или электронного микроскопа и описание выявленных при этом микроскопических или субмикроскопических особенностей в их строении представляет собой один из примеров использования описательного метода в настоящее время.

Сравнительный метод заключается в сравнении изучаемых организмов, их структур и функций между собой с целью выявления сходств и различий. Этот метод утвердился в биологии в XVIII в. и оказался очень плодотворным в решении многих крупнейших проблем. С помощью этого метода и в сочетании с описательным методом были получены сведения, позволившие в XVIII в. заложить основы систематики растений и животных (К. Линней), а в XIX в. сформулировать клеточную теорию (М. Шлейден и Т. Шванн) и учение об основных типах развития (К. Бэр). Метод широко применялся в XIX в. в обосновании теории эволюции, а также в перестройке ряда биологических наук на основе этой теории. Однако использование этого метода не сопровождалось выходом биологии за пределы описательной науки.

Сравнительный метод широко применяется в разных биологических науках и в наше время. Сравнение приобретает особую ценность тогда, когда невозможно дать определение понятия. Например, с помощью электронного микроскопа часто получают изображения, истинное содержание которых заранее неизвестно. Только сравнение их со светомикроскопическими изображениями позволяет получить желаемые данные.

Во второй половине XIX в. благодаря Ч. Дарвину в биологию входит исторический метод, который позволил поставить на научные основы исследование закономерностей появления и развития организмов, становления структуры и функций организмов во времени и пространстве. С введением этого метода в биологию немедленно произошли значительные качественные изменения. Исторический метод превратил биологию из науки чисто описательной в науку, объясняющую, как произошли и как функционируют многообразные живые системы. Благодаря этому методу биология поднялась сразу на несколько ступеней выше. В настоящее время исторический метод вышел, по существу, за рамки метода исследования. Он стал всеобщим подходом к изучению явлений жизни во всех биологических науках.

Экспериментальный метод заключается в активном изучении того или иного явления путем эксперимента. Нельзя не отметить, что вопрос об опытном изучении природы как новом принципе естественно-научного познания, т. е. вопрос об эксперименте как одной из основ в познании природы, был поставлен еще в XVII в. английским философом Ф. Бэконом (1561-1626). Его введение в биологию связано с работами В. Гарвея в XVII в. по изучению кровообращения. Однако экспериментальный

метод широко вошел в биологию лишь в начале XIX в., причем через физиологию, в которой стали использовать большое количество инструментальных методик, позволявших регистрировать и количественно характеризовать приуроченность функций к структуре. Благодаря трудам Ф. Мажанди (1783-1855), Г. Гельмгольца (1821-1894), И.М. Сеченова (1829-1905), а также классиков эксперимента К. Бернара (1813-1878) и И.П. Павлова (1849-1936) физиология, вероятно, первой из биологических наук стала экспериментальной наукой.

Другим направлением, по которому в биологию вошел экспериментальный метод, оказалось изучение наследственности и изменчивости организмов. Здесь главнейшая заслуга принадлежит Г. Менделю, который, в отличие от своих предшественников, использовал эксперимент не только для получения данных об изучаемых явлениях, но и для проверки гипотезы, формулируемой на основе получаемых данных. Работа Г. Менделя явилась классическим образцом методологии экспериментальной науки.

В обосновании экспериментального метода важное значение имели работы, выполненные в микробиологии Л. Пастером (1822-1895), который впервые ввел эксперимент для изучения брожения и опровержения теории самопроизвольного зарождения микроорганизмов, а затем для разработки вакцинации против инфекционных болезней. Во второй половине XIX в. вслед за Л. Пастером значительный вклад в разработку и обоснование экспериментального метода в микробиологии внесли Р. Кох (1843-1910), Д. Листер (1827-1912), И.И. Мечников (1845-1916), Д.И. Ивановский (1864-1920), С.Н. Виноградский (1856- 1890), М. Бейерник (1851-1931) и др. В XIX в. биология обогатилась также созданием методических основ моделирования, которое является также высшей формой эксперимента. Изобретение Л. Пастером, Р. Кохом и другими микробиологами способов заражения лабораторных животных патогенными микроорганизмами и изучение на них патогенеза инфекционных болезней - это классический пример моделирования, перешедшего в XX в. и дополненного в наше время моделированием не только разных болезней, но и различных жизненных процессов, включая происхождение жизни.

Начиная, например, с 40-х годов XX в. экспериментальный метод в биологии подвергся значительному усовершенствованию за счет повышения разрешающей способности многих биологических методик и разработки новых экспериментальных приемов. Так, была повышена разрешающая способность генетического анализа, ряда иммунологических методик. В практику исследований были введены культивирование соматических клеток, выделение биохимических мутантов микроорганизмов и соматических клеток и т. д. Экспериментальный метод стал широко обогащаться методами физики и химии, которые оказались исключительно ценными не только в качестве самостоятельных методов, но и в сочетании с биологическими методами. Например, структура и генетическая роль ДНК были выяснены в результате сочетанного использования химических методов выделения ДНК, химических и физических методов определения ее первичной и вторичной структуры и биологических методов (трансформации и генетического анализа бактерий), доказательства ее роли как генетического материала.

В настоящее время экспериментальный метод характеризуется исключительными возможностями в изучении явлений жизни. Эти возможности определяются использованием микроскопии разных видов, включая электронную с техникой ультратонких срезов, биохимических методов, высокоразрешающего генетического анализа, иммунологических методов, разнообразных методов культивирования и прижизненного наблюдения в культурах клеток, тканей и органов, маркировки эмбрионов, оплодотворения в пробирке, метода меченых атомов, рентгеноструктурного анализа, ультрацентрифугирования, спектрофотометрии, хроматографии, электрофореза, секвенирования, конструкции биологически активных рекомбинантных молекул ДНК и

т. д. Новое качество, заложенное в экспериментальном методе, вызвало качественные изменения и в моделировании. Наряду с моделированием на уровне органов в настоящее время развивается моделирование на молекулярном и клеточном уровнях.

Оценивая методологию изучения природы в XV-XIX вв., Ф. Энгельс отмечал, что «разложение природы на ее определенные части, разделение различных процессов и предметов природы на определенные классы, исследование внутреннего строения органических тел по их многообразным анатомическим формам - все это было основным условием тех исполинских успехов, которые были достигнуты в области познания природы за последние четыреста лет». Методология «разделения» перешла и в XX в. Однако в подходах к изучению жизни произошли несомненные изменения. Новое, заложенное в экспериментальном методе и его техническом оснащении, определило и новые подходы к изучению явлений жизни. Продвижение вперед биологических наук в XX в. во многом определилось не только экспериментальным методом, но и системно-структурным подходом к изучению организации и функций живых организмов, анализом и синтезом данных о структуре и функциях исследуемых объектов. Экспериментальный метод в современном оснащении и в сочетании со системно-структурным подходом в корне преобразил биологию, расширил ее познавательные возможности, еще больше связал ее с медициной, производством.

БИОЛОГИЯ - ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА МЕДИЦИНЫ

Связи биологического познания с медициной уходят в далекое прошлое и датируются тем же временем, что и возникновение самой биологии. Многие выдающиеся медики прошлого были одновременно и выдающимися биологами (Гиппократ, Герофил, Эразистрат, Гален, Авиценна, Мальпиги и др.). Тогда и позднее биология стала обслуживать медицину путем «доставки» ей сведений о строении организма. Однако роль биологии как теоретической основы медицины в современном понимании стала формироваться лишь в XIX в.

Создание в XIX в. клеточной теории заложило подлинно научные основы связи биологии с медициной. В 1858 г. Р. Вирхов (1821-1902) опубликовал «Целлюлярную патологию», в которой было сформулировано положение о связи патологического процесса с клетками, с изменениями в строении последних. Соединив клеточную теорию с патологией, Р. Вирхов прямым образом «подвел» биологию под медицину в качестве теоретической основы. Значительные заслуги в укреплении связей биологии и медицины в XIX в. и начале XX в. принадлежат К. Бернару и И.П. Павлову, которые раскрыли и общебиологические основы физиологии и патологии, Л. Пастеру, Р. Коху, Д.И. Ивановскому и их последователям, создавшим учение об инфекционной патологии, на основе которой возникли представления об асептике и антисептике, приведшие к ускорению развития хирургии. Исследуя процессы пищеварения у низших многоклеточных животных, И.И. Мечников заложил биологические основы учения об иммунитете, имеющего большое значение в медицине. В укреплении связей биологии и медицины существенный вклад принадлежит генетике. Исследуя биохимические проявления действия генов у человека, английский врач А. Гаррод в 1902 г. сообщил о «врожденных пороках метаболизма», чем было положено начало изучению наследственной патологии человека.

На основе анатомии, физиологии, биохимии и других медико-биологических наук развиваются терапия и хирургия. На основе микробиологии, иммунологии и паразитологии разрабатываются диагностика и профилактика инфекционных и паразитарных болезней, развивается эпидемиология. Учение об антибиозе лежит в основе производства антибиотиков, являющихся важнейшей частью современного арсенала химиотерапевтических средств. Данные общей и молекулярной генетики, анатомии,

физиологии и биохимии составляют теоретические основы диагностики, лечения и профилактики наследственных болезней.

БИОЛОГИЯ И ПРОИЗВОДСТВО

Впервые практика стала формулировать свои заказы биологии с введением в эту науку экспериментального метода. Тогда биология оказывала влияние на практику опосредованно, через медицину. Прямое влияние на материальное производство началось с создания биотехнологии в тех областях промышленности, которые основываются на биосинтезирующей деятельности микроорганизмов. Уже давно в промышленных условиях осуществляется микробиологический синтез многих органических кислот, которые используются в пищевой и медицинской промышленности и медицине. В 40-50-е года XX в. была создана промышленность для производства антибиотиков, а в начале 60-х годов XX в. - с целью производства аминокислот. Важное место в микробиологической промышленности занимает производство ферментов. Микробиологическая промышленность выпускает сейчас в больших количествах также витамины и другие вещества, необходимые в народном хозяйстве и медицине. На основе трансформирующей способности микроорганизмов основано промышленное производство веществ с фармакологическими свойствами из стероидного сырья растительного происхождения.

Наибольшие успехи в производстве различных веществ, в том числе лекарственных (инсулин, соматостатин, интерферон и др.), связаны с генетической инженерией, составляющей сейчас основу биотехнологии. Генетическая инженерия оказывает существенное влияние и на производство пищи, поиск новых источников энергии, сохранение окружающей среды. Развитие биотехнологии, теоретическую основу которой составляет биология, а методическую - генетическая инженерия, является новым этапом в развитии материального производства. Появление этой технологии есть один из моментов новейшей революции в производительных силах (А.А. Баев).

В недрах генетической инженерии и биотехнологии в XXI в. делаются первые шаги в разработке методических основ бионано-технологии.

Глава I. Сущность жизни, свойства и уровни организации живого

1.1 СУЩНОСТЬ И СУБСТРАТ ЖИЗНИ

Всеобщим методологическим подходом к пониманию сущности жизни в настоящее время служит понимание жизни в качестве процесса, конечным результатом которого является самообновление, проявляющееся в самовоспроизведении. Все живое происходит только из живого, а всякая организация, присущая живому, возникает только из другой подобной организации. Следовательно, сущность жизни заключается в ее самовоспроизведении, в основе которого лежит координация физических и химических явлений и которое обеспечивается передачей генетической информации от поколений к поколениям. Именно эта информация обеспечивает самовоспроизведение и саморегуляцию живых существ. Поэтому жизнь - это качественно особая форма существования материи, связанная с воспроизведением. Явления жизни представляют собой форму движения материи, высшей по сравнению с физической и химической формами ее существования.

Живое построено из тех же химических элементов, что и неживое.

В теле живых организмов содержатся те же химические элементы (кислород, водород, углерод, азот, сера, фосфор, натрий, калий, кальций и т. д.), что и в предметах неживой природы. В клетках они находятся в виде химических соединений, органических и неорганических. Однако организация и форма существования живого имеют специфические особенности, отличающие живое от предметов неживой природы.

В качестве субстрата жизни внимание привлекают нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и белки. Нуклеиновые кислоты - это сложные химические соединения, содержащие углерод, кислород, водород, азот и фосфор. ДНК является генетическим материалом клеток, определяет химическую специфичность генов. Под контролем ДНК идет синтез белков, в котором участвует РНК.

Белки - это также сложные химические соединения, содержащие углерод, кислород, водород, азот, серу и фосфор. Молекулы белков характеризуются большими размерами, чрезвычайным разнообразием, которое создается аминокислотами, соединенными в поли-пептидных цепях в разном порядке. Большинство клеточных белков представлено ферментами. Они выступают также в роли структурных компонентов клетки. Каждая клетка содержит сотни разных белков, причем клетки того или иного типа обладают белками, свойственными только им. Поэтому содержимое клеток каждого типа характеризуется определенным белковым составом.

Ни нуклеиновые кислоты, ни белки в отдельности не являются субстратами жизни. В настоящее время считают, что субстратом жизни являются нуклеопротеиды. Они входят в состав ядра и цитоплазмы клеток животных и растений. Из них построены хроматин (хромосомы) и рибосомы. Они обнаружены на протяжении всего органического мира - от вирусов до человека. Можно сказать, что нет живых систем, не содержащих нуклеопротеидов. Однако важно подчеркнуть, что нуклеопротеиды являются субстратом жизни лишь тогда, когда они находятся в клетке, функционируют и взаимодействуют там. Вне клеток (после выделения из клеток) это обычные химические соединения. Следовательно, жизнь есть главным образом функция взаимодействия нуклеиновых кислот и белков, а живое - это то, что содержит самовоспроизводящуюся молекулярную систему в виде механизма активного воспроизводства синтеза нуклеиновых кислот и белков.

В отличие от живого различают термин «мертвое», под которым понимают совокупность некогда существовавших организмов, утративших механизм синтеза нуклеиновых кислот и белков, т. е. способность к молекулярному воспроизведению.

Например, «мертвым» является известняк, образованный из остатков живших когда-то организмов.

Наконец, следует различать «неживое», т. е. ту часть материи, которая имеет неорганическое (абиотическое) происхождение и ничем не связана в своем образовании и строении с живыми организмами. Например, «неживым» является известняк, образованный из неорганических вулканических известняковых отложений. Неживая материя, в отличие от живой, не способна поддерживать свою структурную организацию и использовать для этих целей внешнюю энергию.

Обсуждая молекулы, рассматриваемые в качестве субстрата жизни, нельзя не отметить, что они подвергаются непрерывным превращениям во времени и пространстве. Достаточно сказать, что ферменты могут превратить любой субстрат в продукт реакции в исключительно короткое время. Поэтому определение нуклеопротеидов в качестве субстрата жизни означает признание последнего в качестве очень подвижной системы.

Как живое, так и неживое построены из молекул, которые изначально являются неживыми. Тем не менее живое резко отличается от неживого. Причины этого глубокого различия определяются свойствами живого, а молекулы, содержащиеся в живых системах, называют биомолекулами.

1.2 СВОЙСТВА ЖИВОГО

Для живого характерен ряд свойств, которые в совокупности «делают» живое живым. Такими свойствами являются самовоспроизведение, специфичность организации, упорядоченность структуры, целостность и дискретность, рост и развитие, обмен веществ и энергии, наследственность и изменчивость, раздражимость, движение, внутренняя регуляция, специфичность взаимоотношений со средой.

Самовоспроизведение (репродукция). Положение «все живое происходит только от живого» означает, что жизнь возникла лишь однажды и что с тех пор начало живому дает только живое. На молекулярном уровне самовоспроизведение происходит на основе матричного синтеза ДНК, которая программирует синтез белков, определяющих специфику организмов. На других уровнях оно характеризуется чрезвычайным разнообразием форм и механизмов, вплоть до образования специализированных половых клеток (мужских и женских). Важнейшее значение самовоспроизведения заключается в том, что оно поддерживает существование видов, определяет специфику биологической формы движения материи.

Специфичность организации. Она характерна для любых организмов, в результате чего они имеют определенную форму и размеры. Единицей организации (структуры и функции) является клетка. В свою очередь, клетки специфически организованы в ткани, последние - в органы, а органы - в системы органов. Организмы не «разбросаны» случайно в пространстве. Они специфически организованы в популяции, а популяции специфически организованы в биоценозы. Последние вместе с абиотическими факторами формируют биогеоценозы (экологические системы), являющиеся элементарными единицами биосферы.

Упорядоченность структуры. Для живого характерна не только сложность химических соединений, из которых оно построено, но и упорядоченность их на молекулярном уровне, приводящая к образованию молекулярных и надмолекулярных структур. Создание порядка из беспорядочного движения молекул - это важнейшее свойство живого, проявляющееся на молекулярном уровне. Упорядоченность в пространстве сопровождается упорядоченностью во времени.

Целостность (непрерывность) и дискретность (прерывность). Жизнь целостна и в то же время дискретна в плане как структуры, так и функции. Например, субстрат жизни целостен, так как представлен нуклеопротеидами, но в то же время дискретен, так как состоит из нуклеиновой кислоты и белка. Нуклеиновые кислоты и белки являются целостными соединениями, однако тоже дискретны, состоя из нуклеотидов и аминокислот (соответственно). Репликация молекул ДНК является непрерывным процессом, однако она дискретна в пространстве и во времени, так как в ней принимают участие различные генетические структуры и ферменты. Процесс передачи наследственной информации тоже является непрерывным, но и он дискретен, так как состоит из транскрипции и трансляции, которые из-за ряда различий между собой определяют прерывность реализации наследственной информации в пространстве и во времени. Митоз клеток также непрерывен и одновременно прерывен. Любой организм представляет собой целостную систему, но состоит из дискретных единиц - клеток, тканей, органов, систем органов. Органический мир также целостен, поскольку существование одних организмов зависит от других, но в то же время он дискретен, состоя из отдельных организмов.

Рост и развитие. Рост организмов происходит путем прироста массы организма за счет увеличения размеров и числа клеток. Он сопровождается развитием, проявляющимся в дифференцировке клеток, усложнении структуры и функций. В процессе онтогенеза формируются признаки в результате взаимодействия генотипа и среды. Филогенез сопровождается появлением гигантского разнообразия организмов, органической целесообразностью. Процессы роста и развития подвержены генетическому контролю и нейрогуморальной регуляции.

Обмен веществ и энергии. Благодаря этому свойству обеспечиваются постоянство внутренней среды организмов и связь организмов с окружающей средой, что является условием для поддержания жизни организмов. Между ассимиляцией и диссимиляцией существует диалектическое единство, проявляющееся в их непрерывности и взаимности. Например, непрерывно проходящие в клетке превращения углеводов, жиров и белков являются взаимными. Потенциальная энергия поглощаемых клетками углеводов, жиров и белков превращается в кинетическую энергию и тепло по мере превращения этих соединений. Обмен веществ и энергии в клетках ведет к восстановлению (замене) разрушенных структур, к росту и развитию организмов.

Наследственность и изменчивость. Наследственность обеспечивает материальную преемственность между родителями и потомством, между поколениями организмов, что в свою очередь обеспечивает непрерывность и устойчивость жизни. Основу материальной преемственности в поколениях и непрерывности жизни составляет передача от родителей к потомству генов, в которых зашифрована наследственная информация о свойствах организмов. Изменчивость связана с появлением у организмов признаков, отличных от исходных, и определяется изменениями в генетических структурах. Наследственность и изменчивость являются одним из факторов эволюции.

Раздражимость. Реакция живого на внешние раздражения служит проявлением отражения, характерного для живой материи. Факторы, вызывающие реакцию организма или его органа, называются раздражителями. Ими являются свет, температура среды, звук, электрический ток, механические воздействия, пищевые вещества, газы, яды и др.

У организмов, лишенных нервной системы (простейшие и растения), раздражимость проявляется в виде тропизмов, таксисов и настий. У организмов, имеющих нервную систему, раздражимость проявляется в виде рефлекторной деятельности. У животных восприятие внешнего мира осуществляется через первую сигнальную систему, тогда как у человека в процессе исторического развития сформировалась еще и вторая сигнальная система. Благодаря раздражимости организмы уравниваются со средой.

Избирательно реагируя на факторы среды, организмы «уточняют» свои отношения со средой, в результате чего возникает единство среды и организма.

Движение. Многие одноклеточные организмы двигаются с помощью особых органоидов. К движению способны и клетки многоклеточных организмов (лейкоциты, блуждающие соединительнотканые клетки и др.). Совершенство двигательной реакции достигается в мышечном движении многоклеточных животных организмов, которое заключается в сокращении мышц.

Внутренняя регуляция. Процессы, протекающие в клетках, подвержены регуляции. На молекулярном уровне регуляторные механизмы существуют в виде обратных химических реакций, основу которых составляют реакции с участием ферментов, обеспечивающих замкнутость процессов регуляции по схеме синтез - распад - ресинтез. Синтез белков, включая ферменты, регулируется с помощью механизмов репрессии, индукции и позитивного контроля. Напротив, регуляция активности самих ферментов происходит по принципу обратной связи, заключающейся в ингибировании конечным продуктом. Известно также регулирование путем химической модификации ферментов. В регуляции активности клеток принимают участие гормоны, обеспечивающие химическую регуляцию. Любое повреждение молекул ДНК, вызванное физическими или химическими факторами воздействия, может быть восстановлено с помощью одного или нескольких ферментативных механизмов, что представляет собой саморегуляцию. Она обеспечивается за счет действия контролирующих генов и в свою очередь обеспечивает стабильность генетического материала и закодированной в нем генетической информации. Специфичность взаимоотношений со средой. Организмы живут в условиях определенной среды, в которой существуют другие организмы и действуют абиотические факторы. Следовательно, организмы взаимодействуют не только между собой, но и со средой, из которой они получают все необходимое для жизни. Организмы либо отыскивают среду, либо адаптируются (приспосабливаются) к ней. Формами адаптивных реакций являются физиологический гомеостаз (способность организмов противостоять факторам среды) и гомеостаз развития (способность организмов изменять отдельные реакции при сохранении всех других свойств). Адаптивные реакции определяются нормами реакции, которая генетически детерминирована и имеет свои границы. Между организмами и средой, между живой и неживой природой существует единство, заключающееся в том, что организмы зависят от среды, а среда изменяется в результате жизнедеятельности организмов. Результатом жизнедеятельности организмов является возникновение атмосферы со свободным кислородом и почвенного покрова Земли, образование угля, торфа, нефти и т. д.

Свойства, перечисленные выше, присущи только живому. Некоторые из этих свойств обнаруживаются и при исследовании тел неживой природы, однако у последних они характеризуются совершенно другими особенностями. Например, кристаллы в насыщенном растворе соли могут «расти». Однако этот рост не имеет тех качественных и количественных характеристик, которые присущи росту живого. Между свойствами, характеризующими живое, существует диалектическое единство, проявляющееся во времени и пространстве на протяжении всего органического мира, на всех уровнях организации живого.

1.3 УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

Различают молекулярный, клеточный, тканевой, органный, организменный, популяционный, видовой, биоценотический и глобальный (биосферный) уровни организации живого. На всех этих уровнях проявляются все свойства, характерные для живого. Каждый из этих уровней характеризуется особенностями, присущими другим уровням, но каждому уровню присущи собственные специфические особенности.

Молекулярный уровень. Этот уровень является глубинным в организации живого и представлен молекулами нуклеиновых кислот, белков, углеводов, липидов и стероидов, находящихся в клетках и получивших название биологических молекул. На этом уровне начинаются и осуществляются важнейшие процессы жизнедеятельности (кодирование и передача наследственной информации, дыхание, обмен веществ и энергии, изменчивость и др.). Физико-химическая специфика этого уровня заключается в том, что в состав живого входит большое количество химических элементов, но основная масса живого представлена углеродом, кислородом, водородом и азотом. Из группы атомов образуются молекулы, а из последних формируются сложные химические соединения, различающиеся по строению и функциям. Большинство этих соединений в клетках представлены нуклеиновыми кислотами и белками, макромолекулы которых являются полимерами, синтезированными в результате образования мономеров и соединения последних в определенном порядке. Кроме того, мономеры макромолекул в пределах одного и того же соединения имеют одинаковые химические группировки и соединены с помощью химических связей между атомами, их неспецифических частей (участков). Все макромолекулы универсальны, так как построены по одному плану независимо от их видовой принадлежности. Являясь универсальными, они одновременно и уникальны, ибо их структура неповторима. Например, в состав нуклеотидов ДНК входит по одному азотистому основанию из четырех известных (аденин, гуанин, цитозин или тимин), вследствие чего любой нуклеотид неповторим по своему составу. Неповторима также и вторичная структура молекул ДНК.

Биологическая специфика молекулярного уровня определяется функциональной специфичностью биологических молекул. Например, специфичность нуклеиновых кислот заключается в том, что в них закодирована генетическая информация о синтезе белков. Более того, эти процессы осуществляются в результате одних и тех же этапов метаболизма. Например, биосинтезы нуклеиновых кислот, аминокислот и белков протекают по сходной схеме у всех организмов. Универсальными являются также окисление жирных кислот, гликолиз и другие реакции.

Специфичность белков определяется специфической последовательностью аминокислот в их молекулах. Эта последовательность определяет далее специфические биологические свойства белков, так как они являются основными структурными элементами клеток, катализаторами и регуляторами реакций в клетках. Углеводы и липиды служат важнейшими источниками энергии, тогда как стероиды имеют значение для регуляции ряда метаболических процессов.

На молекулярном уровне осуществляется превращение энергии - лучистой энергии в химическую, запасаемую в углеводах и других химических соединениях, а химической энергии углеводов и других молекул - в биологически доступную энергию, запасаемую в форме макроэргических связей АТФ. Наконец, здесь происходит превращение энергии макроэргических фосфатных связей в работу - механическую, электрическую, химическую, осмотическую. Механизмы всех метаболических и энергетических процессов универсальны.

Биологические молекулы обеспечивают также преемственность между молекулами и следующим за ним уровнем (клеточным), так как являются материалом, из которого образуются надмолекулярные структуры. Молекулярный уровень является «ареной» химических реакций, которые обеспечивают энергией клеточный уровень.

Клеточный уровень. Этот уровень организации живого представлен клетками, действующими в качестве самостоятельных организмов (бактерии, простейшие и др.), а также клетками многоклеточных организмов. Главнейшая специфическая черта этого уровня заключается в том, что с него начинается жизнь. Будучи способными к жизни, росту и размножению, клетки являются основной формой организации живой материи,

элементарными единицами, из которых построены все живые существа (прокариоты и эукариоты). Между клетками растений и животных нет принципиальных различий по структуре и функциям. Некоторые различия касаются лишь строения их мембран и отдельных органелл. Заметные различия в строении есть между клетками-прокариотами и клетками-эукариотами, но в функциональном плане эти различия нивелируются, ибо везде действует правило «клетка от клетки».

Специфичность клеточного уровня определяется специализацией клеток, существованием клеток в качестве специализированных единиц многоклеточного организма. На клеточном уровне происходит разграничение и упорядочение процессов жизнедеятельности в пространстве и во времени, что связано с приуроченностью функций к разным субклеточным структурам. Например, у клеток-эукариотов значительно развиты мембранные системы (плазматическая мембрана, цитоплазматическая сеть, пластинчатый комплекс) и клеточные органеллы (ядро, хромосомы, центриоли, митохондрии, пластиды, лизосомы, рибосомы). Мембранные структуры являются «ареной» важнейших жизненных процессов, причем двухслойное строение мембранной системы значительно увеличивает площадь «арены». Кроме того, мембранные структуры обеспечивают пространственное разделение в клетках многих биологических молекул, а их физическое состояние позволяет осуществлять постоянное диффузное движение некоторых из содержащихся в них молекул белков и фосфо-липидов. Таким образом, мембраны являются системой, компоненты которой находятся в движении. Для них характерны различные перестройки, что определяет раздражимость клеток - важнейшее свойство живого.

Тканевой уровень. Данный уровень представлен тканями, объединяющими клетки определенного строения, размеров, расположения и сходных функций. Ткани возникли в ходе исторического развития вместе с многоклеточностью. У многоклеточных организмов они образуются в процессе онтогенеза как следствие дифференциации клеток. У животных различают несколько типов тканей (эпителиальная, соединительная, мышечная, кровь, нервная и репродуктивная). У растений различают меристематическую, защитную, основную и проводящую ткани. На этом уровне происходит специализация клеток.

Органный уровень. Представлен органами организмов. У растений и животных органы формируются за счет разного количества тканей. У простейших пищеварение, дыхание, циркуляция веществ, выделение, передвижение и размножение осуществляются за счет различных органелл. У более совершенных организмов имеются системы органов. Для позвоночных характерна цефализация, заключающаяся в сосредоточении важнейших нервных центров и органов чувств в голове.

Организменный уровень. Данный уровень представлен самими организмами - одноклеточными и многоклеточными организмами растительной и животной природы. Специфическая особенность организменного уровня заключается в том, что на этом уровне происходят декодирование и реализация генетической информации, создание структурных и функциональных особенностей, присущих организмам данного вида.

Видовой уровень. Данный уровень определяется видами растений и животных. В настоящее время насчитывают около 500 тыс. видов растений и около 1,5 млн видов животных, представители которых характеризуются самым различным местообитанием и занимают разные экологические ниши. Вид является также единицей классификации живых существ.

Популяционный уровень. Растения и животные не существуют изолированно; они объединены в популяции, которые характеризуются определенным генофондом. В пределах одного и того же вида может насчитываться от одной до многих тысяч популяций. В популяциях осуществляются элементарные эволюционные преобразования, происходит выработка новой адаптивной формы.

Биоценотический уровень. Представлен биоценозами - сообществами организмов разной видовой принадлежности. В таких сообществах организмы разных видов в той или иной мере зависят один от другого. В ходе исторического развития сложились биогеоценозы (экосистемы), которые представляют собой системы, состоящие из взаимозависящих сообществ организмов и абиотических факторов среды. Экосистемам присуще подвижное равновесие между организмами и абиотическими факторами. На том уровне осуществляются вещественно-энергетические круговороты, связанные с жизнедеятельностью организмов.

Глобальный (биосферный) уровень. Данный уровень является высшей формой организации живого (живых систем). Он представлен биосферой. На этом уровне осуществляется объединение всех вещественно-энергетических круговоротов в единый гигантский биосферный круговорот веществ и энергии.

Между разными уровнями организации живого существует диалектическое единство. Живое организовано по типу системной организации, основу которой составляет иерархичность систем. Переход от одного уровня к другому связан с сохранением функциональных механизмов, действующих на предшествующих уровнях, и сопровождается появлением структуры и функций новых типов, а также взаимодействия, характеризующегося новыми особенностями, т. е. появляется новое качество.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. В чем заключается всеобщий методологический подход к пониманию сущности жизни?
2. Можно ли определить сущность жизни, если да, то в чем заключается ее определение?
3. Возможна ли постановка вопроса о субстрате жизни?
4. Назовите свойства живого. Укажите, какие из этих свойств характерны для неживого и какие только для живого?
5. Какое значение для биологии имеет подразделение живого на уровни вообще и для медицины в частности?
6. Какими общими чертами характеризуются разные уровни организации живого?
7. Какое значение для студента-медика имеет изучение проблем, описываемых в этой главе?
8. Почему нуклеопротеиды считают субстратом жизни и при каких условиях они выполняют эту роль?
9. Каковы свойства «мертвого» и «живого»?
10. Обладают ли выделенные из клеток нуклеопротеиды свойствами субстрата жизни?

Глава II. Клетка - основа жизни

2.1 ИСТОРИЧЕСКИЕ СВЕДЕНИЯ

Клетки - это основная единица живого (биологической активности), ограниченная полупроницаемой мембраной и способная к самовоспроизведению в среде, не содержащей живых систем. Жизнь начинается с клетки. Вне клеток нет жизни.

Первые исследования клеток восходят к XVII в., когда англичанин Роберт Гук (1635-1703), рассматривая под примитивным микроскопом срезы пробки, в 1665 г. обнаружил, что они состоят из ячеек, названных им клетками (от лат. *cellula* - ячейка, клетка). В дальнейшем ячеистое строение многих растений наблюдали итальянец М. Мальпиги (1628-1694) и англичанин Н. Грю (1641-1712), но то, что они видели, сейчас мы называем клеточной стенкой. В XVII в. голландец А. Левенгук (1632-1723) впервые обнаружил одноклеточные организмы (бактерии).

В 1825 г. чех Ян Пуркинье (1787-1869) открыл внутреннее содержимое клетки, назвав его протоплазмой (от греч. *protos* - первый, *plasma* - образование), а в 1831 г. англичанин Р. Броун (1773-1858) обнаружил ядро клетки (от лат. *nucleus* - ядро, греч. *сагуон* - ядро).

В 1838 г. немецкий ботаник М. Шлейден (1804-1881) пришел к выводу, что ткани растений состоят из клеток, а немецкий зоолог Теодор Шванн (1810-1882) в 1839 г. высказал аналогичное мнение о строении клеток животных.

Опираясь на данные о том, что клетки животных и растений имеют ядра, М. Шлейден и Т. Шванн в 1838-1839 гг. сформулировали клеточную теорию, содержащую ряд важнейших для того времени положений, а именно:

1. организмы состоят из клеток и продуктов их жизнедеятельности, причем клетки являются главной структурной единицей растений и животных;
2. размножение клеток лежит в основе роста животных и растений.

Выдающийся вклад в дальнейшее развитие клеточной теории принадлежит Р. Вирхову, сформулировавшему в 1858 г. очень важное положение «*cellula e cellula*» («каждая клетка из клетки»), означающее, что клетка может возникнуть лишь из предшествующей клетки и что других путей появления клеток не существует.

Современный этап клеточной теории характеризуется дальнейшим развитием установленных ранее основных положений о клетке и новыми обобщениями результатов, полученных при изучении синтеза нуклеиновых кислот, а также регуляции активности генов. Имеет новое обоснование положение теории о том, что организмы состоят из клеток и что клетка является основной структурно-функциональной единицей живого, вне которой нет жизни.

Клетки - высокоорганизованные дифференцированные образования. Установлено, что активность организмов обусловлена активностью его клеток и рост, развитие и дифференцировка тканей зависят от образования новых клеток. Через клетки происходят поглощение, превращение, запасение и использование веществ и энергии. Структуры клеток являются «ареной», на которой осуществляются многочисленные биологические реакции.

2.2 МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КЛЕТОК

Всеобъемлющим подходом к изучению клеток является системно-структурный подход.

Для изучения клеток используют микроскопическую технику в виде световой, фазово-контрастной, ультрафиолетовой, люминесцентной и электронной микроскопии. Последняя применяется в сочетании с техникой ультратонких срезов. Для получения трехмерных изображений клеток используют сканирующие электронные микроскопы. Для документации поведения живых клеток применяют замедленную киносъемку.

В цитологических исследованиях очень эффективны также цитохимические методы, основанные на том, что определенные реактивы (краски) избирательно окрашивают химические вещества цитоплазмы и автордиография - введение в клетки радиоактивных изотопов фосфора (^{32}P), углерода (^{14}C) и водорода (^3H) с последующим обнаружением их клеточной локализации на фотоэмульсиях. Для выделения клеточных компонентов используют дифференциальное центрифугирование, а для разделения биологических молекул - хроматографию и электрофорез. Рентгеноструктурный анализ позволяет определять пространственное расположение молекул и различных веществ, расстояние между отдельными молекулами, объем, форму и другие свойства молекул. Для изучения клеток используют также биохимические, генетические и иммунологические методы в сочетании с культивированием клеток на искусственных питательных средах.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТОК

Различают прокариотические и эукариотические клетки. Первые типичны для одноклеточных организмов-прокариотов, которыми являются в основном бактерии, тогда как вторые характерны для организмов-эукариотов, большинство которых - многоклеточные организмы (табл. 1).

Таблица 1. Основные свойства прокариотических и эукариотических клеток

Свойство	Прокариоты	Эукариоты
Капсула	Имеется у отдельных видов	Отсутствует
Клеточная стенка	Имеется	Имеется в клетках растений, отсутствует в клетках животных
Плазматическая мембрана	Имеется	Имеется
Ядерная мембрана	Отсутствует	Имеется
Количество хромосом	Одна	От нескольких до многих
Количество групп сцепления	Одна или две	От нескольких до многих
Химический состав хромосом	ДНК или две	Нуклеопротеиды
Митохондрии	Отсутствуют	Имеются
Деление	Простое	Митоз

Клетки характеризуются значительным структурно-функциональным разнообразием. Самая простая организация характерна для прокариотических клеток, среди которых наиболее просто устроены микоплазмы. Микоплазменные клетки имеют овальную форму, а их размеры составляют 0,1-0,25 мкм в диаметре. Для них характерно наличие наружной плазматической мембраны (толщина около 8 нм), окружающей цитоплазму, в которой имеются молекула

ДНК, РНК, рибосомы и различные включения в виде гранул липидов и других веществ.

Более сложными прокариотическими клетками являются бактерии и синезеленые водоросли (цианобактерии). Бактерии имеют форму палочек или округлых образований микроскопических размеров. Например, размеры одиночной клетки *E. coli* (рис. 1) составляют 1 мкм в длину и 0,5-0,8 мкм в диаметре, объем - около 1 мкм³, а масса равна 10⁻¹² г.

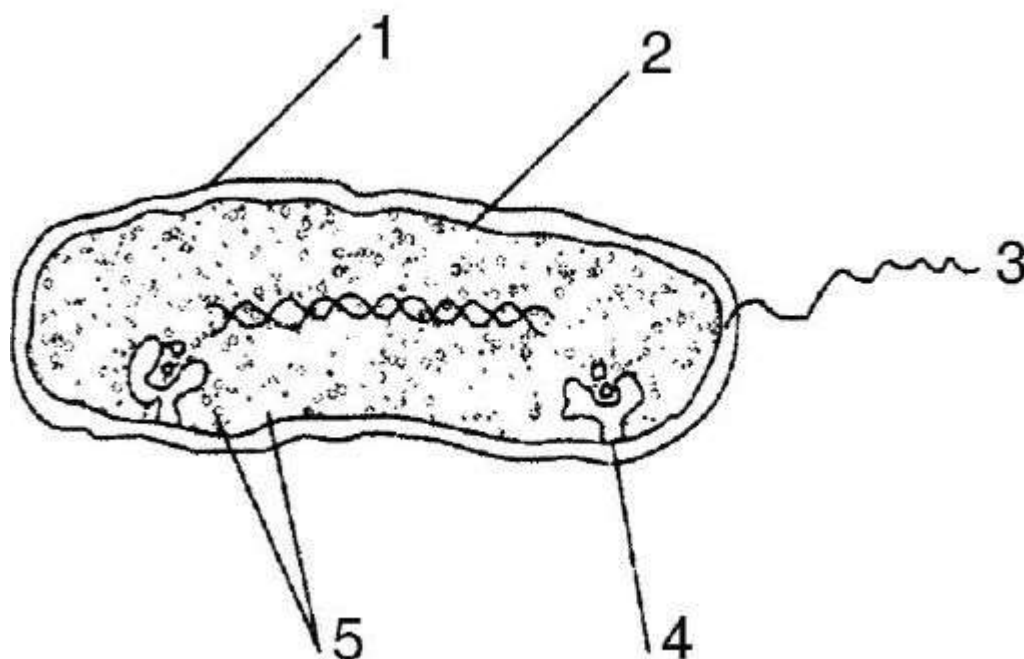


Рис. 1. Бактериальная клетка: 1 - клеточная стенка; 2 - плазматическая мембрана; 3 - жгутик; 4 - лизосома; 5 - митохондрия

Бактериальная клетка окружена трехслойной клеточной оболочкой толщиной около 40 нм, представляющей собой «мешок» или «конверт», в котором заключено клеточное содержимое в виде примерно $2 \cdot 10^{-13}$ г белка, $6 \cdot 10^{-15}$ г ДНК и $2 \cdot 10^{-14}$ г РНК (в основном рибосомной РНК). В бактериальной клетке синтезируется около 2000 разных белков, большинство которых содержится в цитоплазме. Концентрация одних белков составляет 10^{-8} М, тогда как в других она достигает $2 \cdot 10^{-4}$ М (от 10 до 200 000 молекул на клетку).

«Конверт» состоит из трех частей (рис. 2), из которых две части представлены наружным и внутренним слоями, являющимися мембранами и построенными преимущественно из липополисахаридов. Внешняя поверхность наружной мембраны в основном состоит из липополисахаридов, которые прикрепляются к располагающимся там же липидам. В состав наружной мембраны входят также белки. Внутренняя мембрана, называемая цитоплазматической, состоит из многих белков, включенных в фосфолипидный бислой (двойной слой).

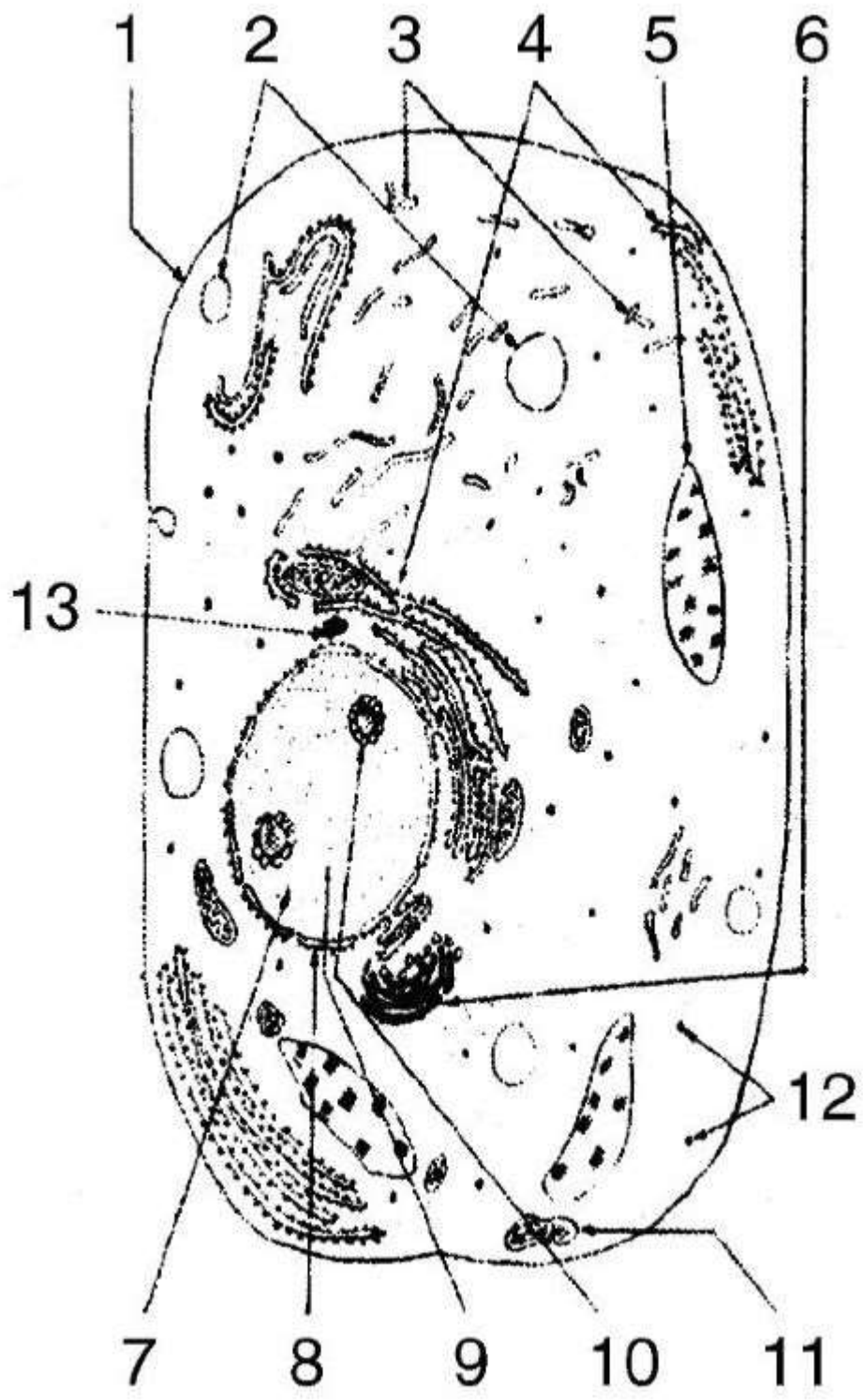


Рис. 2. Соматическая клетка: 1 - клеточная мембрана; 2 - вакуоль; 3 - эндоплазматическая сеть (гладкая); 4 - эндоплазматическая сеть (шероховатая); 5 - жюсома; 6 - комплекс Гольджи; 7 - ядро; 8 - ядерная оболочка; 9 - хромосома; 10 - ядрышко; 11 - митохондрия; 12 - рибосома; 13 - центриоль

Третью часть «конверта» составляет пептидогликановый слой, который непосредственно представляет собой клеточную стенку, лежащую между наружной и внутренней (цитоплазматической) мембраной. Определяя форму бактериальной клетки, пептидогликановый слой в химическом плане является одиночной молекулой, содержащей полисахаридные цепи, связанные с короткими пептидами. Внешняя мембрана прикреплена к пептидогликановому слою большим количеством (10^6) молекул липопротеида, протеиновый конец которых ковалентно прикреплен к диаминопимелиновой кислоте пептидогликана, тогда как их липидный конец «спрятан» во внешней мембране.

Пространство между наружной и внутренней мембраной, содержащее пептидогликановый слой, носит название периплазматического пространства.

На долю мембран и клеточной стенки приходится около 20% всего клеточного белка. На поверхности клеточной стенки у бактерий многих видов могут быть жгутики или жгутики и пили, а снаружи от клеточной стенки может находиться также капсула, как, например, у пневмококков. Эти структуры обладают диагностическим значением.

Основное вещество бактерий - это цитоплазма, представляющая собой раствор белка, концентрация которого составляет 200 мг/мл.

В цитоплазме бактерий имеются ядерная область, рибосомы (около 10 000) и различные включения в виде гранул гликогена, липидов, серы. В ядерной области обнаруживаются волокна диаметром 3-5 нм, представляющие собой скрученные двойные цепи одиночной молекулы ДНК.

Клетки синезеленой водоросли сходны по своему строению с бактериями, но в отличие от последних содержат хлорофилл и каротин.

Наиболее сложная организация присуща эукариотическим клеткам животных и растений. Строение клеток животных и растений характеризуется принципиальным сходством, но форма, размеры и масса их чрезвычайно разнообразны и зависят от того, является ли организм одноклеточным или многоклеточным. Например, диатомовые водоросли, эвгленовые, дрожжи, миксомицеты и простейшие - одноклеточные эукариоты, тогда как организмы подавляющего большинства других типов - это многоклеточные эукариоты, количество клеток у которых составляет от нескольких (например, у некоторых гельминтов) до миллиардов (у млекопитающих) на организм. Организм человека состоит из около 10^{15} разных клеток, которые различаются между собой по осуществляемым ими функциям.

В случае человека насчитывают более 200 типов клеток. Наиболее многочисленными клетками в организме человека являются эпителиальные, среди которых различают ороговевающие клетки (волос и ногтей); клетки, обладающие всасывательной и барьерной функциями (в желудочно-кишечном тракте, мочеполовых путях, роговице, влагалище и других системах органов); клетки, выстилающие внутренние органы и полости (пневмоциты, серозные клетки и многие другие). Различают клетки, обеспечивающие метаболизм и накопление резервных веществ (гепатоциты, жировые клетки). Большую группу составляют клетки, секретирующие внеклеточный матрикс (амилобласты, фибробласты, остеобласты и др.) и гормоны, а также сократительные клетки (скелетных и сердечных мышц, радужной оболочки и других структур), клетки крови и иммунной системы (эритроциты, нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, Т-лимфоциты и др.). Существуют также клетки, выполняющие роль сенсорных преобразователей (фоторецепторы, осязательные, слуховые, обонятельные, вкусовые и другие рецепторы). Значительное число клеток представлено нейронами и глиальными клетками ЦНС. Имеются также специализированные клетки хрусталика глаза,

пигментные и питающие клетки. Далее следует назвать половые клетки. Известны и многие другие типы клеток человека.

В природе не существует некоей типичной клетки, ибо все они характеризуются чрезвычайным разнообразием. Тем не менее все эукариотические клетки существенно отличаются от прокариотических клеток по ряду свойств, и прежде всего по объему, форме и размерам. Объем большинства эукариотических клеток превышает объем прокариотов в 1000-10 000 раз. Такой объем прокариотических клеток связан с содержанием в них различных органелл, осуществляющих всевозможные клеточные функции. Для эукариотических клеток характерно также наличие большого количества генетического материала, сосредоточенного в основном в относительно большом количестве хромосом, что обеспечивает им большие возможности в дифференцировке и специализации. Не менее важной особенностью эукариотических клеток является то, что им присуща компартментализация, обеспеченная наличием внутренних мембранных систем. В результате этого многие ферменты локализируются в определенных компартментах. Например, почти все ферменты, катализирующие синтез белков и животных клеток, локализованы в рибосомах, тогда как ферменты, катализирующие синтез фосфолипидов, сосредоточены в основном на клеточной цитоплазматической мембране. В отличие от прокариотических клеток в эукариотических клетках имеется ядрышко.

Эукариотические клетки по сравнению с прокариотическими обладают более сложной системой восприятия веществ из окружающей среды, без чего невозможна их жизнь. Существуют и другие различия между эукариотическими и прокариотическими клетками. Метаболиты могут изменять объем клеток.

Форма клеток бывает самой разнообразной и часто зависит также от выполняемых ими функций. Например, многие простейшие имеют овальную форму, тогда как эритроциты являются овальными дисками, а мышечные клетки млекопитающих вытянуты. Размеры эукариотических клеток микроскопические (табл. 2).

Некоторые виды клеток характеризуются значительными размерами. Например, размеры нервных клеток у крупных животных достигают нескольких метров в длину, а у человека - до 1 м. Клетки отдельных тканей растений достигают нескольких миллиметров в длину.

Считают, что чем крупнее организм в пределах вида, тем крупнее его клетки. Однако для родственных видов животных, различающихся по размерам, характерны и сходные по размерам клетки. Например, у всех млекопитающих сходны по размерам эритроциты.

Таблица 2. Средние размеры клеток животных и растений

Происхождение клетки	Диаметр, мкм	Объем, мкм ³
Клетка печени человека	20	4000
Малая клетка тимуса	6	120
Клетка меристемы (корешок лука)	17	2600
Клетка паренхимы плода растения	1000	110 ⁸

Клетки различаются также и по массе. Например, одиночная клетка печени (гепатоцит) человека весит 19⁻⁹ г.

Соматическая клетка человека (типичная эукариотическая клетка) представляет собой образование, состоящее из множества структурных компонентов микроскопических и субмикроскопических размеров (см. рис. 2).

Использование электронной микроскопии и других методов позволило установить чрезвычайное разнообразие в структуре как оболочки и цитоплазмы, так и ядра. В частности, был установлен мембранный принцип строения внутриклеточных структур, исходя из которого различают ряд структурных компонентов клетки, а именно:

- мембранная система;
- цитоплазматический матрикс (основное вещество клеток);
- клеточные органеллы (внутриклеточные компартменты);
- клеточные включения.

Мембранная система. Эта система представлена клеточной плазматической (цитоплазматической) мембраной, цитоплазматической (эндоплазматической) сетью (ретикулум) и пластинчатым комплексом Гольджи.

Плазматическая (цитоплазматическая) мембрана имеет толщину 8-12 нм и состоит из трех слоев, два из которых являются белковыми слоями толщиной по 3 нм каждый, а третий (внутренний) - двойным фосфолипидным слоем толщиной 6 нм (рис. 3). Плазматическая мембрана - полупроницаемая структура. Через нее в клетку входят питательные вещества и выходят все «отходы» (продукты секреции). Она создает барьер проницаемости. В результате этого плазматическая мембрана регулирует обмен различными веществами между клеткой и внешней средой. В плазматической мембране содержатся многие важные ферменты и системы активного транспорта ионов натрия и калия.

На поверхности плазматической мембраны обнаруживают ряд специальных образований в виде микроворсинок и ресничек. Микроворсинки очень часты в эпителии кишечника и почек. Реснички - это своеобразные выросты цитоплазмы. У эритроцитов мембрана является гладкой (элементарная мембрана). У некоторых одноклеточных организмов-эукариотов плазматическая мембрана также содержит реснички (микроворсинки), различные выпячивания и выросты, переходящие в пузырьки. На внешней поверхности клеток животных обнаружены гликопротеиды как компоненты плазматической мембраны. Предполагают, что поверхностные гликопротеиды обеспечивают адгезионную способность клеток в тканях и, следовательно, слипание однотипных клеток. В мембранах эритроцитов содержится гликопротеид, получивший название гликофорина (м.м. 30 000). Этот гликопротеид состоит из 130 аминокислотных остатков и большого количества (60% всей молекулы) остатков сахара. Кроме того, в эритроцитарной мембране содержится белок спек-трин, молекулы которого формируют скелет мембраны.

У клеток растений наружной структурой служит жесткая клеточная стенка, построенная из молекул целлюлозы, создающих очень прочные волокна, погруженные в матрикс из других полисахаридов и полимерного вещества лигнина. Клетки наружных слоев растений иногда покрыты очень тонким слоем восковидного вещества. На поверхности плазматических мембран имеются электрически заряженные группы, из-за которых поддерживается разность электрических потенциалов на мембранах. На поверхности плазматических мембран имеются также специфические рецепторы (участки распознавания) для гормонов и других соединений. Кроме того, здесь же локализованы особые рецепторы, ответственные за индивидуальную тканевую совместимость. Считают, что рецепторные участки формируются гликопротеидами и ганглиозидами.

Цитоплазматическая (эндоплазматическая) сеть (ретикулум) представлена пронизывающими однослойными мембранными полостями (трубочками, цистернами, вакуолями) разных размеров, заполненными белковыми гранулами. Открыта К. Портером в 1945 г. Толщина трубочек и других структур этой сети равна 5-6 нм.

Различают *гранулярный* (шероховатый) эндоплазматический ретикулум, который выстлан множеством рибосом диаметром порядка 21-25 нм и молекулярной массой $4 \cdot 10^6$, служащих центрами синтеза молекул белков, и *агранулярный* (гладкий) эндоплазматический ретикулум, на котором нет рибосом, но на нем синтезируются липиды и углеводы. Степень насыщенности гранулярной эндоплазматической сети рибосомами определяет степень интенсивности синтеза белков. У человека и животных агранулярную сетью богаты клетки коры надпочечников, яичников и семенников, печени, скелетных мышц.

Цитоплазматическая сеть без перерыва соединена с цитоплазматической мембраной, ядерной мембраной и пластинчатым комплексом Гольджи. Это позволяет синтезируемым белкам проходить в комплекс Гольджи, откуда после специальной обработки они выводятся из клетки или идут на построение лизосом.

Плазматическая мембрана, мембраны эндоплазматической сети, а также ядер, митохондрий и хлоропластов (см. ниже) представляют собой чрезвычайно сложные структуры, обладающие рядом важнейших биологических свойств. Многие мембраны содержат ферменты - транспортные системы, с помощью которых осуществляется перенос молекул питательных веществ и неорганических ионов внутрь клеток и внутри клеток, а также вывод из клеток продуктов жизнедеятельности. Мембранные структуры способны к самовосстановлению, если в них по каким-то причинам возникают повреждения.

В процессе искусственного растирания или гомогенизации клеток с экспериментальными целями образуются мелкие частицы диаметром 50-150 нм, состоящие из фрагментов эндоплазматического ретикулума и плазматической мембраны. Эти структуры получили название микросом, и их широко используют в лабораторной работе для решения тех или иных вопросов молекулярной организации клеток.

Комплекс Гольджи. Этот комплекс, называемый еще пластинчатым, был открыт итальянцем Камилло Гольджи еще в 1898 г. Он присутствует во всех клетках, кроме эритроцитов и сперматозоидов, и представляет собой систему дискообразных однослойных мембран (мембранных пузырьков или цистерн), локализирующихся рядом с гладким эндоплазматическим ретикулум и ядром. Часто в клетках обнаруживают несколько таких комплексов (диктиосом), размеры которых составляют 30-60 нм. Структурными молекулами, поддерживающими структуру цистерн, являются ферменты, вовлеченные в процессинг олигосахаридов, белки, представляющие собой аутоантитела, а также белки, служащие компонентами цито-скелета. Основная функция комплекса Гольджи заключается в том, что он является местом упаковки (уплотнения) белков, поступающих с рибосом, а также присоединения к белкам углеводов (образования гликопротеидов), а к полисахаридам - сульфатных групп с последующим транспортом их к другим клеточным структурам или за пределы клетки (экзоцитоз). В клетках печени этот комплекс участвует в выделении в кровь липопротеидов. Как отмечено выше, он участвует также и в формировании лизосом.

Цитоплазматический матрикс. Этот структурный компонент является основным веществом (цитоплазмой, гиалоплазмой) клетки. Первые электронно-микроскопические изображения цитоплазмы были получены шведским ученым Ф. Шестрандом еще в 1955 г. Различают *эктоплазму* - вещество, располагающееся ближе к цитоплазматической мембране (твердое тело), и *эндоплазму*, отстоящую к центру клетки от эктоплазмы (более жидкое состояние) и представляющую собой цитозоль. Консистенция цитозоля

приближается к гелю. В нем растворены многие ферменты и белки, обеспечивающие связывание и транспорт питательных веществ, микроэлементов и кислорода. Здесь же находятся аминокислоты и нуклеотиды, а также различные метаболиты (промежуточные продукты биосинтеза и распада макромолекул). Наконец, в цитозоле присутствуют различные коферменты, а также АТФ, АДФ, ионы ряда неорганических солей (K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Cl^- , HCO^- , HPO^-), тРНК.

В цитоплазме содержатся микрофиламенты (нити) толщиной 4-5 нм и микротрубочки, представляющие собой полые цилиндрические структуры диаметром 25 нм, а также фрагменты промежуточных размеров. Эти структуры составляют жесткую конструкцию (каркас) в клетке, называемую цитоскелетом и определяющую внешний вид и форму клеток. Микрофиламенты состоят из белка, сходного с сократительным белком актином.

Объединяясь, микрофиламенты формируют пучки, в которые входят дополнительные белки (анкерин, спектрин и др.). Основная функция микрофиламентов заключается в обеспечении сократительных процессов клеток, в упрочении мембран. Микротрубочки построены из белков α - и β -тубулина, а также γ -тубулина. Для микротрубочек характерен ряд функций. Формирование микротрубочек происходит в интерфазе клеток в так называемых центрах организации микротрубочек (ЦОМ), которые «окружают» центриоли, в результате чего предполагают, что центриоли являются ЦОМ. В каждом ЦОМ содержится по 10-13 молекул γ -тубулина и примерно по 7 молекул других белков, включая димер α/β -тубулина. Эти белки формируют структуру, которая образует микротрубочный «ансамбль». Их значение до конца не выяснено, но предположительно заключается в том, что они обеспечивают перемещение клеточных органелл, включая хромосомы, внутри клеток.

В составе цитоплазмы обнаруживают ферменты, полисахариды, АТФ, тРНК, ионы Са, Na, К и других химических элементов.

Основная функция цитоплазматического матрикса заключается в том, что он является внутренней средой клетки, поддерживающей мембранные системы, органеллы и включения. Цитоскелет выполняет опорную функцию. Микрофиламенты способствуют упрочению мембранной системы, а микротрубочки, как отмечено выше, обеспечивают перемещение клеточных органелл и транспорт химических соединений из одних отсеков клетки в другие. Цитоскелет имеет значение также в делении клетки.

Глава III. Обмен веществ и энергии

Обмен веществ и энергии (метаболизм) - это совокупность химических реакций, протекающих в клетках или в целостном организме и заключающихся в синтезе сложных молекул и новой протоплазмы (анаболизм) и в распаде молекул с освобождением энергии (катаболизм).

Обмен веществ и энергии - важнейшее свойство живого, проявляющееся на разных уровнях его организации. Благодаря обмену веществ и энергии происходят рост и размножение, формируются другие важнейшие свойства клеток и организмов. Характерная особенность метаболических функций животных и растительных клеток заключается в том, что они сходны между собой, поскольку клетки всех организмов обладают всеми молекулами, играющими центральную роль в метаболизме и обеспечивающими переход энергии одного вида в энергию другого вида. Кроме того, в основе регуляции метаболических путей лежат общие механизмы, поэтому энергетические процессы у всех живых существ сходны. Жизнь существует и продолжается лишь благодаря энергии.

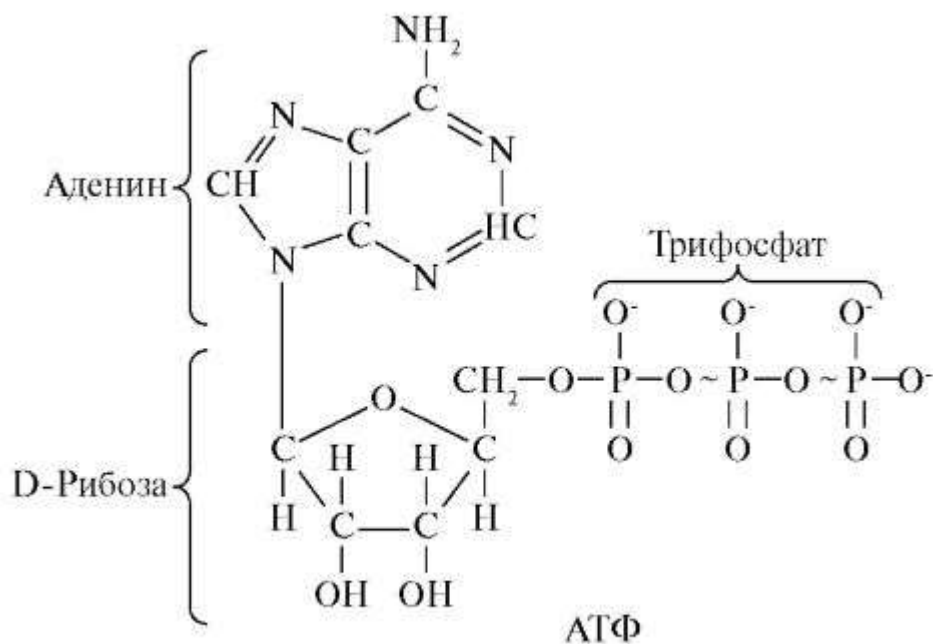
3.1 АНАБОЛИЗМ И КАТАБОЛИЗМ

Основными метаболическими процессами являются анаболизм (ассимиляция) и катаболизм (диссимиляция).

Анаболизм, или ассимиляция (от лат. *assimilation* - уподобление), представляет собой эндотермический процесс уподобления поступающих в клетку веществ веществам самой клетки. Он является «созидательным» метаболизмом.

Важнейшим моментом ассимиляции служит синтез белков и нуклеиновых кислот. Частный случай анаболизма - фотосинтез, представляющий собой биологический процесс, при котором органическое вещество синтезируется из воды, двуокиси углерода и неорганических солей под влиянием лучистой энергии Солнца. Фотосинтез в зеленых растениях является автотрофным типом обмена.

Катаболизм, или диссимиляция (от лат. *dissimilis* - расподобление), - это экзотермический процесс, при котором происходит распад веществ с освобождением энергии. Этот распад осуществляется в результате переваривания и дыхания. Переваривание представляет собой процесс распада крупных молекул на более мелкие молекулы, тогда как дыхание является процессом окислительного катаболизма простых сахаров, глицерола, жирных кислот и дезаминированных аминокислот, в результате которого происходит освобождение жизненно необходимой химической энергии. Эта энергия используется для пополнения запасов аденозинтрифосфата (АТФ), который служит непосредственным донором (источником) клеточной энергии, универсальной энергетической «валютой» в биологических системах. Пополнение запасов АТФ обеспечивается реакцией фосфата (Ф) с аденозиндифосфатом (АДФ), а именно:



Формула 1

Когда АТФ разлагается на АДФ и фосфат, энергия клетки освобождается и используется для работы в клетке. АТФ представляет собой нуклеотид, состоящий из остатков аденина, рибозы и трифосфата (трифосфатных групп), тогда как аденозиндифосфат (АДФ) имеет лишь две группы. Богатство АТФ энергией определяется тем, что его трифосфатный компонент содержит две фосфоангидридные связи. Энергия

АТФ превышает энергию АДФ на 7000 ккал/моль. Этой энергией обеспечиваются все биосинтетические реакции в клетке в результате гидролиза АТФ до АДФ и неорганического фосфата. Итак, цикл АТФ - АДФ является основным механизмом обмена энергии в живых системах. Как видно, ассимиляция, диссимиляция и фотосинтез связаны с энергией. Энергия необходима для транспорта молекул и ионов, синтеза биомолекул из простых предшественников, для преобразования механической работы в клеточные движения.

К живым системам применимы два закона термодинамики. В соответствии с первым законом термодинамики (законом сохранения энергии) энергия на протяжении химических и физических процессов ни создается, ни исчезает, а просто переходит из одной формы в другую, пригодную в той или иной мере для выполнения работы. В соответствии со вторым законом термодинамики химические и физические процессы протекают в направлении установления равновесия, т. е. в направлении от упорядоченного состояния к неупорядоченному. По мере приближения к установлению равновесия между упорядоченностью и неупорядоченностью происходит уменьшение свободной энергии, т. е. той порции общей энергии, которая способна производить работу. Когда свободная энергия уменьшается, повышается та часть общей внутренней энергии системы, которая является мерой степени случайности и неупорядоченности (дезорганизации) и называется энтропией. Таким образом, естественная тенденция любой системы направлена на повышение энтропии и уменьшение свободной энергии, которая является самой полезной термодинамической функцией.

Для живых существ первичный источник энергии - солнечная радиация, в частности видимый свет, который состоит из электромагнитных волн энергии, встречающихся в виде дискретных единиц, называемых фотонами или квантами света. Одни живые существа способны улавливать световую энергию, другие получают энергию в результате окисления пищевых веществ.

Энергия видимого света улавливается зелеными растениями в процессе фотосинтеза, который осуществляется в хлоропластах их клеток. Благодаря фотосинтезу живые существа создают упорядоченность из неупорядоченности, а световая энергия превращается в химическую энергию, запасаемую в углеводах, являющихся продуктами фотосинтеза. Таким образом, фотосинтезирующие организмы извлекают свободную энергию из солнечного света. В результате этого клетки зеленых растений обладают высоким содержанием свободной энергии.

Животные организмы получают энергию, уже запасенную в углеводах, через пищу. Следовательно, они способствуют увеличению энтропии среды. В митохондриях клеток этих организмов энергия, запасенная в углеводах, переводится в форму свободной энергии, подходящей для синтеза молекул других веществ, а также для обеспечения механической, электрической и осмотической работы клеток. Освобождение энергии, запасенной в углеводах, осуществляется в результате дыхания - аэробного и анаэробного. При аэробном дыхании расщепление молекул, содержащих запасенную энергию, происходит путем гликолиза и в цикле Кребса. При анаэробном дыхании действует только гликолиз. Таким образом, жизнедеятельность клеток животных организмов обеспечивается в основном энергией, источником которой служат реакции окисления - восстановления «топлива» (глюкозы и жирных кислот), в процессе которых происходит перенос электронов от одного соединения (окисление) к другому (восстановление). Перенос энергии от химических реакций, дающих энергию, к процессам - потребителям энергии - осуществляется с помощью АТФ.

Организм - открытая саморегулирующая химическая система, которая поддерживает и реплицирует себя посредством использования энергии, генерируемой Солнцем. Непрерывно поглощая энергию и вещества, жизнь не «стремится» к равновесию

между упорядоченностью и неупорядоченностью, между высокой молекулярной организацией и дезорганизацией. Напротив, для живых существ характерна упорядоченность как в их структуре и функциях, так и в превращении и использовании ими энергии.

Процессы обмена вещества и энергии подвержены регуляции, причем существует множество регулирующих механизмов, наиболее известный из которых заключается в контроле количества и активности ферментов. В регуляции обмена веществ и энергии имеет значение также и то, что метаболические пути синтеза и распада почти всегда разобщены, причем у эукариотов это разобщение усиливается компартиментализацией клеток.

3.2 ПОСТУПЛЕНИЕ ВЕЩЕСТВ В КЛЕТКИ

Благодаря содержанию растворов солей, сахаров и других осмотически активных веществ клетки характеризуются наличием в них определенного осмотического давления. Например, давление в клетках животных, обитающих на суше, доходит до 8 атм., а у некоторых водных животных (морских и океанических форм) оно достигает 30 атм. и более. В клетках растений осмотическое давление является еще большим. Разность концентрации веществ внутри и снаружи клетки называют градиентом концентрации.

Поступление веществ в клетку, равно как и удаление их из клетки, связано с проницаемостью клеточной мембраны для молекул или ионов, а также со свойствами веществ. Клеточная мембрана регулирует обмен различными веществами между клеткой и средой. Поддержание мембраны и ее проницаемость обеспечиваются клеточной энергией.

Известно несколько путей поступления веществ в клетки. В частности, различают пассивный, катализируемый и активный транспорт веществ в клетки и из клеток, а также проникновение веществ в клетки путем фагоцитоза и пиноцитоза.

Пассивный транспорт веществ в клетки обеспечивается диффузией через мембрану по градиенту концентрации. Молекулы обычно переходят из области высокой концентрации в область более низкой.

Количество работы, затрачиваемой на транспорт молекул в клетку против градиента концентрации, можно определить исходя из допущения простой реакции, в которой A_0 есть концентрация молекул за пределами клетки, а A_1 - концентрация молекул внутри клетки. Эту реакцию можно описать константой равновесия в виде уравнения

$$K_p = \frac{A_1}{A_0}.$$

Между тем константа равновесия K_p связана со свободной энергией реакции отношением в виде $G = RT \ln K_p$, где R есть около 2 кал/моль, а T есть 300 °К (температура, при которой протекают многие биологические реакции). Допуская, что совместная энергия гидролиза АТФ и АДФ обеспечивает эту реакцию с 50%-ной эффективностью, можно далее допустить, что транспортная система будет располагать примерно 3500 кал (из общего количества энергии в 7000 кал) на 1 моль АТФ, гидролизуемого при определенных физиологических условиях. Следовательно, константа равновесия будет равна

$$K_p = \ln \frac{G}{RT} = \ln \frac{3500}{600} = 5,83.$$

Важнейший вывод из этих заключений состоит в том, что работа, необходимая для транспорта молекул, не зависит от отношений между концентрациями внутри и вне клетки.

Можно сказать, пассивный транспорт веществ в клетки осуществляется обычной диффузией через клеточную мембрану, причем скорость диффузии вещества зависит от его растворимости в мембране, коэффициента диффузии в мембране и от разности концентрации веществ в клетке и за ее пределами (в среде). Этим путем в клетку проникают вода, двуокись углерода и молекулы органических веществ, способные хорошо растворяться в жирах. Вещества в клетку проникают через поры, имеющиеся в клеточной мембране. Пассивный транспорт не зависит от энергии, обеспечиваемой АТФ.

Известна катализируемая, или так называемая облегченная, диффузия, при которой скорость диффузии разных веществ, например сахаров, аминокислот и нуклеозидов, через мембрану повышается с помощью белков (ферментов). Как и обычная диффузия, «облегченная» диффузия тоже зависит от градиента концентрации, однако здесь имеются подвижные «переносчики», роль которых выполняют ферменты. Находясь в составе мембраны, ферменты действуют в качестве «переносчиков» молекул вещества, проникая (диффундируя) на противоположную сторону мембраны, где они освобождаются от переносимых веществ. Поскольку «облегченная» диффузия вещества является переносом по градиенту концентрации, она тоже непосредственно не зависит от энергии.

Активный транспорт веществ в клетку отличается от пассивного (диффузии) тем, что вещество переносится против градиента концентрации, т. е. из области низкой концентрации в область более высокой концентрации. Активный транспорт связан со способностью мембраны поддерживать разность электрических потенциалов (помимо поддержания разности в концентрации веществ внутри и снаружи клетки), под которыми понимают различия между электрическими потенциалами внутри и вне клетки, а также с затратами энергии на работу в виде перемещения веществ против электрохимического градиента, т. е. вверх.

Энергия для транспорта обеспечивается фосфоэнолпируватом, фосфатная группа и часть химической энергии которого передаются белками, часть последних используется всеми сахарами, транспортируемыми фосфотрансферазной системой, а часть специфична для отдельных сахаров. Конечный белок содержится в мембране и ответствен за транспорт и фосфорилирование сахаров.

Активный транспорт особенно эффективен в случае переноса ионов. Реакции, обеспечивающие активный транспорт, происходят в мембране и сопряжены с реакциями, дающими свободную энергию. Ферменты, катализирующие эти реакции, также локализованы в мембране. Примером активного транспорта веществ является транспорт ионов натрия и калия, который определяет клеточный мембранный потенциал. Концентрация ионов натрия (Na^+) внутри большинства клеток меньше, чем в среде, тогда как концентрация ионов калия (K^+) внутри клеток больше, чем в среде. В результате этого ионы Na^+ стремятся проникнуть внутрь из среды в клетку, а ионы K^+ , наоборот, выйти из клетки в среду. Поддержание концентрации этих ионов в клетке и в окружающей среде обеспечивается благодаря наличию в клеточной мембране системы, которая является ионным «насосом» и откачивает ионы Na^+ из клетки в среду и накачивает ионы K^+ в клетку из среды. Работа этой системы, т. е. движение ионов против электрохимического

градиента, обеспечивается энергией, которая генерируется гидролизом АТФ, причем фермент АТФаза, катализирующий эту реакцию, содержится в самой мембране и, как считают, выполняет роль натриево-калиевого «насоса», генерирующего мембранный потенциал. Энергия, освобождаемая при гидролизе одной молекулы АТФ, обеспечивает транспорт за пределы клетки трех ионов Na^+ и внутрь клетки двух ионов K^+ .

Система $\text{Na}^+ + \text{K}^+ + \text{АТФаза}$ помогает поддерживать асимметрическое распределение ионов калия при высокой концентрации последнего в клетках. Ионы калия участвуют в регуляции многих клеточных функций, включая поток солей и воды из почечных клеток, освобождение инсулина из панкреатических клеток, частоту сердцебиения.

Установлено, что энергетически выгодный транспорт ионов Na^+ внутрь клеток оказывает также влияние на транспорт сахаров и аминокислот в клетки. В частности, с транспортом ионов Na^+ сопряжен транспорт глюкозы. Чтобы создать градиент концентрации ионов Na^+ , благоприятный для транспорта ионов K^+ и глюкозы внутрь клеток, ионная «насосная» система, благодаря энергии, активно откачивает ионы Na^+ из клетки за ее пределы.

Определенная роль в транспорте веществ принадлежит белок-связывающим системам, представляющим четвертый способ транспорта. Речь идет о белках, локализованных в периплазматическом пространстве. Эти белки специфически связывают сахара, аминокислоты и ионы, перенося их затем к специфическим молекулам-носителям, локализованным в клеточной мембране. Источником энергии для этих систем является АТФ. Перенос в клетки крупных частиц и молекул обеспечивает эндо-цитоз, в рамках которого различают фагоцитоз и пиноцитоз.

Фагоцитоз (от греч. *phagos* - пожирающий и *cytos* - клетка) представляет собой процесс, при котором клетки захватывают (обволакивают) твердые частицы за счет выпячивания клеточной мембраны. Вошедшие в толщу цитоплазмы частицы перевариваются с помощью ферментов и усваиваются затем клетками. Фагоцитоз широко распространен среди одноклеточных организмов и некоторых специализированных клеток многоклеточных организмов. Он имеет также значение в иммунной защите организма.

Пиноцитоз (от греч. *pino* - пить и *cytos* - клетка) представляет собой процесс, при котором клетки поглощают жидкости и высокомолекулярные вещества за счет выпячивания плазматической мембраны и образования канальцев, куда поступает жидкость. Канальцы после заполнения жидкостью отшнуровываются и поступают в цитоплазму, где их стенки перевариваются, в результате чего содержимое (жидкость) освобождается. Путем аналогичного механизма происходит и удаление молекул из клеток (экзоцитоз). Пиноцитоз часто встречается у одноклеточных животных. У многоклеточных он наблюдается в клетках кровеносной и лимфатической систем, в клетках злокачественных опухолей, а также в клетках тканей, для которых характерен повышенный уровень обмена веществ.

3.3 ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез - это синтез органических соединений в листьях зеленых растений из воды и двуокиси углерода с использованием солнечной (световой) энергии, адсорбируемой хлорофиллом (рис. 9). Благодаря фотосинтезу происходит улавливание энергии видимого света и превращение ее в химическую энергию, сохраняемую (запасаемую) в веществах, образуемых при фотосинтезе. Значение фотосинтеза гигантское. Отметим лишь, что он поставляет топливо (энергию) и атмосферный кислород, необходимые для существования всего живого.

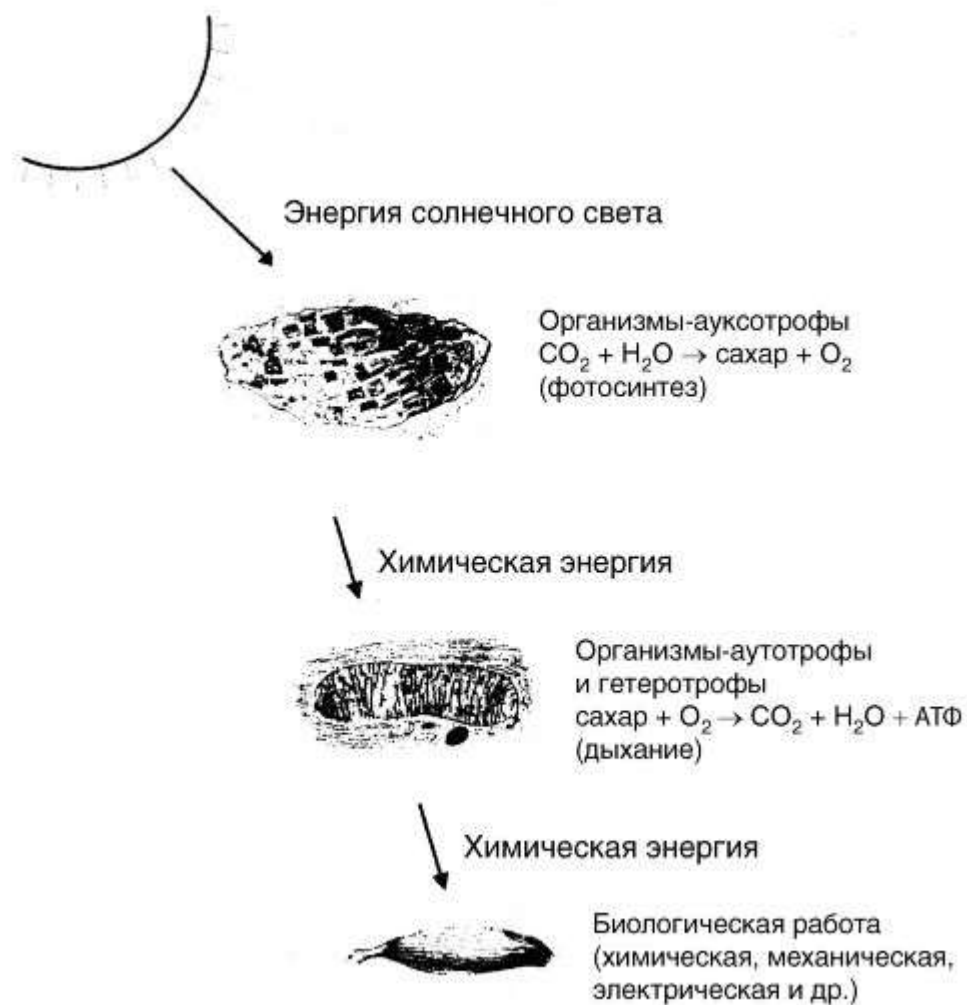
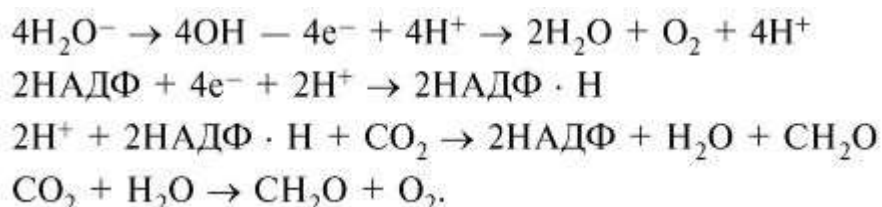


Рис. 9. Фотосинтез Химия фотосинтеза описывается следующими уравнениями:



Улавливание и поглощение света осуществляется пигментом хлорофиллом, содержащимся в хлоропластах клеток зеленых растений. Когда свет падает на молекулу хлорофилла, то один из ее электронов оказывается в возбужденном состоянии. Другими словами, он переходит на более высокий энергетический уровень. Возбужденные электроны передаются затем другим молекулам, в результате чего повышается свободная энергия акцепторной молекулы, а «брешь» в молекуле хлорофилла заполняется электроном, поступающим из воды. Последняя при этом окисляется, в результате чего выделяется молекулярный кислород. Таким образом, в молекулах хлорофилла световая энергия переводит электроны на высокий энергетический уровень. Хлорофилл является промежуточным соединением на пути электронов от низкоэнергетического уровня в молекулах воды к высокоэнергетическому уровню в конечном акцепторе электронов.

В переходе электронов на высокий энергетический уровень участвуют две фотосистемы - фотосистема I, активируемая далеким красным светом (~700 нм), и фотосистема II, активируемая красным светом с более высокой энергией (~650 нм), т. е. этот переход происходит в два этапа при использовании света. Реакции, протекающие на

этих этапах, получили название световых. Обе фотосистемы связаны между собой системой переноса электронов.

На уровне фотосистемы I молекулы хлорофилла передают свои электроны, богатые энергией, через ферредоксин к никотин-амидаденин-динуклеотидфосфату (НАДФ), который в результате этого восстанавливается и в восстановленной форме уже сам способен самостоятельно поставлять электроны, необходимые для образования глюкозы путем восстановления атмосферной CO_2 .

На уровне фотосистемы II богатые энергией возбужденные электроны хлорофилла передаются системе переноса электронов, а образовавшиеся в молекулах хлорофилла «бреши» после «ушедших» электронов замещаются бедными энергией электронами, которые поступают от воды, окисляющейся с образованием молекулярного кислорода. Пройдя через ряд соединений, составляющих цепь переноса электронов, электроны из фотосистемы II, богатые энергией, в конечном итоге замещают утраченные электроны в хлорофилле из фотосистемы I. В цепи переноса электронов осуществляется несколько окислительно-восстановительных реакций, в каждой из которых электроны переходят на более низкий энергетический уровень.

Часть энергии, теряемой при переходе через цепь переноса электронов, идет на обеспечение синтеза АТФ из АДФ и неорганического фосфата. Считают, что синтез молекул АТФ связан также с фотосистемой I, в которой имеется циклический поток электронов, заключающийся в том, что электроны, захваченные акцептором, возвращаются хлорофиллу через цитохром V. При этом энергия, высвобождающаяся в реакциях систем переноса электронов, в которых электроны двигаются «вниз», запасается путем синтеза молекул АТФ.

В результате световых реакций фотосинтеза образуются высокоэнергетические АТФ и восстановленный НАДФ, которые снабжают энергией последующие, так называемые темновые реакции, протекающие без света и приводящие в конце концов к восстановлению атмосферной CO_2 до сахаров. Процесс восстановления CO_2 начинается с фиксации молекул этого соединения молекулами акцептора, сопровождающейся вступлением атомов углерода в ряд последовательных реакций, что приводит к образованию на каждые шесть фиксированных молекул CO_2 одной молекулы глюкозы. Энергия и электроны, необходимые для темновых реакций, поставляются АТФ и восстановленным НАДФ, образованными в световых реакциях. Таким образом, химическая энергия, генерированная световыми реакциями, стабилизируется в молекулах глюкозы в процессе темновых реакций. В конечном итоге из глюкозы образуется крахмал, в котором оказываются запасенными, по существу, как атомы углерода, так и энергия.

3.4 ДЫХАНИЕ (ПОДГОТОВКА ЭНЕРГИИ К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ)

Энергия, которая оказывается запасенной в основном в углеводах, используется в дальнейшем клетками растений для обеспечения различных биологических реакций. Что касается клеток животных, то энергия поступает в них с пищей. Чтобы эта энергия могла использоваться в процессе жизнедеятельности клеток, она должна быть подготовлена для этого. Каковы эти механизмы, с помощью которых энергия, запасенная в глюкозе, трансформируется в клетках в доступную для использования форму АТФ?

Подготовка энергии к использованию, т. е. генерирование (извлечение) энергии из пищевых веществ, осуществляется в процессе дыхания, под которым понимают окисление (расщепление) молекул-энергоносителей (т. е. топливных молекул), при котором роль конечного акцептора выполняет O_2 , а донором электронов является органическое или неорганическое соединение. Процесс подготовки энергии к использованию протекает в три последовательные стадии (рис. 10).

На первой стадии поступающие в клетки крупные молекулы полисахаридов гидролизуются до простых Сахаров. На этой стадии происходит разложение и дополнительных энергоносителей. В частности, жиры разлагаются на глицерол и жирные кислоты, белки гидролизуются до аминокислот. Однако на этой стадии высвобождения запасенной в пищевых веществах энергии все еще не происходит.



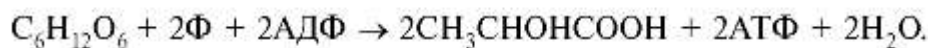
Рис. 10. Подготовка энергии к использованию

На второй стадии происходит распад малых молекул до еще более простых структур, играющих уже ключевую роль в метаболизме. Глюкоза превращается в ацетильную часть ацетил-КоА, являющегося производным кофермента А. В результате этих реакций образуются молекулы АТФ, но их еще мало. На уровне ацетил-КоА в метаболический путь могут вступать также жирные кислоты и аминокислоты.

Наконец, на третьей стадии происходит полное окисление ацетильного компонента ацетил-КоА до CO_2 . На этой стадии образуется основная часть АТФ.

Процесс генерирования энергии начинается с гликолиза (от греч. *glycos* - сахар и *lysis* - растворение), который представляет собой окислительный процесс, заканчивающийся превращением глюкозы в пировиноградную кислоту с образованием АТФ. Уже давно установлено, что для дыхания в качестве акцептора электронов необходим

кислород. Однако на первых этапах расщепления сахаров кислорода не требуется. Окисление глюкозы начинается в анаэробных условиях дыхания (при отсутствии кислорода) с частичного расщепления ее шестиуглеродной молекулы и заканчивается образованием двух трехуглеродных молекул пировиноградной кислоты (рис. 11). Превращения глюкозы можно описать следующим уравнением:



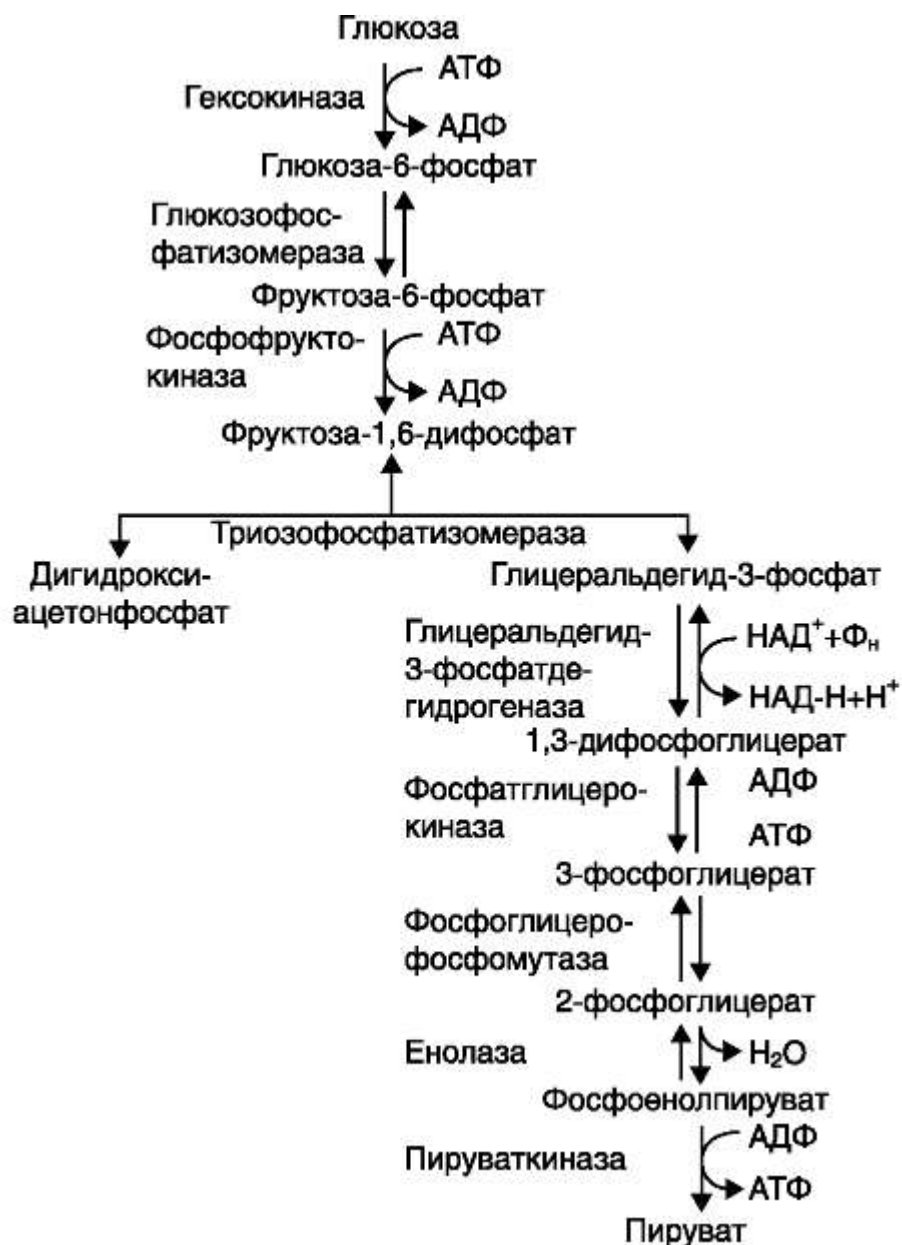


Рис. 11. Окисление глюкозы в анаэробных условиях (гликолиз)

Гликолиз состоит из 10 последовательных химических реакций, протекающих в цитоплазме (цитозоле), и идет в отсутствие кислорода.

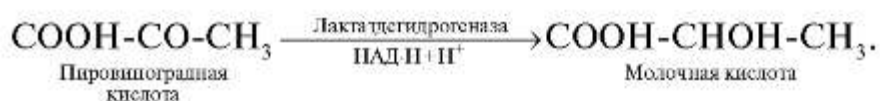
Вначале глюкоза превращается через глюкозо-6-фосфат в фруктозо-1,6-бифосфат в результате фосфорилирования, изомеризации и второй реакции фосфорилирования, катализируемых гексокиназой и фосфофруктокиназой. Поскольку эти реакции еще сами нуждаются в АТФ, они являются подготовительными в образовании АТФ. В частности, на превращение каждой молекулы глюкозы в этих реакциях затрачивается по две молекулы АТФ.

На втором этапе фруктозо-1,2-дифосфат превращается с помощью альдолазы в дигидроксиацетонфосфат и глицероальдегид-3-фосфат, которые взаимопревращаемы в реакциях, катализируемых триозофосфатизомеразой. Затем глицероальдегид-3-фосфат окисляется и фосфорилируется, в результате чего превращается в высокоэнергетическое фосфатное соединение 1,3-дифосфоглицерат (1,3-ДФГ). Это превращение катализируется глицеральдегид-3-фосфат-дегидрогеназой.

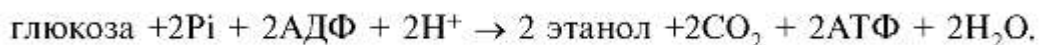
Поскольку 1,3-ДФГ-ацилфосфат обладает высоким потенциалом переноса фосфатной группы, эта особенность используется для генерирования АТФ. Поэтому дальше происходит перенос фосфорильной группы от ацилфосфатной группы 1,3-ДФГ-ацилфосфата на АДФ, катализируемый фосфоглицераткиназой. В результате этого образуется молекула АТФ и 3-фосфоглицерат, т. е. на этом этапе происходит образование энергии.

Последний этап гликолиза связан с превращением 3-фосфо-глицерата в пируват и образованием второй молекулы АТФ. Этот этап осуществляется в реакциях трех типов. Первая реакция заключается во внутримолекулярной перестройке, связанной с превращением 3-фосфоглицерата в 2-фосфоглицерат, катализируемый фосфоглицеромутазой. В результате этой реакции происходит перемещение фосфорильной группы. Во второй реакции происходит дегидратация 2-фосфоглицерата, катализируемая енолазой, в результате чего образуется фосфоенолпируват. При этом повышается потенциал переноса фосфорильной группы; енолфосфат обладает высоким потенциалом переноса фосфорильной группы. В третьей (заключительной) реакции этого этапа происходит перенос фосфорильной группы от фосфоенолпирувата к АДФ, катализируемый пируваткиназой. Это приводит к образованию пирувата и АТФ (второй молекулы)

При анаэробных условиях пировиноградная кислота превращается в молочную кислоту (лактат) или в этиловый спирт (этанол). Этот анаэробный процесс называют еще брожением. В данном случае речь идет о молочнокислом и спиртовом брожении. Молочная кислота образуется из пирувата при метаболизме ряда микроорганизмов, а также в клетках мышц многоклеточных организмов. Суммарная реакция превращения глюкозы в лактат имеет следующий вид:



НАДФ образуется в результате окисления глицеральдегид-3-фосфата, который используется при восстановлении пирувата. В процессе превращения пировиноградной кислоты в лактат происходит регенерирование НАД⁺, что поддерживает непрерывность гликолиза в анаэробных условиях. Этиловый спирт образуется из пирувата при метаболизме дрожжей и некоторых других микроорганизмов спиртового брожения. Суммарная реакция превращения глюкозы в этанол имеет следующий вид:



Восстановление ацетальдегида в этиловый спирт сопровождается регенерированием НАД⁺.

Анаэробное дыхание с точки зрения производительности не является эффективным процессом, так как при анаэробном превращении глюкозы в этанол или лактат освобождается лишь небольшое количество энергии. Большая часть энергии, запасенной в глюкозе, продолжает затем оставаться запасенной уже в молекулах этанола.

Как видно, последовательность реакций, в процессе которых глюкоза превращается в пируват, сходна в клетках всех видов у всех организмов. Биологическое значение гликолиза заключается в том, что он генерирует молекулы АТФ. В результате распада глюкозы образуются строительные блоки, используемые для синтеза клеточных структур. Оба эти процесса регулируются скоростью превращения глюкозы в пируват. Однако роль пирувата в генерировании энергии обмена веществ различна в разных клетках и организмах.

У аэробных организмов гликолиз выполняет роль своего рода процесса-прелюдии к дальнейшему окислению, ибо при аэробном дыхании (в присутствии кислорода) окисление идет дальше и осуществляется уже в митохондриях в цикле Кребса (цикле трикарбоновых кислот или цикле лимонной кислоты) и в цепи переноса электронов. Цикл Кребса является конечным путем окисления топливных молекул, причем не только глюкозы и других углеводов, но и жирных кислот и аминокислот (рис. 12). Включение в этот окислительный путь осуществляется на уровне ацетил-кофермента (ацетил-КоА), т. е. происходит с образования ацетил-КоА в митохондриях в результате окислительного декарбосилирования пирувата. Ацетил-КоА обладает высоким потенциалом переноса ацетильных групп. Следовательно, топливные молекулы вступают в цикл Кребса в виде ацетил-КоА.

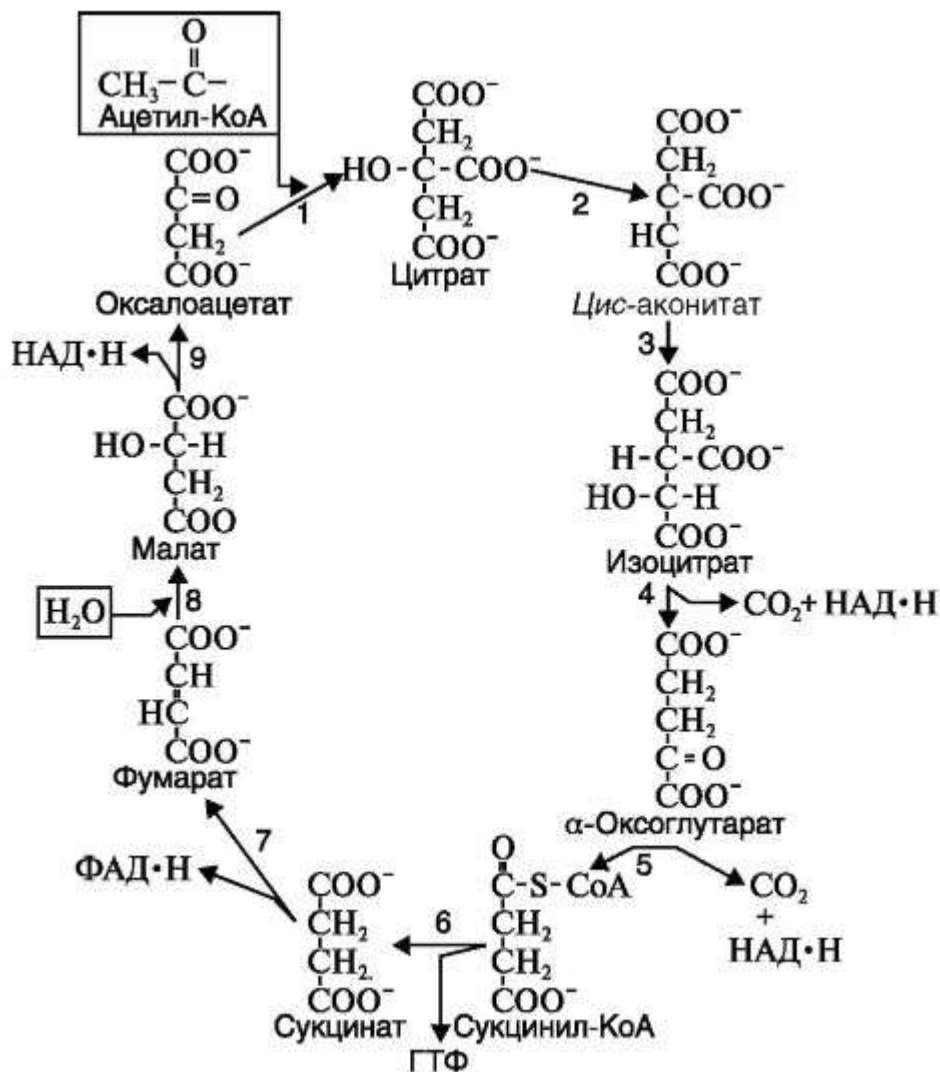
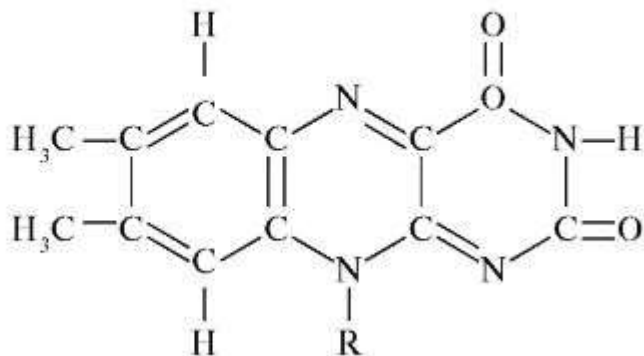


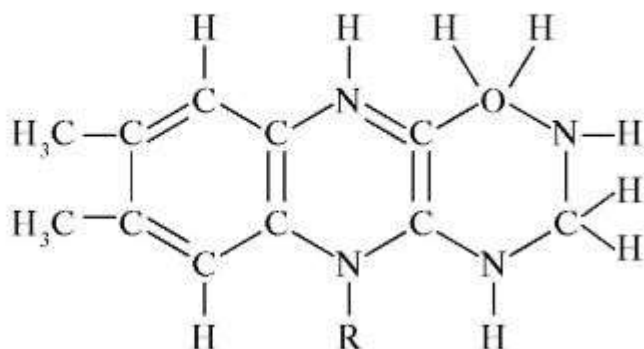
Рис. 12. Цикл Кребса

Цикл Кребса действует только в аэробных условиях и начинается с конденсации ацетил-КоА (C₂) и оксалоацетата (C₄) с образованием цитрата (C₆), изомеризация которого приводит к изоцитрату (C₆). Затем следует окислительное декарбосилирование изоцитрата и образование α-оксоглутарата (C₅), после чего последний подвергается окислительному декарбосилированию (выделяется вторая молекула CO₂) в сукцинил-КоА (C₄). В следующей реакции происходит расщепление тиоэфирной связи сукцинил-КоА в присутствии P_i (пирофосфата), в результате чего образуется сукцинат и генерируются высокоэнергетические фосфатные связи в форме ГТФ или АТФ. Сукцинат потом окисляется в фумарат (C₄), который гидратируется в малат. В реакции происходит

ОКИСЛЕННАЯ ФОРМА (ФАД)



ВОССТАНОВЛЕННАЯ ФОРМА (ФАДН₂)



Формула 3

Главным акцептором электронов при окислении топливных молекул служит никотинамидадениндинуклеотид (НАД⁺), реакционноспособной частью которого является никотинамидное кольцо. Последнее присоединяет ион водорода и два электрона. Восстановленная форма этого переносчика - НАДН. Окисление последнего дает три молекулы АТФ. Вторым ацептором электронов является ФАД (флави-адениндинуклеотид), реакционноспособной частью которого служит изоаллоксазиновое кольцо, которое тоже присоединяет два электрона.

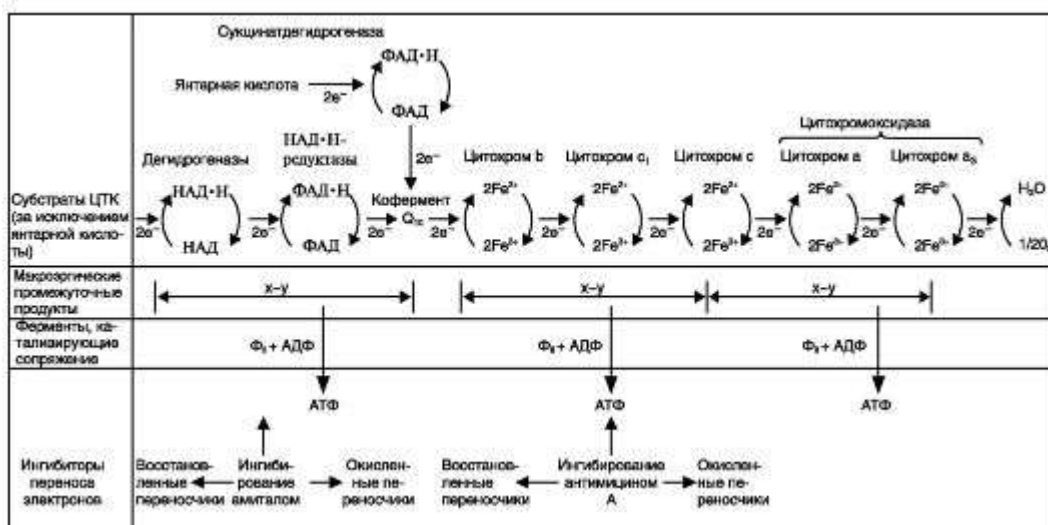


Рис. 13. Цепь транспорта электронов

Восстановленная форма ФАД - ФАДН₂. Окисление последнего дает две молекулы АТФ. Таким образом, главными переносчиками являются НАДН и ФАДН₂, которые

содержат по паре электронов с высоким потенциалом и доставляют свои высокоэнергетические электроны к O_2 по цепи транспорта электронов, также локализованной в митохондриях. Этот перенос сопровождается образованием АТФ из АДФ и P_i и носит название окислительного фосфорилирования (рис. 14). Следовательно, окислительное фосфорилирование - это процесс образования АТФ, сопряженного с переносом электронов по цепи транспорта (переносчиков) от НАДН или ФАДН₂ к O_2 через многие другие переносчики, в частности цитохромы. В процессе окислительного фосфорилирования генерируется 32 молекулы АТФ из всех 36 молекул АТФ, генерируемых в процессе окисления глюкозы до CO_2 и H_2O .

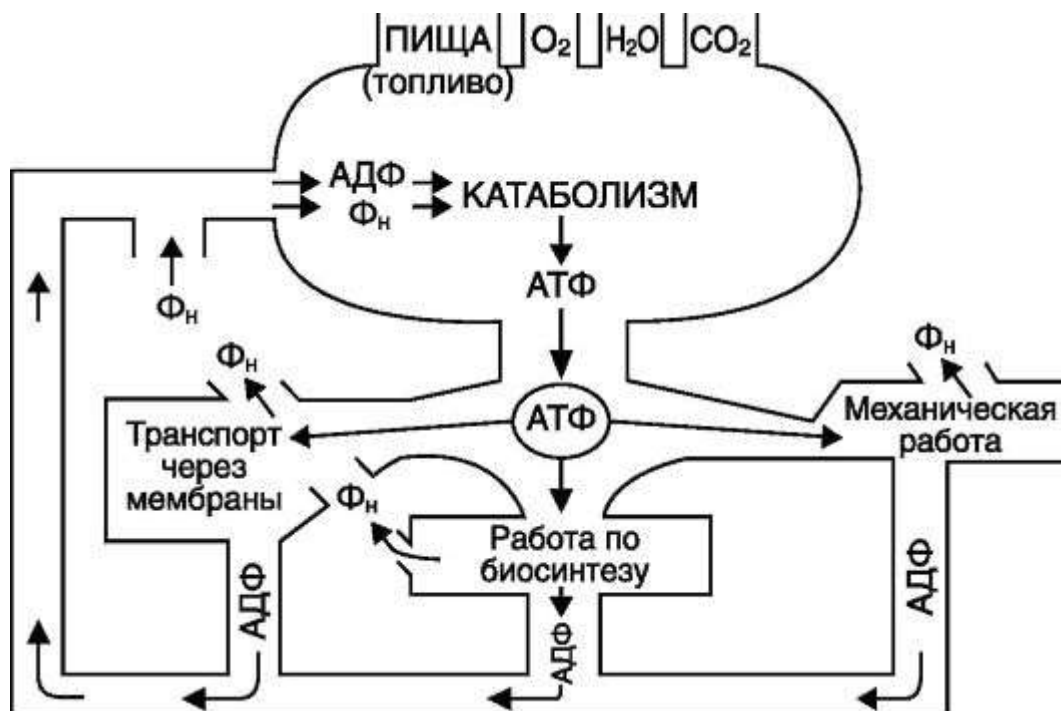


Рис. 14. Цикл АТФ-АДФ

Многоступенчатость транспорта электронов от НАДН или ФАДН₂ к O_2 по цепи многочисленных переносчиков сопровождается выбросом протонов из митохондриального матрикса и генерированием про-тондвижущей силы (мембранного потенциала). В процессе обратного перехода протонов в митохондриальный матрикс происходит синтез АТФ. Следовательно, окисление НАДН и ФАДН₂ и фосфорилирование АДФ в АТФ сопряжены по той причине, что они обеспечиваются протонным градиентом через внутреннюю мембрану митохондрий. Это сопряжение называют дыхательным контролем.

3.4 ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ В КЛЕТКАХ

Благодаря фотосинтезу и дыханию световая энергия конвертируется в форму, которая может использоваться клетками для обеспечения различных функций (см. рис. 14).

Основными видами биологической работы в клетках являются транспорт веществ через мембраны, биосинтез и механическая работа. Обеспечение этих видов биологической работы в клетках основано на цикле АТФ-АДФ. Для обеспечения энерготребующих функций клеток используются высокоэнергетические связи АТФ. В результате реакции в конечном итоге освобождается неорганический фосфат. АДФ рефосфорилируется в АТФ в процессе реакций катаболизма.

Большое место в катаболизме занимает биосинтез, который в клетках происходит непрерывно. Клетки обладают гигантской биосинтетической способностью. Например, одиночная клетка *E. coli* (табл. 4) способна за время от одного деления до другого (одного клеточного цикла) синтезировать огромное количество молекул различных соединений (см. табл. 4). Центральное место в биосинтезе принадлежит синтезу белков (см. гл. VII). Синтез белков, нуклеиновых кислот и других химических соединений необходим для поддержания живых клеток. Во все биосинтезы вовлечен АТФ. Более того, между биосинтезом и деградацией химических соединений наблюдается взаимодействие, причем это взаимодействие обеспечивается АТФ (рис. 15).

Таблица 4. Биосинтетическая способность

Химическое соединение	Сухой вес, %	Молекулярная масса	Кол-во молекул на клетку	Кол-во молекул, синтезируемых за 1 с	Кол-во молекул АТФ, необходимых для синтеза в течение 1 с	Кол-во требуемой энергии, % к общей затрачиваемой энергии
ДНК	5	2 000 000 000	1	0,00083	60 000	2,5
РНК	10	1 000 000	15	12,5	75 000	3,1
Белки	70	60 000	1 700 000	1,400	2 120 000	88
Липиды	10	1000	15 000 000	12 500	87 500	3,7
Полисахариды	5	200 000	39 000	32,5	65 000	2,7

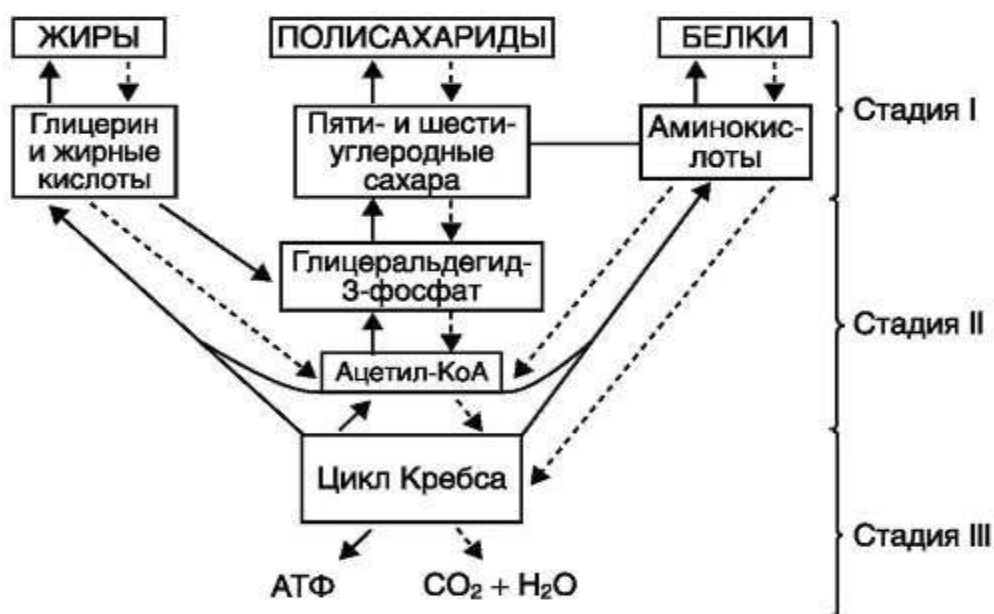


Рис. 15. Взаимодействие между синтезом и деградацией (сплошная линия - синтез; пунктирная линия - деградация)

Одним из обычных примеров механической работы является мышечное сокращение, в котором существенную роль играет АТФ.

3.5 МЕТАБОЛИЗМ НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМОВ

По характеру ассимиляции различают автотрофные, гетеротрофные и миксотрофные организмы.

Автотрофные (от греч. *autos* - сам, *trophe* - пища), или самопитающиеся, организмы - это организмы, способные синтезировать органические соединения из неорганических (углекислого газа, воды и неорганических соединений азота и серы). В зависимости от источника потребляемой энергии автотрофы классифицируют на фотосинтезирующие и хемосинтезирующие организмы. Первые используют световую энергию, тогда как вторые - энергию экзотермических химических реакций (в ходе превращения неорганических соединений). Фотосинтезирующими организмами являются растения, в листьях которых осуществляется фотосинтез. Зеленые растения образуют углеводы, которые передвигаются из листьев в корни, где вступают в реакции с аммиаком и образуют аминокислоты.

Хемосинтезирующими организмами являются микроорганизмы - нитрифицирующие, серобактерии и железобактерии. Свободный азот усваивают азотфиксирующие бактерии.

Гетеротрофные (от греч. *heteros* - другой, *trophe* - пища) организмы - это организмы, которые нуждаются в готовых органических соединениях. Ими являются животные, а также микроорганизмы. Для животных характерен голозойный способ гетеротрофного питания, заключающийся в потреблении пищи в виде твердых частиц с последующей ее механической и химической переработкой. Напротив, для микроорганизмов свойствен осмотический способ гетеротрофного питания. При этом способе питание проходит растворенными питательными веществами путем поглощения их всей поверхностью тела.

Миксотрофные (от лат. *mixtus* - смешанный) организмы - это организмы, способные как к синтезу органических веществ, так и к использованию их в готовом виде. Например, эвглена зеленая на свету является автотрофом, в темноте - гетеротрофом.

По характеру диссимиляции различают аэробные и анаэробные организмы. Аэробные (от греч. *aër* - воздух) организмы для дыхания (окисления) используют свободный кислород. Аэробными являются большинство ныне живущих организмов. Напротив, анаэробы окисляют субстраты, например сахара, в отсутствие кислорода, следовательно, для них дыханием является брожение. Анаэробными являются многие микроорганизмы, гельминты. Например, динитрифицирующие анаэробные бактерии окисляют органические соединения, используя нитриты, являющиеся неорганическим окислителем. Автотрофы и гетеротрофы связаны между собой питанием (пищевыми цепями) и энергетически, в результате чего существование одних из них зависит от других, и наоборот. Например, кислородные потребности аэробов полностью зависят от автотрофов (зеленых растений). Последние используют CO₂, поставляемый в окружающую среду гетеротрофами. Все живые существа обладают системами, обеспечивающими превращение энергии, и способны понимать энтропию. Жизнедеятельность организмов с различными типами питания создает круговороты веществ в природе.

3.6 ПРОИСХОЖДЕНИЕ ТИПОВ ОБМЕНА

Считают, что первыми организмами были гетеротрофные анаэробы, способные использовать органические вещества абиогенного происхождения. Первые гетеротрофы дали начало автотрофам, которые тоже были анаэробами. Позднее среди автотрофов появились организмы, способные осуществлять фотосинтез, что вело к накоплению в

атмосфере кислорода. Это способствовало в дальнейшем появлению аэробного типа диссимилиации. Предполагают, что первыми аэробами были зеленые растения и хемосинтезирующие микроорганизмы. Гетеротрофы возникли на последнем этапе эволюции анаболизма и катаболизма.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Какова роль обмена веществ и энергии в жизни живых существ?
2. Что такое энергия и каковы ее формы?
3. Применимы ли к живым системам законы термодинамики?
4. Как организмы используют энергию?
5. Какова связь между световой энергией и пигментами растений? Что происходит, когда свет падает на хлорофилл?
6. Почему энергия, запасенная в глюкозе, не может использоваться прямым образом для обеспечения биологических реакций?
7. Какова роль дыхания в подготовке энергии к использованию?
8. Какова роль гликолиза, цикла Кребса и цепи переноса электронов в «улучшении» энергии? Каково биологическое значение цикла Кребса?
9. Можете ли вы написать суммарное уравнение для превращения глюкозы в лактат?
10. Какова природа энергетической «валюты»?
11. Как используется АТФ в биологической работе?
12. Какова роль АТФ в транспорте ионов через клеточную мембрану?
13. Как вы понимаете роль АТФ в росте клеток и биосинтезе?
14. Полное окисление глюкозы дает 636 ккал энергии (глюкоза + + O₂ - H₂O + CO₂ + 636 ккал). В процессе гликолиза глюкозы продуцируются две молекулы АТФ (глюкоза - 2 АТФ + 2 пировиноградная кислота). Распад одной молекулы АТФ до одной молекулы АДФ дает 8 ккал (АТФ - АДФ + PO₄ + 8 ккал). Сколько энергии остается в двух молекулах пировиноградной кислоты, если допустить, что гликолиз эффективен на 100%?
15. Сколько молекул АТФ необходимо для синтеза в 1 секунду ДНК, РНК, белка, липидов и полисахаридов в клетках человека, если допустить, что их около 3·10¹⁵ в организме взрослого человека и что их биосинтетическая способность является такой же, как и в табл. 4?
16. Как много энергии необходимо для транспорта трех эквивалентов Na⁺ из клетки в жидкую среду и двух эквивалентов K⁺ из жидкой среды в клетку при условии, что концентрация Na⁺ составляет в клетках 10 мМ, в среде - 1 мМ, тогда как концентрация K⁺ равна 100 мМ в клетке и 5 мМ в среде?
17. Опишите свойства автотрофов и гетеротрофов с точки зрения ввода и использования энергии.
18. Что представляют собой АТФ и АДФ?
19. Каковы пути поступления веществ в клетки?
20. Каким образом можно демонстрировать существование «насоса» Na⁺-K⁺ в эукариотических клетках?
21. Какие виды биологической работы осуществляются в клетках?
22. Приведите примеры биосинтетической способности клеток.

23. Дайте определения и перечислите основные свойства ауто-трофных, гетеротрофных и миксотрофных организмов.

24. Если концентрация какой-либо аминокислоты в клетке составляет 10^{-3} мМ, то как долго это количество аминокислот будет поддерживать синтез белка при частоте, количественно выражающейся в $1 \cdot 10^{-13}$ г вновь синтезированного белка в течение 30 минут, затрачиваемых на удвоение клеток?

25. Что вы знаете о происхождении разных типов метаболизма?

Размножение - это свойство организмов производить потомство или способность организмов к самовоспроизведению. Являясь важнейшим свойством живого, размножение обеспечивает непрерывность жизни, продолжение видов.

Процесс размножения исключительно сложен и связан не только с передачей генетической информации от родителей к потомству, но и с анатомическими и физиологическими свойствами организмов, с их поведением, гормональным контролем. Размножение организмов сопровождается процессами их роста и развития.

Для живых существ характерно чрезвычайное разнообразие в способах размножения. Тем не менее различают два основных способа размножения - бесполое и половое (рис. 16). Бесполое размножение, или апомиксис (от греч. *apo* - без, *mixis* - смешение), представляет собой процесс, в котором участвует лишь один родитель (клетка или многоклеточный организм). Напротив, в половом размножении участвуют два родителя, каждый из которых имеет собственную репродуктивную систему и продуцирует половые клетки (гаметы), которые после слияния образуют зиготу (оплодотворенное яйцо), дифференцирующуюся затем в эмбрион. Следовательно, при половом размножении имеет место смешение наследственных факторов, т. е. процесс, называемый амфимиксисом (от греч. *amphi* - с обеих сторон, *mixis* - смешение).

Глава IV. БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Бесполое размножение характерно для организмов многих видов как растений, так и животных. Оно встречается у вирусов, бактерий, водорослей, грибов, сосудистых растений, простейших, губок, кишечнополостных, мшанок и оболочников.

Наиболее простая форма бесполого размножения характерна для вирусов. Их репродуктивный процесс связан с молекулами нуклеиновых кислот, со способностью этих молекул к самоудвоению и основан на специфичности относительно слабых водородных связей между нуклеотидами.



Рис. 16. Способы размножения организмов

Применительно к другим организмам, размножающимся бесполом путем, различают вегетативное размножение и размножение спорообразованием.

Вегетативное размножение - это размножение, при котором из части, отделившейся от материнского организма, развивается новый организм. Этот вид размножения характерен как для одноклеточных, так и для многоклеточных организмов, но имеет у них разное проявление.

У одноклеточных организмов вегетативное размножение представлено такими формами, как деление, множественное деление и почкование. Деление путем простой перетяжки с образованием при этом из одного родительского организма двух дочерних присуще бактериям и синезеленым водорослям (цианобактериям). Напротив, размножение делением бурых и зеленых водорослей, а также одноклеточных животных (саркодовых, жгутиковых и инфузорий) происходит путем митотического деления ядра с последующей перетяжкой цитоплазмы.

Размножение путем множественного деления (шизогонии) заключается в делении ядра с последующим разделением цитоплазмы на части. В результате такого деления из одной клетки образуется несколько дочерних организмов. Примером множественного

деления является размножение малярийного плазмодия (*P. vivax*) в эритроцитах человека. В этом случае у плазмодиев происходит повторяющееся много раз деление ядра без цитокинеза, после чего следует и цитокинез. В результате этого один плазмодий дает начало 12-24 дочерним организмам.

У многоклеточных растительных организмов вегетативное размножение путем деления осуществляется черенками, луковицами, листьями, корневищами. Но это, по существу, искусственное размножение, используемое в сельскохозяйственной практике. Размножение высших растений в искусственных условиях возможно и из одной клетки. Организмы, развивающиеся из одной клетки (клон), обладают всеми свойствами исходного многоклеточного организма. Это размножение получило название клонального микроразмножения. В качестве одной из форм вегетативного размножения могут служить прививки или трансплантации многих культурных растений, заключающиеся в пересадке почки или части побега от одного растения к другому. Конечно, это тоже способ размножения, который в природе не встречается, но в сельском хозяйстве используется очень широко.

У многоклеточных животных вегетативное размножение происходит путем фрагментации их тела на части, после чего каждая часть развивается в новое животное. Такое размножение характерно для губок, кишечнополостных (гидр), немертин, плоских червей, иглокожих (морских звезд) и некоторых других организмов. Близкой формой к вегетативному размножению животных фрагментацией является полиэмбриония животных, заключающаяся в том, что на определенной стадии развития эмбрион разделяется на несколько частей, каждая из которых развивается в самостоятельный организм. Полиэмбриония встречается у броненосцев. Однако последние размножаются половым путем. Поэтому полиэмбриония является скорее своеобразной стадией в половом размножении, а потомство, возникающее в результате полиэмбрионии, представлено монозиготными близнецами.

Почкование заключается в том, что на материнской клетке образуется бугорок (вырост) с ядром, который затем отделяется и становится самостоятельным организмом. Почкование встречается как у одноклеточных растений, например у дрожжей, так и у одноклеточных животных, например у инфузорий отдельных видов.

Размножение спорообразованием связано с образованием специализированных клеток - спор, которые содержат ядро, цитоплазму, покрыты плотной оболочкой и способны к длительному существованию в неблагоприятных условиях, что способствует, кроме того, и их расселению. Наиболее часто такое размножение встречается у бактерий, водорослей, грибов, мхов, папоротникообразных. У некоторых зеленых водорослей из отдельных клеток могут формироваться так называемые зооспоры.

Среди животных размножение спорообразованием отмечается у споровиков, в частности у малярийного плазмодия.

У организмов многих видов бесполое размножение может чередоваться с половым размножением.

4.1 ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Половое размножение встречается как у одноклеточных, так и у многоклеточных растений и животных.

Как отмечено в главах V и XIII, половое размножение у бактерий осуществляется путем конъюгации, служащей аналогом полового процесса и являющейся системой рекомбинации этих организмов, тогда как у простейших половое размножение происходит тоже путем конъюгации либо посредством сингамии и аутогамии.

У многоклеточных организмов (растений и животных) половое размножение связано с образованием зародышевых или половых клеток (гамет), оплодотворением и образованием зигот.

Половое размножение является значительным эволюционным приобретением организмов. С другой стороны, оно способствует пересортировке генов, появлению разнообразия организмов и повышению их конкурентоспособности в непрерывно меняющихся условиях окружающей среды.

У одноклеточных организмов половое размножение существует в нескольких формах. У бактерий половое размножение можно ана-логизировать с имеющей место у них конъюгацией, заключающейся в передаче плазмидной или хромосомной ДНК от клеток-доноров (содержащих плазмиды) к клеткам-реципиентам (не содержащим плазмиды), а также с трансдукцией бактерий, заключающейся в передаче генетического материала от одних бактериальных клеток к другим фагам. Конъюгация встречается также у инфузорий, у которых во время этого процесса происходит переход ядер от одних особей к другим, после чего следует деление последних.

Одной из распространенных форм полового размножения у одноклеточных животных, например у паразитических споровиков, является копуляция. Половое размножение у них заключается в слиянии двух особей, которые являются гаметами, в одну, являющуюся споровой формой, из которой затем развивается новый организм. Независимо от способа слияния генетического материала у одноклеточных организмов существенной особенностью этого слияния является то, что оно сопровождается генетической рекомбинацией.

У многоклеточных растений и животных половое размножение клеток происходит через образование женских и мужских половых клеток (яйцеклеток и сперматозоидов), последующее оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом и образование зиготы. У растений половые клетки продуцируются в специализированных репродуктивных структурах, у животных они продуцируются в половых железах, называемых гонадами (от греч. *gone* - семя).

Между соматическими и половыми клетками животных существует важное различие. Оно заключается в том, что соматические клетки способны к делению, т. е. репродуцируют себя, и, кроме того, из них образуются половые клетки. Напротив, половые клетки не делятся, но они «начинают» репродукцию целого организма.

Диплоидные соматические клетки, в которых образуются мужские половые клетки, называются сперматогониями, а в которых образуются женские половые клетки - овогониями. Процесс образования (роста и дифференциации) мужских и женских половых клеток носит название гаметогенеза.

Гаметогенез основан на мейозе (от греч. *meiosis* - понижать), который представляет собой редукционное деление ядер клеток, сопровождающееся понижением числа хромосом на ядро. Мейоз происходит в специализированных клетках репродуктивных органов живых существ, размножающихся половым путем (рис. 17). Например, у папоротникообразных мейоз встречается в специализированных клетках спорангий, располагающихся на нижней поверхности листьев этих растений и развивающихся в споры, а затем в гаметофиты. Последние существуют раздельно, продуцируя в конечном итоге мужские и женские гаметы. У цветковых растений мейоз осуществляется в специализированных клетках семянпочек, которые развиваются в споры. Последние продуцируют гаметофит с одной яйцеклеткой. Кроме того, у этих растений мейоз происходит и в специализированных клетках пыльников, которые также развиваются в споры, продуцирующие в конечном итоге пыльцу с двумя мужскими гаметами. У земляных червей, которые являются гермафродитами и содержат мужские половые

органы в одном сегменте тела, а женские в другом и которые характеризуются способностью к перекрестному оплодотворению между разными особями, имеется способность одновременно к сперматогенезу и овогенезу.

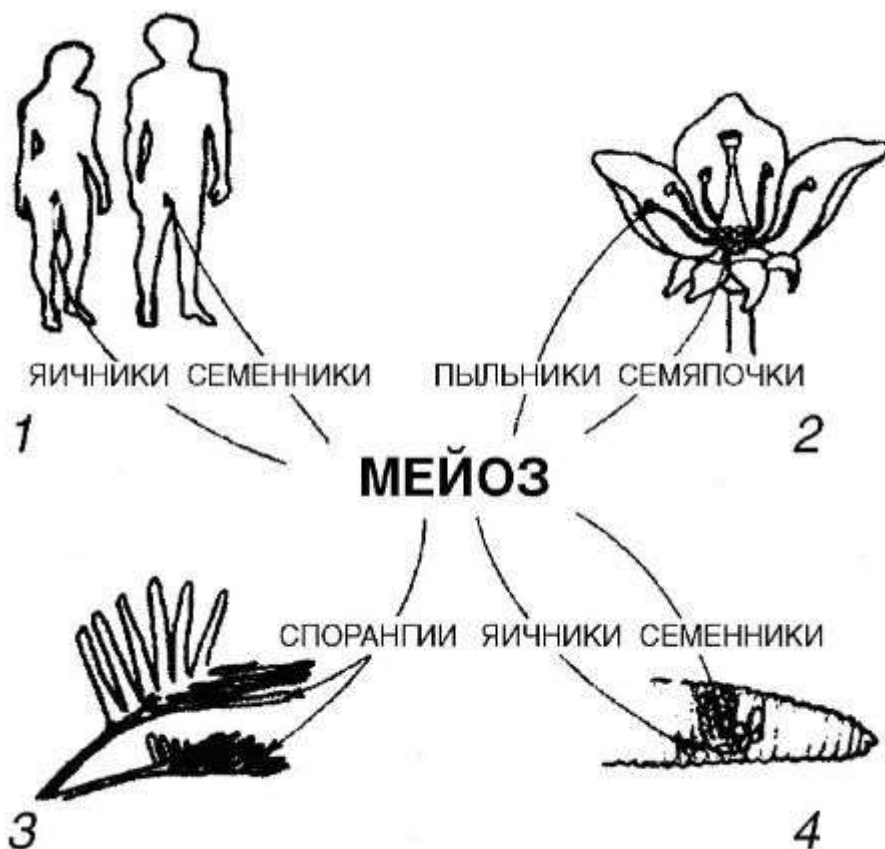


Рис. 17. Мейоз у разных организмов: 1 - человек; 2 - цветковые растения; 3 - папоротник; 4 - дождевой червь

Мейоз осуществляется в специализированных клетках семенников и яичников, в которых продуцируются мужские и женские гаметы соответственно. Выявлены белки - индукторы мейоза.

В процессе мейоза диплоидное число хромосом ($2n$), которое характерно для соматических клеток (клеточных ядер) и незрелых зародышей клеток, изменяется до гаплоидного числа (n), характерного для зрелых зародышевых клеток. Таким образом, в результате гаметогенеза половые клетки получают лишь половину хромосом соматических клеток (рис. 18).

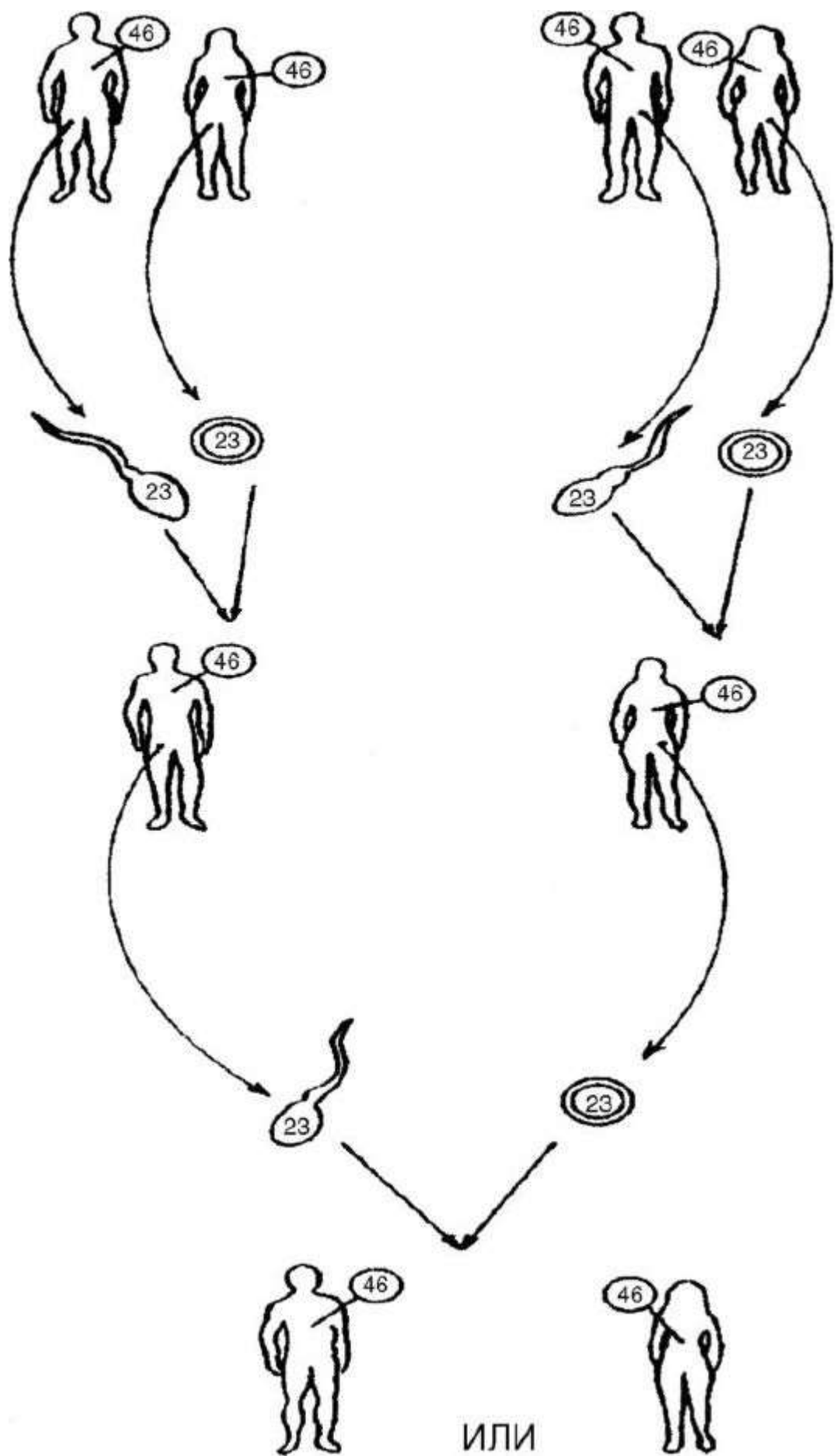


Рис. 18. Распределение хромосом при гаметогенезе

Поведение хромосом в период гаметогенеза у животных является одинаковым как у мужских, так и у женских особей. Однако полы различаются по времени происхождения разных стадий мейоза, что особенно заметно у человека. У мужских особей в постпубертатный период полный процесс мейоза завершается примерно в течение 2 месяцев, в то время как у женских особей первое мейотическое деление начинается в фетальном яичнике и не завершается, пока не начнется овуляция, которая наступает у них примерно в 15 лет.

У высших животных в случае мужских особей мейоз сопровождается образованием четырех функционально активных гамет.

Напротив, у женских особей каждый овоцит II порядка дает лишь одну яйцеклетку. Другие ядерные продукты женского мейоза представляют собой три редукционных тельца, которые не участвуют в размножении и дегенерируют.

Мейоз состоит из двух ядерных делений. Первое мейотическое деление ядра разделяет членов каждой пары гомологичных хромосом после того, как они спарились одна с другой (синапсис) и обменялись генетическим материалом (кроссинговер). В результате этого деления образуется два гаплоидных ядра. Второе мейотическое деление разделяет две продольные половины хромосом (хроматиды) в каждом из этих ядер, продуцируя четыре гаплоидных ядра.

В процессе гаметогенеза происходит также дифференциация яйцеклеток (овогенез) и сперматозоидов (сперматогенез), являющаяся пререквизитом их функций. Яйцеклетки животных намного крупнее сперматозоидов, обычно неподвижны и содержат питательный материал, который обеспечивает развитие эмбриона в начальном периоде после оплодотворения. Сперматозоиды большинства животных обладают жгутиком, обеспечивающим независимость их движения.

Мейоз имеет выдающееся биологическое значение. Благодаря мейозу в клетках организмов поддерживается постоянное число хромосом независимо от количества поколений. Следовательно, мейоз поддерживает постоянство видов. Наконец, в мейозе в результате кроссинговера происходит рекомбинация генов, которая является одним из факторов эволюции.

4.2 СПЕРМАТОГЕНЕЗ И ОВОГЕНЕЗ

Сперматогенез - это процесс образования зрелых мужских половых клеток. Сперматозоиды развиваются в мужских половых железах (семенниках, или тестисах) из специализированных соматических клеток (рис. 19). Такими специализированными клетками служат так называемые примордиальные зародышевые клетки, которые мигрируют к тестисам в раннем периоде эмбриогенеза мужского индивида. Следовательно, примордиальные клетки являются прародителями (предшественниками) зрелых половых клеток.

Семенники человека состоят из многочисленных канальцев, стенки которых сформированы слоями клеток, находящихся на разных стадиях развития сперматозоидов. Наружный слой канальцев образован крупными клетками, называемыми сперматогониями. Эти клетки содержат диплоидный набор хромосом и являются в тестисах потомками примордиальных зародышевых клеток. В период половой зрелости индивида часть сперматогоний перемещается во внутренний слой канальцев, где в результате мейоза они развиваются в клетки, получившие название сперматоцитов I порядка (сперматоциты I), затем в сперматоциты II порядка (сперматоциты II) и, наконец, в сперматиды, являющиеся гаплоидными зародышевыми клетками, дифференцирующимися в конечном итоге в зрелые сперматозоиды. Таким образом, в обобщенном виде можно сказать, что сперматогенез инициируется в диплоидных

соматических клетках (спермато-гониях), после чего следует период созревания зародышевых клеток, в котором происходит два деления ядер путем мейоза, приводящего к образованию сперматид. Такова картина у человека.

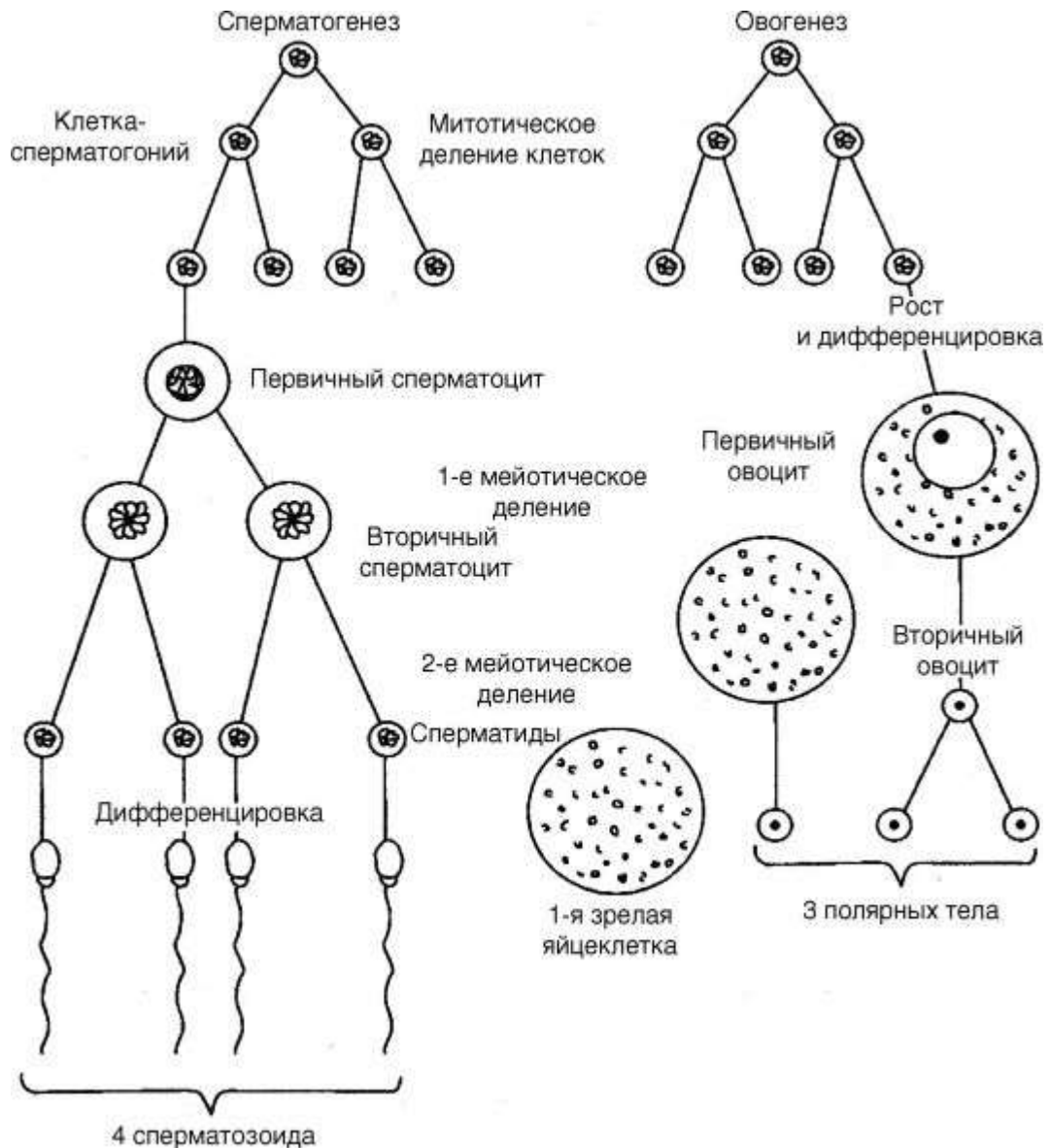


Рис. 19. Сперматогенез и овогенез

Мейоз (рис. 20) в сперматогенезе протекает в несколько стадий (фаз). Между делениями имеются две интерфазы. Таким образом, мейотическое деление можно представить в виде серии следующих одно за другим событий, а именно: интерфаза I -- первое мейотическое деление (ранняя профаза I, поздняя профаза I, метафаза I, анафаза I, телофаза I) - интерфаза II (интеркинез) - второе мейотическое деление (профаза II, метафаза II, анафаза II, телофаза II). Процесс мейоза очень динамичен, поэтому микроскопические различия между разными стадиями отражают скорее не характер самих стадий, а свойства хромосом на разных стадиях. Интерфаза I характеризуется тем, что в ней происходит репликация хромосом (удвоение ДНК), которая к началу ранней профазы I почти полностью завершается.

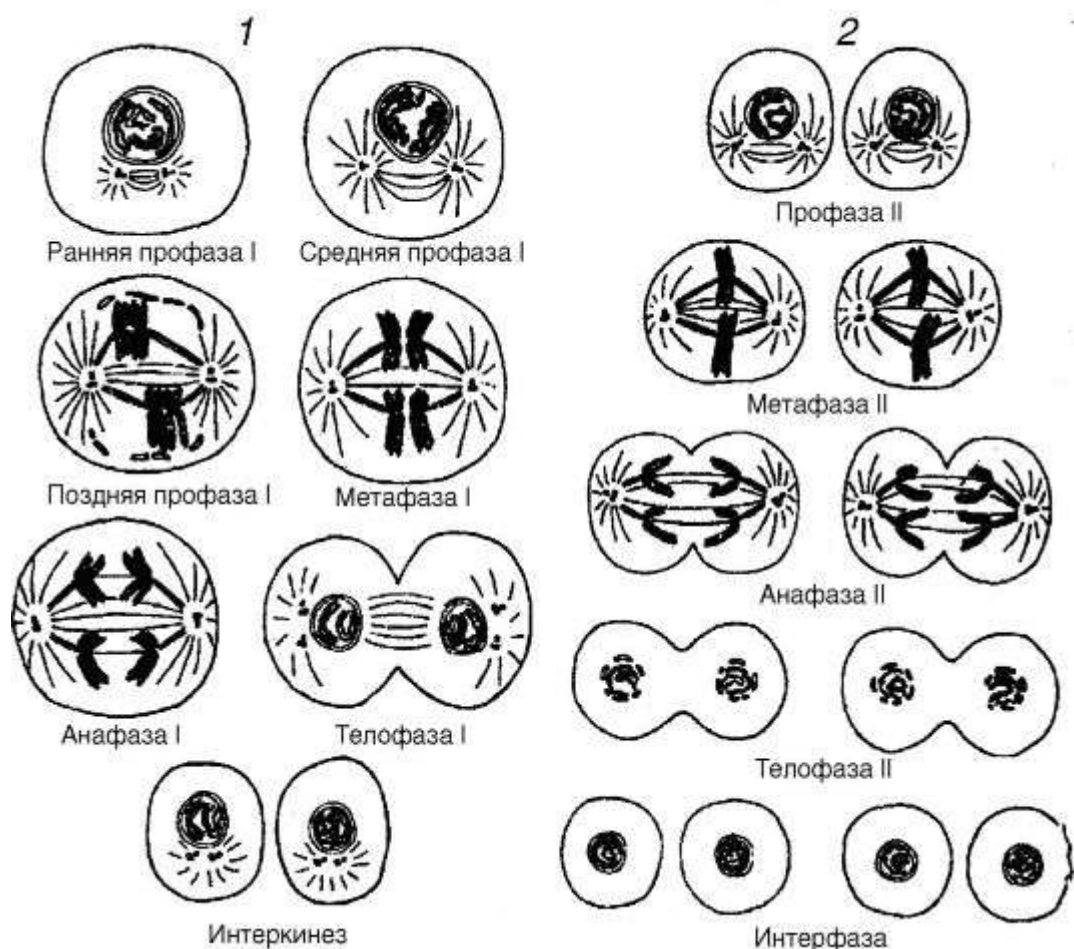


Рис. 20. Фазы мейоза: 1 - первое мейотическое деление; 2 - второе мейотическое деление

Первое мейотическое деление начинается в первичном сперматоците и характеризуется длинной профазой, которая состоит из переходящих одна в другую профазы I и профазы II. В профазе I различают пять главных стадий - лептонему, зигонему, пахинему, диплонему и диакинез.

На стадии лептонемы хромосомы в ядре представлены в виде тонких спирализованных нитей, содержащих многочисленные темно-окрашенные гранулы (хромомеры). Расщепления хромомер и нитей не отмечают, но считают, что хромосомы на уровне этой стадии являются двойными, т. е. диплоидными. Гомологи каждой хромосомной пары объединяются хромомерами вдоль их длины по принципу застёжки.

На стадии зигонемы характерно установление синапсов между гомологичными хромосомами, в результате чего образуются спаренные хромосомы (биваленты). Хромосомы X и Y ведут себя по сравнению с аутосомами несколько по-другому. Они конденсируются в темноокрашиваемые гетерохроматиновые тела, спариваемые в результате гомологических районов на их концах.

На стадии пахинемы, которая является наиболее долгой во времени стадией в мейотической профазе, происходит конденсация бивалентов и разделение каждой хроматиды надвое, в результате чего каждый бивалент представляет собой сложную спиральную структуру, состоящую из четырех сестринских хроматид (тетрад). В конце этой стадии начинается разделение спаренных хромосом-бивалентов. Теперь гомологичные хромосомы могут наблюдаться рядом. Поэтому в некоторых препаратах можно видеть четыре хромосомы, которые образуются в результате дубликации каждого

гомолога, формирующего сестринские хроматиды. На этой стадии осуществляются обмены между гомологами и формирование хиазм.

На стадии диплономы происходит укорачивание, утолщение и взаимное отталкивание сестринских хроматид, в результате чего хроматиды в биваленте почти разъединены. Разделение считается неполным по той причине, что в каждой паре хромосом еще не расщеплена центромера. Что касается бивалентов, то они удерживаются на различных местах вдоль их длины с помощью хиазм, которые являются структурами, сформированными между гомологичными хроматидами в результате предыдущего кроссинговера между синаптически связанными гомологами. В хороших препаратах можно наблюдать от одной до нескольких хиазм в зависимости от длины бивалента. Каждая наблюдаемая на этой стадии хиазма представляет собой результат обмена, который встречался между несестринскими хроматидами в течение стадии пахиномы. Поскольку сжатие и отталкивание бивалентов усиливается, хиазмы двигаются к концам хромосом, т. е. происходит терминализация хромосом. В конце диплономы наступает деспирализация хромосом; гомологи продолжают отталкиваться друг от друга.

На стадии диакинеза, которая сходна с диплономой, продолжается укорочение бивалентов и наступает ослабление (уменьшение) хиазм, вследствие чего формируются дискретные единицы в виде хроматид (четыре). Непосредственно после завершения этой стадии происходит растворение ядерной мембраны.

В метафазе I биваленты достигают наибольшей концентрации. Становясь овальными, они располагаются в экваториальной части ядра, где формируют экваториальные пластинки мейотической мета-фазы I. Форма каждого бивалента определяется числом и локализацией хиазм. У мужчин число хиазм на бивалент в метафазе I составляет обычно 1-5. Бивалент XY становится палочковидным в результате одиночной терминально расположенной хиазмы.

В анафазе I начинается движение противоположных центромер к противоположным полюсам клетки. В результате этого происходит разделение гомологичных хромосом. Каждая хромосома состоит теперь из двух хроматид, удерживаемых центромерой, которая не делится и остается интактной. Этим анафаза I мейоза отличается от анафазы митоза, при которой центромера подвергается разделению. Важно заметить, что благодаря кроссинговеру каждая хроматида является генетически различной.

В стадии телофазы I хромосомы достигают полюсов, чем заканчивается первое мейотическое деление. После телофазы I наступает короткая интерфаза (интеркинез), в которой хромосомы деспирализуются и становятся диффузными, или телофаза I переходит прямо в профазу II второго мейотического деления. Ни в одном, ни в другом случае репликации ДНК не отмечается. После первого мейотического деления клетки называют сперматоцитами II порядка. Количество хромосом в каждой такой клетке снижается от $2n$ до $1n$, но содержание ДНК еще не изменяется.

Второе мейотическое деление осуществляется в течение нескольких фаз (профаза II, метафаза II, анафаза II, телофаза II) и сходно с митотическим делением. В профазе II хромосомы вторичных сперматоцитов остаются у полюсов. В метафазе II центромера каждой из двойных хромосом делится, обеспечивая каждую новую хромосому собственной центромерой. Начинается формирование веретена, к полюсу которого двигаются новые хромосомы. В телофазе II второе мейотическое деление заканчивается, в результате чего каждый сперматоцит II порядка дает два сперматиды, из которых дифференцируются затем сперматозоиды. Как и во вторичном сперматоците, число хромосом в сперматиде является гаплоидным ($1n$). Однако хромосомы сперматид являются одиночными, тогда как хромосомы вторичных сперматоцитов II - двойными, будучи построенными из двух хроматид. Следовательно, ядро каждого сперматиды имеет

одиноким набором негомологичных хромосом. Вторичное мейотическое деление - это деление митотического типа (экваториальным делением). Оно разделяет двойные сестринские хроматиды и отличается от редукционного деления, в котором гомологичные хромосомы разделены. Единственное существенное отличие от классического митоза заключается в том, что здесь имеется гаплоидный набор хромосом.

Итак, первое мейотическое деление сперматоцитов I порядка приводит к образованию двух вторичных сперматоцитов (II порядка). Обе хроматиды структур, образующихся в результате редукционного деления, являются сестринскими хроматидами. Последние возникают в результате репликации, предшествующей первому мейотическому делению. Второе мейотическое деление каждого вторичного сперматоцита приводит к образованию четырех сперматидов. Таким образом, в типичном мейозе клетки делятся дважды, тогда как хромосомы - только 1 раз (рис. 21).

Конечный этап в сперматогенезе связан с дифференциацией, которая заканчивается тем, что каждый из сравнительно больших, сферически неподвижных сперматидов превращается в небольшой вытянутый подвижный сперматозоид.

У большинства взрослых (сексуально зрелых) мужских особей животных сперматогенез происходит в семенниках постоянно или периодически (сезонно). Например, у насекомых для завершения цикла сперматогенеза требуется лишь несколько дней, тогда как у млекопитающих этот цикл затягивается на недели и даже месяцы. У взрослого человека сперматогенез проходит в течение всего года. Время развития примитивных сперматогоний в зрелые сперматозоиды составляет около 74 дней.

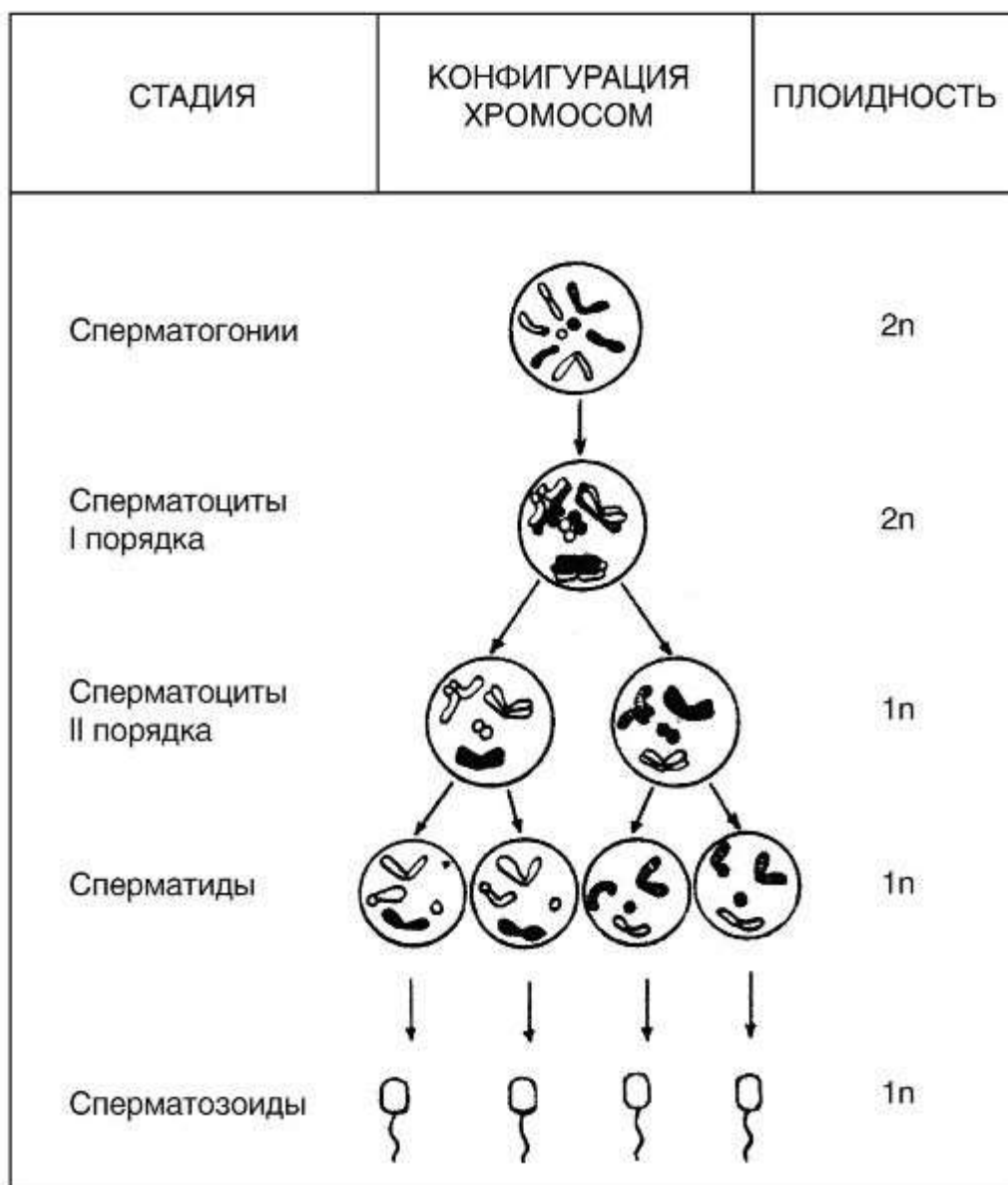


Рис. 21. Распределение хромосом при гаметогенезе

Мужские половые клетки, продуцируемые организмами разной видовой принадлежности, характеризуются подвижностью и чрезвычайным разнообразием в размерах и по структуре (рис. 22). Каждый сперматозоид человека состоит из трех отделов - головки, средней части и хвоста (рис. 23). В головке сперматозоида располагается ядро, которое содержит гаплоидный набор хромосом.

Головка снабжена акросомой, которая содержит литические ферменты, необходимые содержимому сперматозоиду для вступления в яйцеклетку. В головке локализуются также две центриоли - проксимальная, которая побуждает деление оплодотворенной сперматозоидом яйцеклетки, и дистальная, которая дает начало аксимальному стержню хвоста. В средней части сперматозоида располагаются базальное тельце хвоста и митохондрии. Хвост (отросток) сперматозоида образован внутренним аксимальным стержнем и внешним футляром, имеющим цитоплазматическое происхождение. Сперматозоиды человека характеризуются значительной подвижностью.

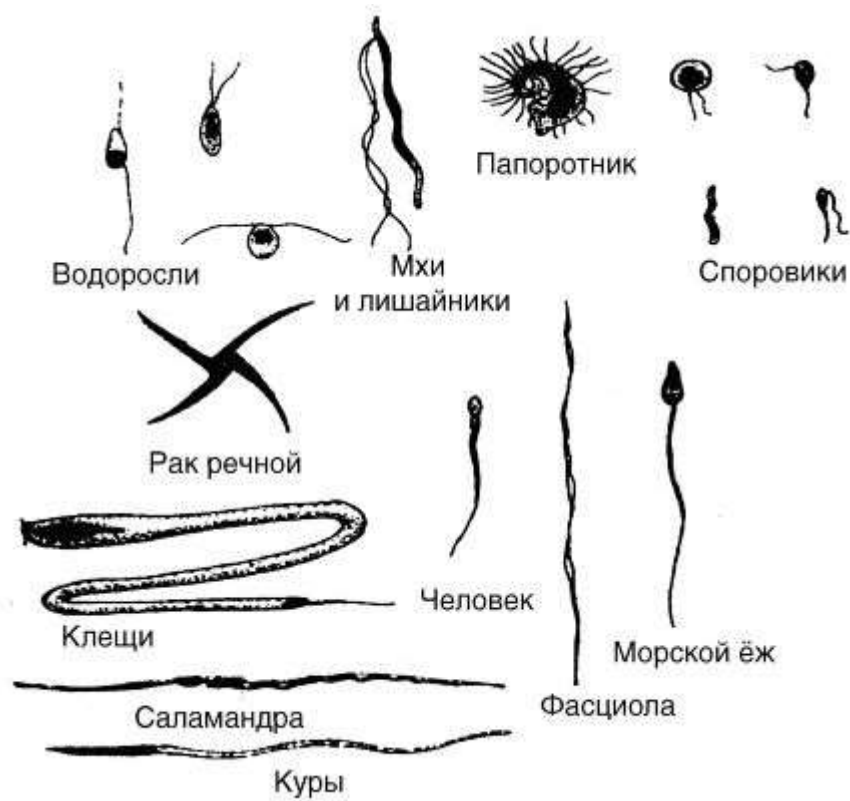


Рис. 22. Формы сперматозоидов

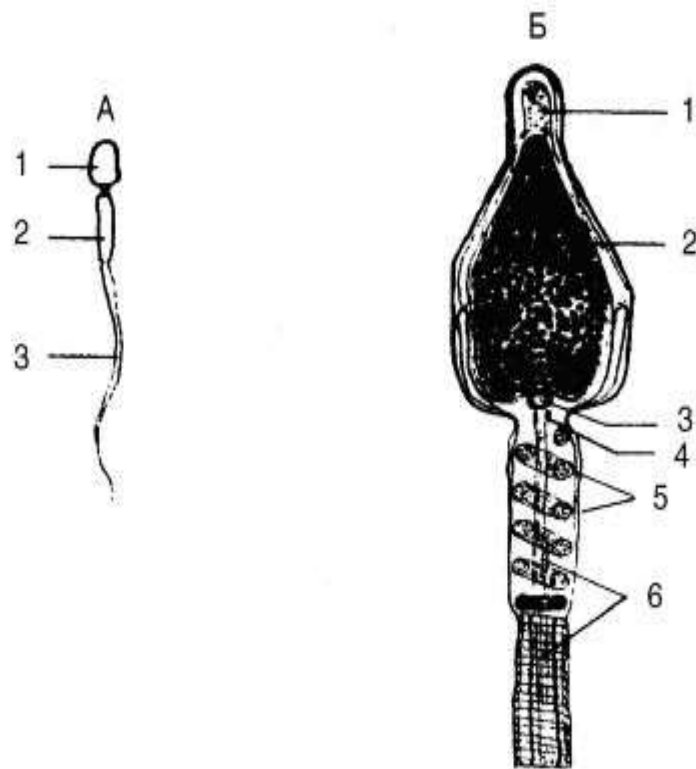


Рис. 23. Строение сперматозоида: А - светомикроскопическое изображение в разных плоскостях: 1 - головка; 2 - средняя часть; 3 - хвост; Б - схематическая реконструкция электронно-микроскопического изображения: 1 - ядро; 2 - акросома; 3 - центросома (проксимальная центриоль); 4 - центральное кольцо; 5 - митохондриальная спираль; 6 - осевая нить

4.3 ОВОГЕНЕЗ И ЯЙЦЕКЛЕТКИ

Процесс формирования яйцеклеток носит название овогенеза. Его функциями являются обеспечение гаплоидного набора хромосом в ядре яйцеклетки и питательных потребностей зиготы. Овогенез в своем проявлении в основном сопоставим со сперматогенезом.

У млекопитающих и человека овогенез начинается еще во внутриутробном периоде (до рождения). Овогонии, представляющие собой мелкие клетки с довольно крупным ядром и локализованные в фолликулах яичников, начинают дифференцироваться в первичные овоциты. Последние формируются уже на 3-м месяце внутриутробного развития, после чего они вступают в профазу первого мейотического деления. Ко времени рождения девочки все первичные овоциты уже находятся в профазе первого мейотического деления. Первичные овоциты остаются в профазе вплоть до наступления половой зрелости женского индивида. В одном овоците содержится до 100 000 митохондрий. Когда при наступлении половой зрелости фолликулы яичника созревают, мейотическая профаза в первичных овоцитах возобновляется. Первое мейотическое деление для каждой развивающейся яйцеклетки завершается вскоре перед временем овуляции этой яйцеклетки. В результате первого мейотического деления и неравномерного распределения цитоплазмы одна образовавшаяся клетка становится вторичным овоцитом, другая - полярным (редукционным) тельцем.

Вторичное мейотическое деление наступает, когда вторичный овоцит (развивающаяся яйцеклетка) проходит из яичника в фаллопиеву трубу. Однако это деление не завершается до тех пор, пока во вторичный овоцит не проникнет сперматозоид, что происходит обычно в фаллопиевой трубе. Когда сперматозоид проникает во вторичный овоцит, то последний делится, в результате чего образуется овоцида (зрелая яйцеклетка) с пронуклеусом, содержащим одиночный набор из 23 материнских хромосом. Другая клетка, образующаяся в результате этого деления, является вторым полярным тельцем, не способным к дальнейшему развитию. В это время подвергается делению надвое и полярное (редукционное) тельце. Таким образом, развитие одного овоцита I порядка сопровождается образованием одной овоциды и трех редукционных телец. В яичниках таким путем на протяжении жизни обычно созревает 300-400 овоцитов, но в месяц созревает лишь один овоцит. В течение дифференциации яйцеклеток формируются мембраны, уменьшается в размере их ядро.

У некоторых видов животных овогенез протекает быстро и непрерывно и приводит к образованию большого количества яйцеклеток.

Вопреки сходству со сперматогенезом овогенез характеризуется некоторыми специфическими особенностями. Питательный материал (желток) первичного овоцита не распределяется поровну между четырьмя клетками, которые образуются в результате мейотических делений. Основное количество желтка сохраняется в одной большой клетке, тогда как полярные тельца содержат очень мало этого вещества. Первые и вторые полярные тельца получают в результате делений те же самые хромосомные наборы, что и вторичные овоциты, но они не становятся половыми клетками. Поэтому яйцеклетки намного богаче питательным материалом по сравнению со сперматозоидами. Особенно сильно это различие проявляется в случае яйцекладущих животных.

Яйцеклетки млекопитающих имеют овальную или несколько вытянутую форму (рис. 24) и характеризуются типичными чертами клеточного строения. Они содержат все структуры, характерные для соматических клеток, однако внутриклеточная организация яйцеклетки очень специфична и определяется тем, что яйцеклетка является также и средой, которая обеспечивает развитие зиготы. Одна из характерных особенностей яйцеклеток заключается в сложности строения их оболочек. У очень многих животных различают первичную, вторичную и третичную оболочки яйцеклеток. Первичная

оболочка (внутренняя) формируется еще на стадии овоцита. Представляя собой поверхностный слой овоцита, она имеет сложную структуру, так как пронизана выростами прилегающих к ней фолликулярных клеток. Вторичная (средняя) оболочка полностью сформирована фолликулярными клетками, а третичная (наружная) образована веществами, представляющими собой продукты секреции желез яйцеводов, через которые проходят яйцеклетки. У птиц, например, третичными оболочками яйцеклеток служат белковая, подскорлуповая и скорлуповая оболочки. Для яйцеклеток млекопитающих характерно наличие двух оболочек. Структура внутриклеточных компонентов яйцеклеток специфична в видовом отношении, а иногда имеет даже индивидуальные особенности.

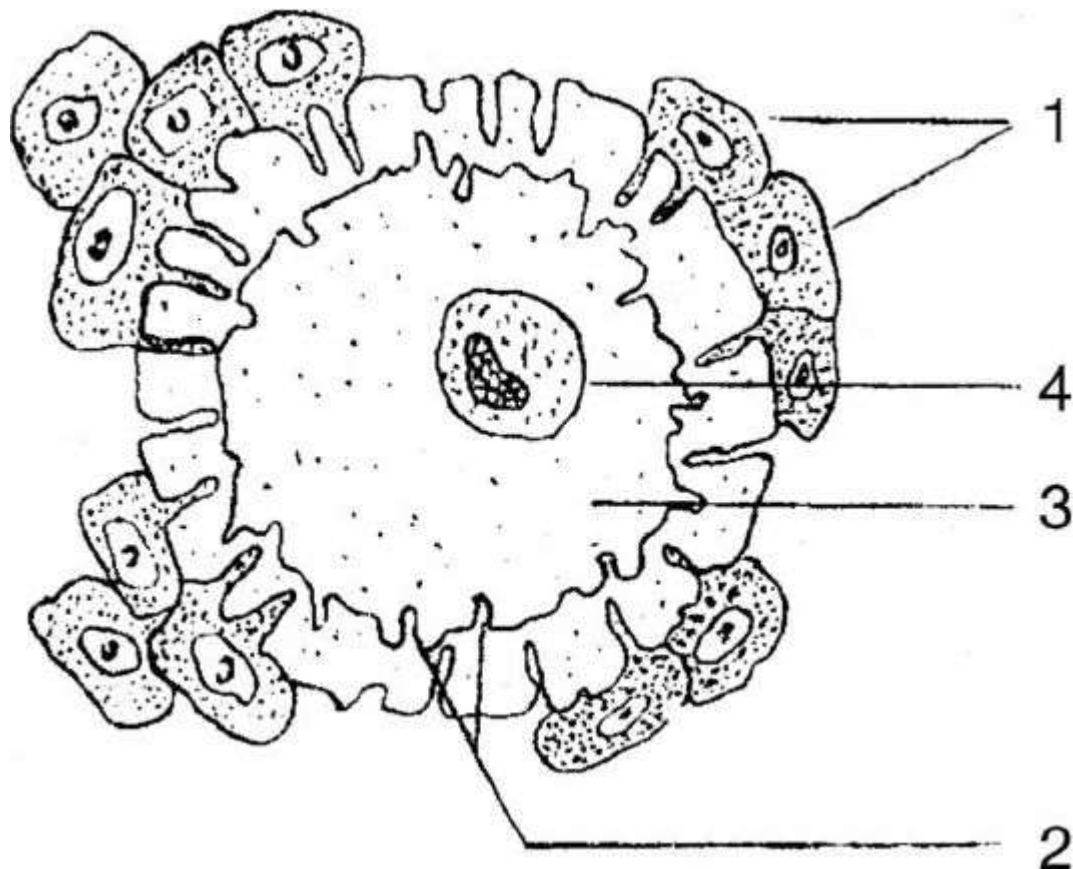


Рис. 24. Строение яйцеклетки: 1 - фолликулярные клетки; 2 - оболочка; 3 - цитоплазма; 4 - ядро

4.4 ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворение - это процесс объединения мужской и женской гамет, который приводит к формированию зиготы и последующему развитию нового организма. В процессе оплодотворения происходит установление диплоидного набора хромосом в зиготе, что определяет выдающееся биологическое значение этого процесса.

В зависимости от видовой принадлежности организмов, размножающихся половым путем, различают наружное и внутреннее оплодотворение. Наружное оплодотворение происходит в окружающей среде, в которую поступают мужские и женские половые клетки. Например, наружным является оплодотворение у рыб. Выделяемые ими мужские (молока) и женские (икра) половые клетки поступают в воду, где и происходит их встреча и объединение.

Внутреннее оплодотворение обеспечивается переносом сперматозоидов из мужского организма в женский. Такое оплодотворение встречается у млекопитающих, его центральным моментом является слияние ядер половых клеток. Считают, что в

яйцеклетку проникает содержимое одного сперматозоида. В механизмах оплодотворения многое еще остается неясным. Данные об оплодотворении у морских ежей свидетельствуют о том, что уже через 2 секунды после соприкосновения сперматозоидов и яйцеклетки наступают изменения в электрических свойствах плазменной мембраны последней. Слияние гамет наступает через 7 секунд. Предполагают, что проникновение в яйцеклетку содержимого лишь одного из множества сперматозоидов объясняется изменениями электрических свойств ее плазменной мембраны. Оплодотворенная яйцеклетка дает начало зиготе. По вопросу о причинах активации сперматозоидом метаболизма яйцеклетки существует два мнения. Одни считают, что связывание сперматозоида с внешними рецепторами на поверхности клеток представляет собой сигнал, который через мембрану поступает вовнутрь яйцеклетки и активизирует там инозитолтрифосфат и ионы кальция. Другие полагают, что сперматозоиды содержат специальный иницирующий фактор.

Экспериментальные разработки, выполненные в последние годы, показали, что оплодотворение яйцеклеток млекопитающих, включая человека, возможно и в пробирке. Более того, зародыши, развившиеся в пробирке, могут быть имплантированы в матку женщины, где они подвергаются дальнейшему нормальному развитию. Известны многочисленные случаи рождения «пробирочных» детей.

В отличие от животных, размножающихся путем зиготенеза, многие организмы способны к размножению путем партеногенеза (от греч. *parthenos* - девственница и *genos* - рождение), под которым понимают размножение организмов из неоплодотворенной яйцеклетки. Различают облигатный и факультативный партеногенез. Облигатный партеногенез стал главным способом размножения организмов отдельных видов, например кавказской скальной ящерицы. Животные этого вида являются только женскими особями. Напротив, факультативный партеногенез заключается в том, что яйцеклетки способны развиваться как без оплодотворения, так и после оплодотворения. Факультативный партеногенез, в свою очередь, бывает женским и мужским. Женский партеногенез часто наблюдается у пчел, муравьев, коловраток, у которых из неоплодотворенных яйцеклеток развиваются самцы. Мужской партеногенез встречается у некоторых изогамных водорослей. Партеногенез бывает как естественным, так и искусственным (индуцированным). Механизм искусственного партеногенеза заключается в раздражении яйцеклеток с помощью физических или химических факторов, что ведет к активации яйцеклеток и, как следствие, к развитию неоплодотворенных яиц. Искусственный партеногенез наблюдали в случае животных многих систематических групп - иглокожих, червей, моллюсков и даже млекопитающих.

Известна форма партеногенеза, получившая название андрогенеза (от греч. *andros* - мужчина, *genesis* - зарождение). Если в яйцеклетке инактивировать ядро и после этого в нее проникнет несколько сперматозоидов, то из такой яйцеклетки в результате слияния мужских (сперматозоидных) ядер развивается мужской организм.

Известны случаи, когда партеногенез проявляется циклически, в зависимости от сезона. Например, коловратки, дафнии и тли летом размножаются путем партеногенеза, осенью - оплодотворения яйцеклеток и образования зигот, т. е. путем зиготенеза.

Роль партеногенеза и его форм в природе невелика, так как он не обеспечивает широких адаптивных возможностей организмов.

В отличие от зиготенеза и партеногенеза существует гиногенез, представляющий собой псевдогамию, когда сперматозоид вступает в яйцеклетку и активизирует ее, но ядро сперматозоида не сливается с ядром яйцеклетки. В этом случае появляющееся потомство состоит только из женских особей. Гиногенез встречается в естественных условиях у нематод и рыб, но его можно вызвать и искусственно. В частности, описаны случаи искусственного гиногенеза у тутового шелкопряда, рыб и амфибий.

4.5 ЧЕРЕДОВАНИЕ ГАПЛОИДИИ И ДИПЛОИДИИ. ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ

Организмам, размножающимся половым путем, свойственно чередование гаплоидной и диплоидной фаз в их развитии. У многих организмов, включая млекопитающих, это чередование имеет регулярный характер, и на нем основано сохранение видовых признаков организмов.

Для многих организмов характерна также смена поколений, когда поколения особей, размножающихся бесполом путем, сменяются поколениями особей, размножающихся половым путем с образованием гамет. Это получило название первичной смены поколений. Она встречается у споровиков, жгутиконосцев и многих растений. Первичная смена поколений имеет регулярный характер, и ее наличие в природе свидетельствует о сохранении в филогенезе многих организмов как бесполого, так и полового размножения. У других организмов встречается чередование полового размножения с партеногенезом. Это называют вторичной сменой поколений. Например, у трематод половое размножение регулярно сменяется партеногенезом. Такое вторичное чередование поколений называют гетерогонией. У кишечнополостных на некоторых стадиях развития осуществляется переход от полового размножения к бесполому (вегетативному). Эту форму вторичного чередования поколений называют метагенезом.

4.6 ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ. ГЕРМАФРОДИТИЗМ

Для мужских и женских особей характерны специфические фено-типические черты. Различия между самками и самцами по их свойствам называют половым диморфизмом. У животных он встречается уже на низших ступенях эволюционного развития, например у круглых гельминтов, членистоногих, и достигает наибольшего выражения у позвоночных животных.

Если мужские и женские половые клетки продуцируются одной и той же особью, имеющей как мужские, так и женские половые железы, то это явление носит название истинного гермафродитизма.

Он встречается у плоских червей, кольчатых червей, моллюсков. У плоских червей мужские и женские половые железы функционируют на протяжении всей жизни особей. Напротив, у моллюсков половые железы продуцируют яйцеклетки и сперматозоиды попеременно.

Истинный гермафродитизм встречается и у человека, являясь результатом нарушения развития. Генотипами гермафродитов являются 46 XX или 46 XY, причем большинство случаев относится к XX (около 60%).

Генотип XX чаще всего встречается у гермафродитов негроидных африканских популяций, тогда как XY в большинстве случаев - среди японцев. У гермафродитов обоих типов отмечена тенденция в сторону билатеральной асимметрии гонад. Среди истинных гермафродитов встречаются также хромосомные мозаики, которые в одних соматических клетках имеют пару хромосом XX, в других - пару XY.

Известен и ложный гермафродитизм, когда индивиды обладают наружными половыми органами и вторичными половыми признаками, характерными для обоих полов, но продуцируют лишь половые клетки одного типа - мужские или женские.

4.7 ПРОИСХОЖДЕНИЕ СПОСОБОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

Предполагают, что наиболее древним является бесполое размножение, в частности вегетативное размножение. Из последнего развилось размножение спорообразованием, несомненное преимущество которого заключается в том, что оно обеспечивает лучшие возможности в сохранении видов и особенно в их расселении.

Половое размножение - наиболее эффективный путь воспроизводства организмов. Предполагают, что оно развилось из бесполого, возникнув около 1 млрд лет назад, причем первые этапы были связаны с усложнением в развитии гамет. Примитивные гаметы характеризовались недостаточной морфологической дифференцировкой, в результате чего для многих организмов ведущей была изогамия (от греч. *isos* - равный, *gamos* - брак), когда половые клетки были подвижными изогаметами, не дифференцированными на мужские и женские формы.

В последующем получила развитие анизогамия (от греч. *anisos* - неравный, *gamos* - брак), характеризующаяся наличием дифференцированных гамет, различающихся лишь величиной. На более поздних этапах эволюции возникли резкие различия в подвижности, форме и размерах гамет. В процессе эволюции у позвоночных выработался также ряд добавочных приспособлений, облегчающих перенос спермы самца в половые пути самки и создающих условия для развития оплодотворенной яйцеклетки. Эти приспособления в ходе эволюции развились из выделительной системы, что привело к формированию мочеполовой системы.

Диплоидное состояние предоставляет чрезвычайные преимущества для организмов, поскольку в этом состоянии происходит накопление различных аллелей. Поэтому половое размножение имеет еще и то преимущество, что оно предоставляет организмам большую возможность изменчивости по сравнению с бесполом, а это играет важнейшую роль в эволюции.

Явные репродуктивные преимущества имеет партеногенез, так как он продуцирует лишь потомство женского рода. Однако он редок. Для объяснения низкой частоты замещения партеногенезом полового размножения в естественных популяциях организмов используют две гипотезы. В соответствии с одной из них (мутационно-аккумулятивной) пол является адаптивным приспособлением, поскольку он «очищает» геном от повторяющихся во времени мутаций, тогда как по другой гипотезе (экологической) пол является адаптивным приспособлением в меняющихся условиях среды, в частности, когда вариации организмов генерируются коэволюционным взаимодействием с паразитами, которые способствуют сохранению пола. В то же время наметилась тенденция считать обе гипотезы справедливыми.

Первые представления о росте и развитии восходят к античному миру. Еще Гиппократ (460-377 гг. до н. э.) предполагал, что яйцеклетки уже содержат полностью сформированный организм, но в очень уменьшенном виде. Это представление затем было развито в учение о преформизме (от лат. *preformatio* - предобразование), которое особенно популярным оказалось в XVII-XVIII вв. Сторонниками преформизма были Гарвей, Мальпиги и многие другие видные биологи и медики того времени. Для преформистов спорный вопрос заключался лишь в том, в каких половых клетках преформирован организм - женских или мужских. Тех, кто отдавал предпочтение яйцеклеткам, называли овистами, а тех, кто большее значение придавал мужским половым клеткам, - анималькулистами. Преформизм - это метафизическое учение от начала и до конца, ибо оно отрицало развитие. Решающий удар преформизму нанес Ш. Боннэ (1720-1793), который открыл в 1745 г. партеногенез на примере развития тлей из неоплодотворенных яиц. После этого преформизм уже не мог оправиться и стал терять свое значение.

В античном мире возникло и другое учение, противоположное преформизму и получившее впоследствии название эпигенеза (от греч. *epi* - после, *genesis* - развитие). Как и преформизм, эпигенез большое распространение получил также в XVII-XVIII вв. В распространении эпигенеза большое значение имели взгляды К.Ф. Вольфа (1733-1794), обобщенные в его книге «Теория развития» (1759). К.Ф. Вольф считал, что в яйце нет ни преформированного организма, ни его частей и что оно состоит из первоначально однородной массы. В отличие от преформистов взгляды К.Ф. Вольфа и других сторонников эпигенеза были прогрессивны применительно для своего времени, так как содержали мысль о развитии. Однако в дальнейшем появились новые моменты. В частности, в 1828 г. К. Бэр опубликовал свой труд «История развития животных», в котором показал, что содержимое яйца неоднородно, т. е. структурировано, причем степень структурированности возрастает по мере развития зародыша. Таким образом, К. Бэр показал несостоятельность как преформизма, так и эпигенеза.

Рост и развитие - важнейшие свойства живого. Рост - это повышение массы всего организма в результате увеличения количества клеток, тогда как развитие - это качественные изменения организма, которые определяются дифференциацией клеток и морфогенезом, обеспечивающими прогрессивные изменения индивидуумов, начиная с яйцеклеток и заканчивая их взрослым состоянием.

Онтогенез (от греч. *ontos* - существо, *genesis* - развитие) - это история (цикл) развития индивидуума, начинающаяся с образования давших ему начало половых клеток и заканчивающаяся его смертью. Представления об онтогенезе основаны на данных о росте, развитии и дифференцировке. Изучение фундаментальных основ онтогенеза имеет важное значение для понимания биологии человека.

Современные данные о развитии организмов отвергают как преформизм, так и эпигенез. В рамках современных представлений развитие организма понимают в качестве процесса, при котором структуры, образовавшиеся ранее, побуждают развитие последующих структур. Процесс развития детерминирован генетически и теснейшим образом связан со средой. Следовательно, развитие определяется единством внутренних и внешних факторов.

4.8 ЕДИНСТВО РОСТА И РАЗВИТИЯ

Рост организма - это постепенное возрастание его массы и изменение формы в результате увеличения количества клеток и их дифференцировки, формирования тканей и органов, биохимических изменений в клетках и тканях. Таким образом, рост является результатом количественных изменений в виде увеличения количества клеток (массы тела) и качественных в виде дифференцировки клеток и морфогенеза. Дифференциация клеток - это процесс, благодаря которому одни клетки становятся морфологически, биохимически и функционально отличающимися от других клеток. Размножение и дифференцировка одних клеток всегда координированы с ростом и дифференцировкой других. Оба эти процесса происходят на протяжении всего жизненного цикла организма. Поскольку дифференцирующиеся клетки изменяют свою форму, а в изменения формы вовлекаются группы клеток, то это сопровождается морфогенезом, представляющим собой совокупность процессов, определяющих структурную организацию клеток и тканей, а также общую морфологию организмов.

Рост можно измерить, построив на основе результатов измерений кривые размеров организма, массы, сухой массы, количества клеток, содержания азота и других показателей.

4.9 ОНТОГЕНЕЗ И ЕГО ТИПЫ. ПЕРИОДИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

Онтогенез в зависимости от характера развития организмов типизируют на прямой и непрямой, в связи с чем различают прямое и непрямое развитие. Прямое развитие организмов в природе встречается в виде неличиночного и внутриутробного развития, тогда как непрямое развитие наблюдается в форме личиночного развития. В противоположность онтогенезу видовой категорией является филогенез.

Личиночное развитие. Под этим развитием понимают непрямое развитие, поскольку организмы в своем развитии имеют одну или несколько личиночных стадий. Личиночное развитие характерно для насекомых, амфибий, иглокожих. Личинки этих животных ведут самостоятельный образ жизни, подвергаясь затем превращениям. Поэтому это развитие называют еще развитием с метаморфозами (см. ниже).

Неличночное развитие. Такая форма развития характерна для организмов, развивающихся прямым образом, например для рыб, пресмыкающихся и птиц, яйца которых богаты желтком (питательным материалом). Благодаря этому в яйцах, откладываемых во внешнюю среду, проходит значительная часть онтогенеза. Метаболизм зародышей обеспечивается развивающимися провизорными органами, представляющими собой зародышевые оболочки (желточный мешок, амнион, аллантоис).

Внутриутробное развитие. Это развитие также характерно для организмов, развивающихся прямым путем, например для млекопитающих, включая человека. Поскольку яйцеклетки этих организмов очень бедны питательными веществами, то все жизненные функции зародышей обеспечиваются материнским организмом посредством образования из тканей матери и зародыша провизорных органов, среди которых главным является плацента. Эволюционно внутриутробное развитие - самая поздняя форма, однако оно наиболее выгодно для зародышей, так как эффективно обеспечивает их выживание.

Онтогенез подразделяют на проэмбриональный, эмбриональный и постэмбриональный периоды. В случае человека период развития до рождения называют пренатальным или антенатальным, после рождения - постнатальным. Развивающийся зародыш до образования зачатков органов называют эмбрионом, после образования зачатков органов - плодом.

4.10 ПРОЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Этот период в индивидуальном развитии организмов связан с образованием гамет в процессе гаметогенеза. Мужские половые клетки не имеют существенных отличий от других клеток, тогда как яйцеклетки отличаются тем, что они содержат очень много желтка. Учитывая количество желтка и распространение его в яйцеклетках, последние классифицируют на три типа:

1) *изолецитальные яйцеклетки*, содержащие немного желтка, который локализован равномерно по всей клетке. Эти яйцеклетки продуцируются иглокожими (морскими ежами), низшими хордовыми (ланцетниками), млекопитающими;

2) *телолецитальные яйцеклетки* содержат большое количество желтка, который сосредоточен на одном из полюсов - вегетативном. Такие яйцеклетки продуцируются моллюсками, земноводными, рептилиями, птицами. Например, яйцеклетки лягушки состоят на 50% из желтка, яйцеклетки кур (в обиходе куриные яйца) - на 95%. На другом полюсе (анимальном) телолецитальных яйцеклеток сосредоточены цитоплазма и ядро;

3) *центролецитальные яйцеклетки*, в которых желтка немного и он занимает центральное положение. На периферии таких яйцеклеток располагается цитоплазма. Центролецитальные яйцеклетки продуцируются членистоногими.

Для проэмбрионального периода характерно также то, что в этот период в гаметах происходят метаболические процессы, связанные с накоплением молекул ДНК.

4.11 ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

Эмбриогенез (от греч. *embryon* - зародыш), или эмбриональный период, начинается со слияния мужских и женских половых клеток, которые представляют собой процесс оплодотворения яйцеклеток.

У организмов, для которых характерно внутриутробное развитие, эмбриональный период заканчивается рождением, а у организмов, которым свойственны личиночный и неличиночный типы развития, эмбриональный период завершается выходом организма из яйцевых или зародышевых оболочек соответственно. В пределах эмбрионального периода различают стадии зиготы, дробления, бластулы, образования зародышевых листков, гистогенеза и органогенеза.

Зигота. Оплодотворение заключается в серии процессов, в которых мужская половая клетка инициирует развитие яйцеклетки. В активированной мужской гамете яйцеклетке происходит ряд физических и химических процессов, включая повышенный синтез белков. Перемещение протоплазмы ведет к установлению билатериальной симметрии яйцеклетки. Ядра сливаются, восстанавливается диплоидный набор хромосом. Таким образом создается одноклеточный организм.

Дробление. Представляет собой начальный период развития зиготы (оплодотворенного яйца), которое заключается в делении зиготы путем митоза. Деление начинается с появления на поверхности яйцеклетки борозды. Первая борозда приводит к образованию двух клеток - двух бластомеров, вторая - четырех бластомеров, третья - восьми бластомеров (рис. 25). Группа клеток, образованная в результате последовательных дроблений, получила название морулы (от лат. *morum* - тутовая ягода).

Биологическое значение этой стадии заключается в том, что из крупной клетки, являющейся яйцеклеткой, образуются более мелкие клетки, в которых уменьшено отношение цитоплазмы к ядру.

Дробление зиготы завершается образованием многоклеточной структуры, получившей название бластулы (от греч. *blastos* - росток). Эта структура имеет форму пузырька, называемого бластодермой и состоящего из одного слоя клеток. Теперь эти клетки называют эмбриональными. По размерам бластула сходна с яйцеклеткой. В период дробления увеличивается количество ядер и общее число ДНК. Синтезируется также небольшое количество мРНК и тРНК, тогда как рибосомная РНК еще не обнаруживается.

Стадию бластулы проходят все животные, но в каждом случае есть особенности. У млекопитающих деление идет неравномерно, поэтому морулы состоят из разного количества клеток. Кроме того, из части клеток образуется структура, называемая трофобластом, клетки которого питают зародыш и благодаря ферментам обеспечивают внедрение последнего в стенку матки. Позднее клетки трофобласта отслаиваются от зародыша и образуют пузырек, который заполняется жидкостью тканей матки.

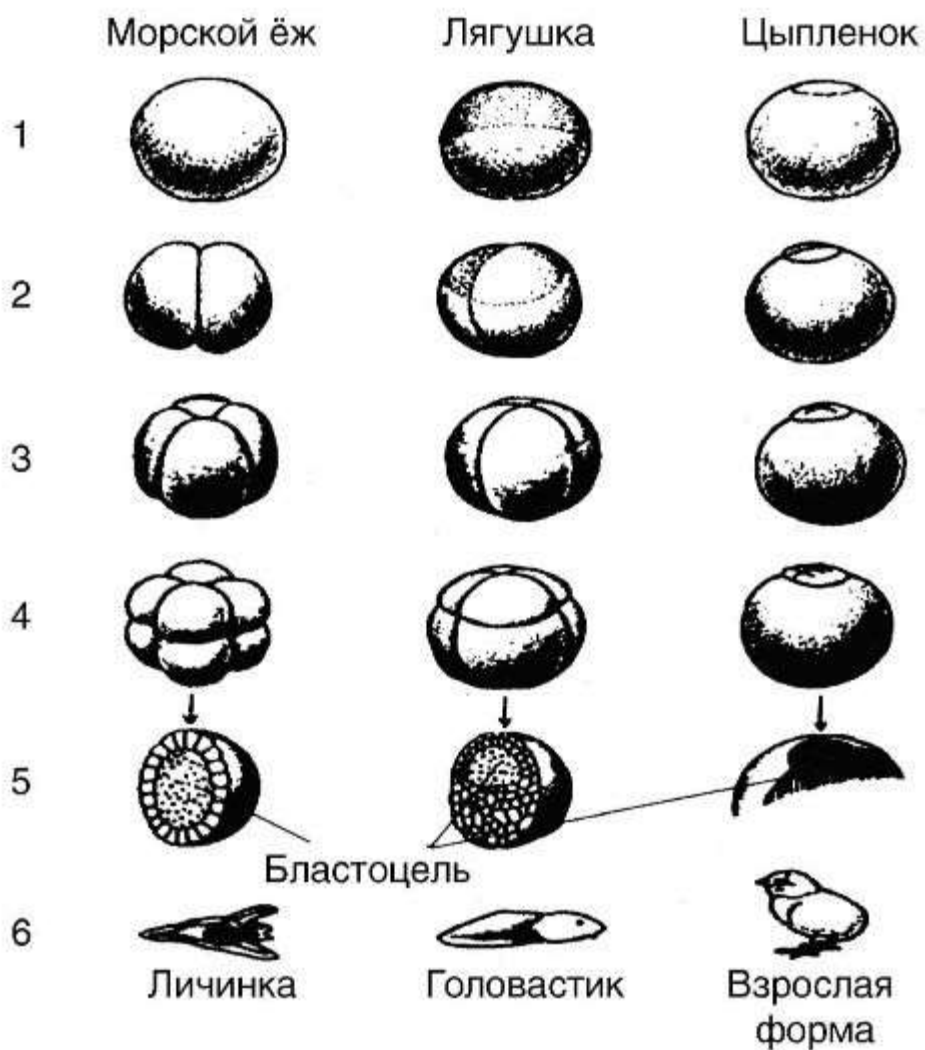


Рис. 25. Дробление зигот и образование бластул у разных организмов: 1 - исходная яйцеклетка; 2-два бластомера; 3 - четыре бластомера; 4- восемь бластомеров; 5 - бластула; 6 - взрослая форма

Биологическое значение этой стадии заключается в том, что из крупной клетки, каковой является яйцеклетка, образуются более мелкие клетки, в которых уменьшено отношение цитоплазмы к ядру и ядро имеет новое цитоплазматическое окружение.

Гаструляция (от греч. *gastre* - полость сосуда). Это следующий за образованием бластулы процесс движения эмбриональных клеток, который сопровождается формированием двух или трех (в зависимости от вида животных) слоев зародыша, или так называемых зародышевых листков (рис. 26).

Развитие (гаструляция) изолецитальных яиц происходит путем инвагинации (впячивания) вегетативного полюса вовнутрь бластулы, в результате чего противоположные полюса почти сливаются, а бластоцель (полость бластулы) почти либо полностью исчезает. Внешний слой клеток зародыша получил название эктодермы (от греч. *ectos* - снаружи, *derma* - кожа), или наружного зародышевого листка, тогда как внутренний - энтодермы (от греч. *entos* - внутри), или внутреннего зародышевого листка. Образующаяся при этом полость получила название гастроцеля, или первичной кишки, вход в которую называют бластопором (первичным ртом).

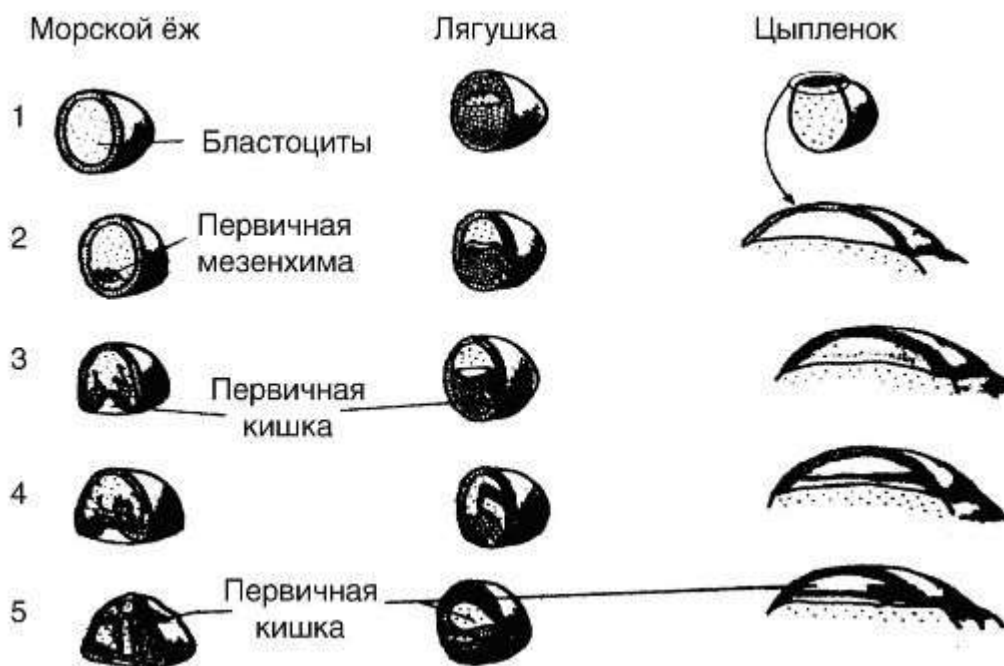


Рис. 26. Гастрюляция у различных организмов: 1 - бластоцель; 2 - первичная мезенхима; 3, 4, 5 - первичная кишка

Развитие двух зародышевых листков характерно для губок и кишечнополостных. Однако хордовым в период гастрюляции присуще развитие третьего зародышевого листка - мезодермы (от греч. *mesos* - средний), образующегося между эктодермой и энтодермой.

Гастрюляция является необходимым пререквизитом для последующих стадий развития, поскольку она приводит клетки в положение, открывающее возможность формировать органы. Дифференцированный на три эмбриональных закладки зародышевый материал дает начало всем тканям и органам развивающегося зародыша.

Развитие (дифференцировка) зародышевых листков сопровождается тем, что из них формируются различные ткани и органы. В частности, из эктодермы развиваются эпидермис кожи, ногти и волосы, сальные и потовые железы, нервная система (головной мозг, спинной мозг, ганглии, нервы), рецепторные клетки органов чувств, хрусталик глаза, эпителий рта, носовой полости и анального отверстия, зубная эмаль. Из энтодермы развиваются эпителий пищевода, желудка, кишок, желчного пузыря, трахеи, бронхов, легких, мочеиспускательного канала, а также печень, поджелудочная железа, щитовидная, паращитовидные и зубная железы. Из мезодермы развиваются гладкая мускулатура, скелетные и сердечные мышцы, дерма, соединительная ткань, кости и хрящи, дентин зубов, кровь и кровеносные сосуды, брыжейка, почки, семенники и яичники. У человека первыми обособляются головной и спинной мозг. Через 2 месяца появляются почти все структуры тела. Связь зародыша со средой осуществляется через провизорные органы. Органогенез заканчивается к концу эмбрионального периода. Если дефинитивное ротовое отверстие образуется на месте первичного рта (бластопора), то этих животных называют первично-ротыми (черви, моллюски, членистоногие).

Если же дефинитивный рот образуется в противоположном месте, то этих животных называют вторичноротыми (иглокожие, хордовые).

Для обеспечения связи зародыша со средой служат так называемые провизорные органы, которые существуют временно. В зависимости от типа яйцеклеток провизорными органами являются разные структуры. У рыб, рептилий и птиц к провизорным органам относится желточный мешок. У млекопитающих желточный мешок закладывается в начале эмбриогенеза, но не развивается. Позднее он редуцируется. Наружная оболочка

эмбриона называется хорионом. Она врастает в матку. Место наибольшего врастания в матку называют плацентой. Зародыш с плацентой связан через пуповину, или пупочный кантик, в котором имеются кровеносные сосуды, обеспечивающие плацентарное кровообращение. Метаболизм плода обеспечивается через плаценту.

В основе формообразующего взаимодействия частей эмбриона лежат определенным образом скоординированные процессы обмена веществ. Закономерностью развития является гетерохронность, под которой понимают разное во времени образование закладок органов и различную интенсивность их развития. Быстрее развиваются те органы и системы, которые должны раньше начать функционировать. Например, у человека зачатки верхних конечностей развиваются быстрее, чем нижних.

Зародыши чрезвычайно чувствительны к разным воздействиям. Поэтому различают критические периоды, т. е. периоды, когда зародыши наиболее чувствительны к повреждающим факторам. В случае человека критическими периодами эмбрионального онтогенеза являются первые дни после оплодотворения, время образования плаценты и роды.

Ядра соматических клеток способны обеспечивать нормальное развитие яйцеклеток, что было выяснено в экспериментах по пересадке ядер соматических клеток в яйцеклетки, лишённые ядер.

Эксперименты также показали, что трансформация отдельного бластомера из 8- и 16-клеточных эмбрионов овец одной породы в безъядерную половину яйцеклетки (после рассечения последней пополам) другой породы сопровождалась развитием жизнеспособных эмбрионов и рождением ягнят.

Со времен Гиппократ (V в. до н. э.) обсуждается вопрос о причинах, которые инициируют рождение плода. В частности, сам Гиппократ предполагал, что развитие плода инициирует собственное рождение. Новейшие экспериментальные работы английских исследователей, выполненные на овцах, показали, что у овец инициация окотов контролируется комплексом *гипоталамус + гипофиз + надпочечники плодов*. Повреждение ядер гипоталамуса, удаление передней доли гипофиза или надпочечников пролонгирует беременности овец. Напротив, введение овцам аденокортикотропного гормона (секрета передней доли гипофиза) или кортизола (секрета надпочечников) сокращает сроки их беременностей.

Довольно частым нарушением развития является разделение зародыша очень ранней стадии развития, что сопровождается развитием однойцевых (монозиготных) близнецов (рис. 27). Известны и так называемые сиамские близнецы, представляющие собой неразделенные организмы. Неразделенность встречается разной - от незначительного соединения до почти полного слияния двух организмов с разделенными головами или ногами. Иногда из двух сиамских близнецов один нормален, но другой чрезвычайно изменен, будучи прикрепленным к нормальному, являясь, по существу, паразитом.

Итак, в процессе развития высших эукариотов одиночная оплодотворенная клетка-зигота в ходе дальнейшего развития в результате митоза дает начало клеткам разных типов - эпителиальным, нервным, костным, клеткам крови и другим, которые характеризуются разнообразием морфологии и макромолекулярного состава. Однако для клеток разных типов характерно и то, что они содержат одинаковые наборы генов, но являются высокоспециализированными, выполняя лишь одну или несколько специфических функций, т. е. одни гены «работают» в клетках, а другие неактивны. Например, только эритроциты специфичны в синтезе и хранении гемоглобина. Точно так лишь клетки эпидермиса синтезируют кератин. Поэтому давно возникли вопросы о генетической идентичности ядер соматических клеток и о контрольных механизмах

развития оплодотворенных яйцеклеток как пререквизита в познании механизмов, лежащих в основе дифференцировки клеток. В дифференциации клеток имеют большое значение стволовые клетки (см. ниже). В экспериментах на мышах показано, что клетки одного типа способны к конверсии в клетки другого типа. В частности, показано, что дифференцирующиеся или дифференцированные клетки печени конвертируются в клетки поджелудочной железы.

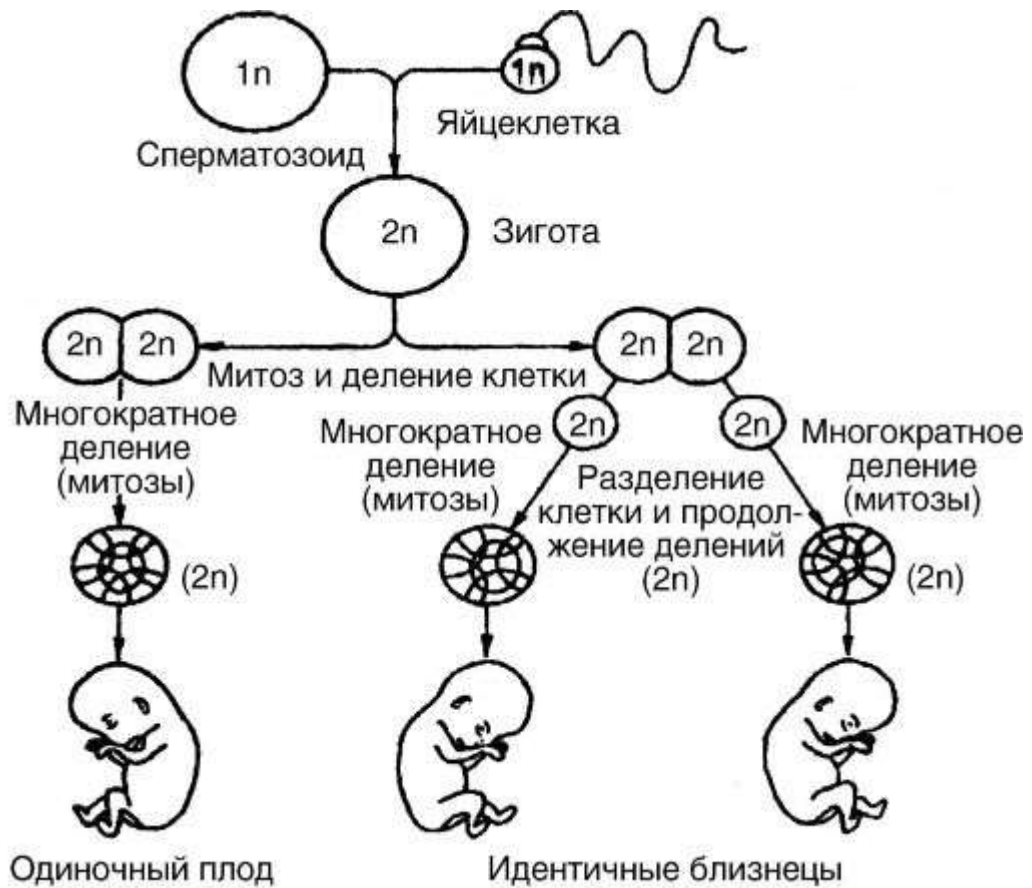


Рис. 27. Развитие монозиготных близнецов

Исследование ДНК из ядер разных дифференцированных клеток показало, что почти во всех случаях геномы содержат одинаковые наборы последовательностей нуклеотидных пар. Известны исключения, когда эритроциты млекопитающих теряют свои ядра в течение последней стадии дифференцировки. Но к этому времени пулы стойких гемоглибиновых мРНК уже синтезированы, так что ядра больше не нужны эритроцитам. Другими примерами служат гены иммуноглобулинов и Т-клеток, модифицируемые в ходе развития.

Одним из крупных этапов в направлении познания контрольных механизмов эмбрионального онтогенеза стали результаты экспериментов, выполненных в 1960-1970 гг. английским исследователем Д. Гердо-ном с целью выяснить, обладают ли ядра соматических клеток способностью обеспечивать дальнейшее развитие яйцеклеток, если эти ядра ввести в яйцеклетки, из которых предварительно удалены собственные ядра. На рис. 28 приведена схема одного из этих экспериментов, в котором ядра соматических клеток головастика пересаживали в яйцеклетки лягушки с предварительно удаленными ядрами. Эти эксперименты показали, что ядра соматических клеток действительно могут обеспечивать дальнейшее развитие яйцеклеток, так как они оказались способными оплодотворять яйцеклетки и «заставляли» их развиваться дальше. Этим была доказана возможность клонирования животных.

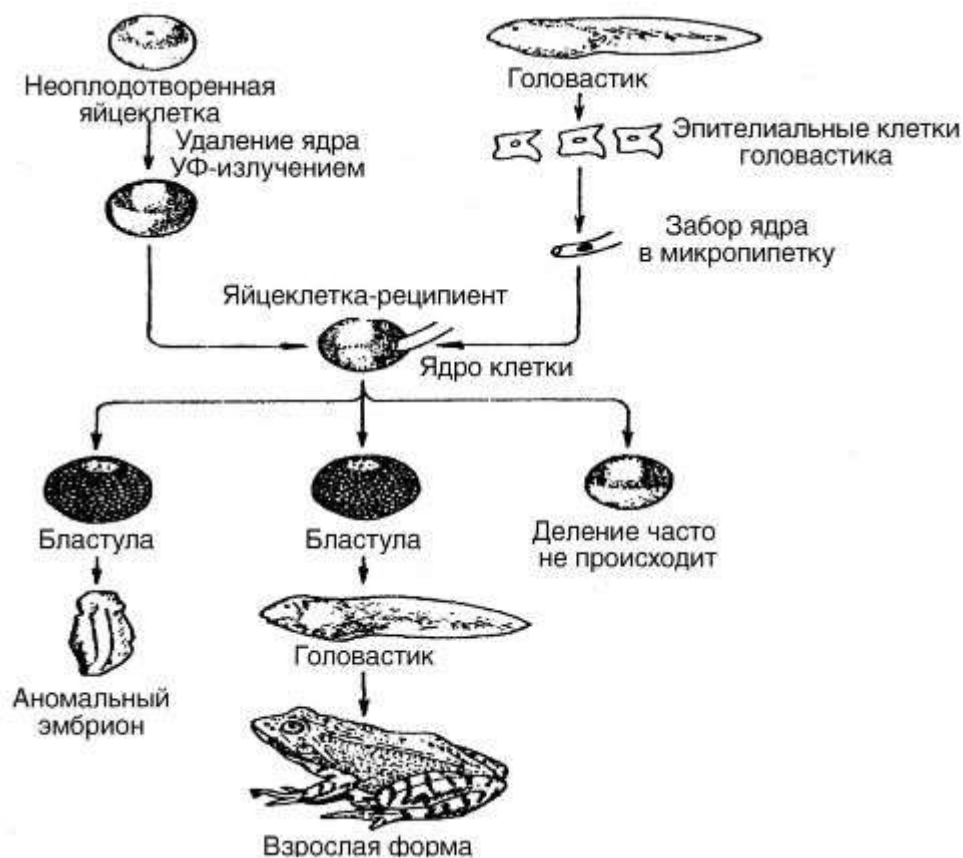


Рис. 28. Схема эксперимента по пересадке ядер соматических клеток в безъядерные яйцеклетки (Д. Гердон, 1968)

Позднее другими исследователями были выполнены эксперименты, в которых показано, что перенос отдельных бластомеров из 8- и 16-дневных эмбрионов овец одной породы в безъядерную половину яйцеклетки (после рассечения последней пополам) другой породы сопровождался формированием жизнеспособных эмбрионов с последующим рождением ягнят.

В начале 1997 г. английскими авторами было установлено, что введение в искусственно лишенные ядра яйцеклеток овец ядер соматических клеток (клеток эмбрионов, плодов или вымени взрослых овец), а затем имплантация оплодотворенных таким образом яйцеклеток в матку овец сопровождается возникновением беременности с последующим рождением ягнят (рис. 29). Один из ягнят был назван Долли. В 2003 г. Долли погибла. За это время были получены эмбрионы мышей, коров, кроликов, лошади, крысы и других животных.

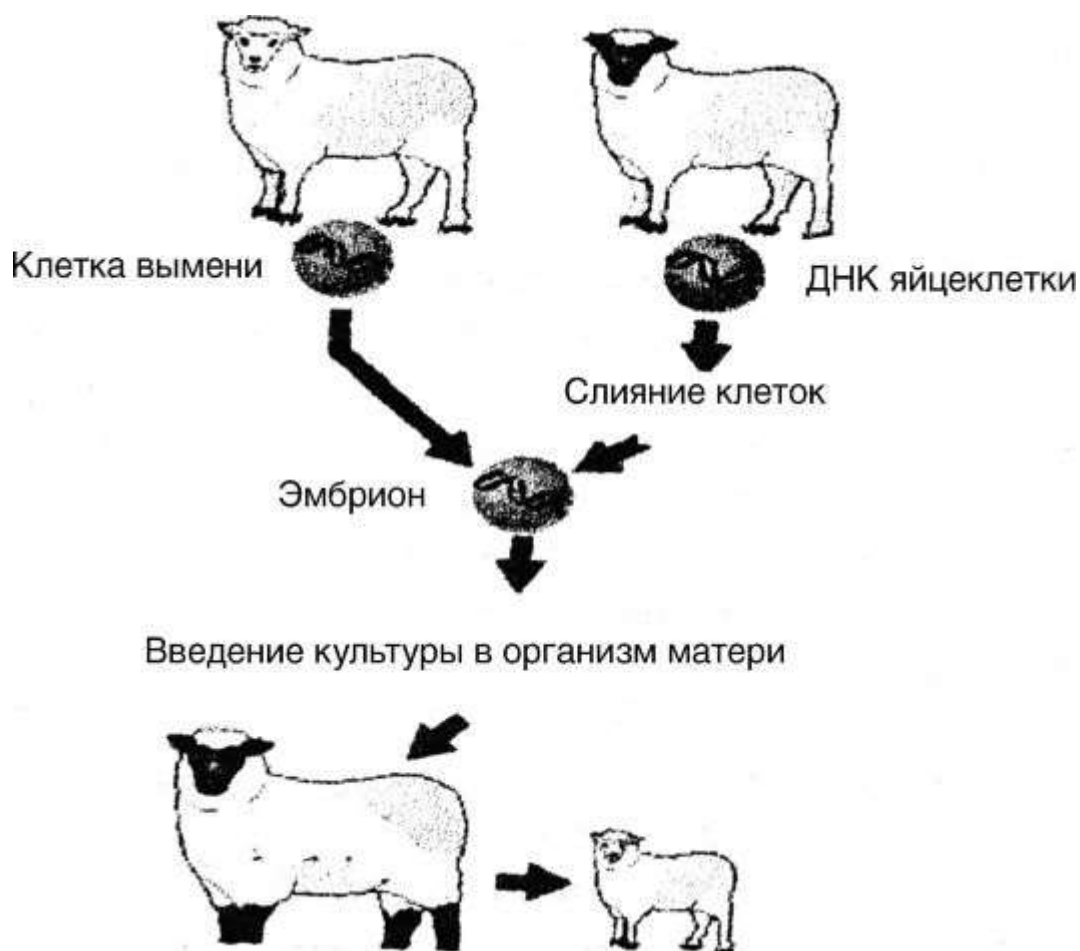


Рис. 29. Пересадка ядер соматических клеток в безъядерные яйцеклетки

Оценка этих результатов показывает, что млекопитающих можно размножать асексуальным путем, получая потомство животных, клетки которых содержат ядерный материал отцовского или материнского происхождения в зависимости от пола овцы-донора. В таких клетках лишь цитоплазма и митохондрии имеют материнское происхождение. Это заключение имеет чрезвычайно важное общебиологическое значение, расширяет наши взгляды на потенциал размножения животных. Но важно также добавить, что речь идет о генетических манипуляциях, которые в природе отсутствуют. С другой стороны, в практическом плане эти генетические манипуляции представляют собой прямой путь клонирования высокоорганизованных животных с заданными свойствами, что имеет важное экономическое значение. В медицинском плане этот путь, возможно, будет использован в будущем для преодоления мужского бесплодия.

Итак, генетическая информация, необходимая для нормального развития эмбриона, не теряется в течение дифференцировки клеток за счет так называемых стволовых клеток, которые обладают потенцией развиваться в различные типы клеток тела. Когда стволовые клетки делятся, каждая новая клетка имеет потенцию или оставаться стволовой клеткой, или стать клеткой с более специализированной функцией (мышечные клетки, клетки крови или клетки головного мозга). Оплодотворенная яйцеклетка является тотипотентной, так как дает начало разным типам клеток тела. Тотипотентные стволовые клетки могут дать начало любому типу клеток, кроме тех, которые необходимы для развития плода. Стволовые клетки, которые могут дать начало самым различным клеточным типам, обычно называют *мультипотентными* клетками. Установлено, что взрослые стволовые клетки могут продуцировать дифференцированные клетки из эмбриональных несвязанных тканей. Соматические клетки тоже обладают свойством, получившим название тотипотентности, т. е. в их геноме содержится вся информация, полученная ими

от оплодотворенной яйцеклетки, давшей им начало в результате дифференциации. Наличие этих данных с несомненностью означает, что дифференциация клеток подвержена генетическому контролю. Изучение стволовых клеток имеет значение для медицины.

Установлено, что интенсивный белковый синтез, следующий за оплодотворением, у большинства эукариотов не сопровождается синтезом мРНК. Изучение овогенеза у позвоночных, в частности у амфибий, показало, что интенсивная транскрипция происходит еще в течение профазы I (особенно диплономы) мейоза. Поэтому генные транскрипты в форме молекул мРНК или про-мРНК сохраняются в яйцеклетках в бездействующем состоянии. Установлено, что у эмбриональных клеток имеет место так называемое асимметричное деление, заключающееся в том, что деление эмбриональной клетки дает начало двум клеткам, из которых лишь одна наследует белки, принимающие участие в транскрипции. Таким образом, неравное распределение транскрипционных факторов между дочерними клетками ведет к экспрессии в них разных наборов генов после деления, т. е. к дифференциации клеток.

У амфибий и, возможно, у большинства позвоночных генетические программы, контролирующие раннее развитие (до стадии бластулы), устанавливаются еще в течение овогенеза. Более поздние стадии развития, когда начинается клеточная дифференциация (примерно, со стадии гаструлы), нуждаются в новых программах для экспрессии генов. Таким образом, дифференцировка клеток связана с перепрограммированием генетической информации в том или ином направлении.

Характерная особенность дифференцировки клеток заключается в том, что она необратимо ведет к тому или иному типу клеток. Этот процесс носит название *детерминации* и также находится под генетическим контролем, а, как сейчас предполагают, дифференциация и детерминация клеток регулируются взаимодействием клеток на основе сигналов, осуществляемых пептидными ростовыми факторами через тирозинкиназные рецепторы. Вероятно, существует много таких систем. Одна из них заключается в том, что дифференциация мышечных и нервных клеток регулируется нейрорегулинами, представляющими собой мембранные белки, действующие через один или более тирозинкиназных рецепторов.

Генетический контроль детерминации демонстрируется также существованием так называемых гомеотропных или гомеозисных мутаций, которые, как показано у насекомых, вызывают изменения при детерминации в специфических имагинальных дисках. В результате некоторые части тела развиваются не на своих местах. Например, у дрозофил мутации трансформируют детерминацию антенного диска в диск, который развивается в аппендикс конечности, протянутой от головы. У насекомых из рода *Ophthalmoptera* структуры крыльев могут развиваться из диска для глаз. У мышей показано существование генного кластера (комплекса) Нох, который состоит из 38 генов и контролирует развитие конечностей.

Самостоятельное значение имеет вопрос о регуляции активности генов в период эмбрионального развития. Считают, что в ходе дифференцировки гены действуют в разное время, что выражается в транскрипции в различных дифференцированных клетках разных мРНК, т. е. имеют место репрессия и дерепрессия генов. Например, количество генов, транскрибируемых в РНК в бластоцитах морского ежа, равно 10%, в клетках печени крыс - тоже 10%, а в клетках тимуса крупного рогатого скота - 15%. Предполагают, что в контроле транскрипционного статуса генов принимают участие негисто-новые белки. В пользу этого предположения свидетельствуют следующие данные. Когда хроматин клеток в фазе S транскрибируется в системе *in vitro*, то синтезируется только гистоновая мРНК, а в след за нею и гистоны. Напротив, когда используют хроматин клеток из G₁-фазы, то никакой гистоновой мРНК не синтезируется.

Когда же негистоновые белки удаляются из хроматина G₁-фазы и замещаются негистоновыми хромосомными белками, синтезированными в фазе S, то после транскрипции такого хроматина *in vitro* синтезируется гистоновая мРНК. Более того, когда негистоновые белки происходят из G₁-фазы клеток, а ДНК и гистоны - из S-фазы клеток, никакой гистоновой мРНК не синтезируется. Эти результаты показывают, что содержащиеся в хроматине негистоновые белки определяют возможность транскрипции генов, кодирующих гистоны. Поэтому считают, что негистоновые хромосомные белки могут играть важную роль в регуляции и экспрессии генов у эукариот.

Имеющиеся данные позволяют считать, что в регуляции транскрипции у животных принимают участие белковые и стероидные гормоны. Белковый (инсулин) и стероидные (эстроген и тестостерон) гормоны представляют собой две сигнальные системы, используемые в межклеточных коммуникациях. У высших животных гормоны синтезируются в специализированных секреторных клетках. Освобождаясь в кровяное русло, они поступают в ткани. Поскольку молекулы белковых гормонов имеют относительно крупные размеры, то они не проникают в клетки, поэтому их эффекты обеспечиваются белками-рецепторами, локализованными в мембранах клеток-мишеней, и внутриклеточными уровнями циклического АМФ (цАМФ). Напротив, стероидные гормоны являются малыми молекулами, вследствие чего легко проникают в клетки через мембраны. Оказавшись внутри клеток, они связываются со специфическими рецепторными белками, которые имеются в цитоплазме только клеток-мишеней. Как считают, комплексы *гормон-белковый рецептор*, концентрируясь в ядрах клеток-мишеней, активируют транскрипцию специфических генов через взаимодействие с определенными негистоновыми белками, которые связываются с промоторными районами специфических генов. Следовательно, связывание комплекса *гормон + белок (белковый рецептор)* с негистоновыми белками освобождает промоторные районы для движения РНК-полимеразы. Обобщая данные о генетическом контроле эмбрионального периода в онтогенезе организмов, можно заключить, что его ход контролируется дифференциальным включением и выключением действия генов в разных клетках (тканях) путем их дерепрессии и репрессии.

4.12 ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

После появления организма на свет начинается его постэмбриональное развитие (постнатальное для человека), которое у разных организмов протекает от нескольких дней до сотен лет в зависимости от их видовой принадлежности. Следовательно, продолжительность жизни - это видовой признак организмов, не зависящий от уровня их организации (см. ниже).

В постэмбриональном онтогенезе различают ювенильный и пубертатный периоды, а также период старости, заканчивающийся смертью.

Ювенильный период. Этот период (от лат. *juvenilis* - юный) определяется временем от рождения организма до полового созревания. Он протекает по-разному и зависит от типа онтогенеза организмов. Для этого периода характерно либо прямое, либо непрямое развитие.

В случае организмов, для которых характерно прямое развитие (многие беспозвоночные, рыбы, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие, человек), вылупившиеся из яйцевых оболочек или новорожденные сходны со взрослыми формами, отличаясь от последних лишь меньшими размерами, а также недоразвитием отдельных органов и несовершенными пропорциями тела (рис. 30).

Характерной особенностью роста в ювенильный период организмов, подверженных прямому развитию, является то, что происходит увеличение количества и

размеров клеток, изменяются пропорции тела. Рост человека в разные периоды его онтогенеза показан на рис. 31. Рост разных органов человека неравномерен. Например, рост головы заканчивается в детстве, ноги достигают пропорциональной величины примерно к 10 годам. Наружные половые органы очень быстро растут в возрасте 12-14 лет. Различают определенный и неопределенный рост. Определенный рост характерен для организмов, которые к определенному возрасту прекращают свой рост, например насекомые, млекопитающие, человек. Неопределенный рост характерен для организмов, которые растут всю жизнь, например моллюски, рыбы, земноводные, рептилии, многие виды растений.

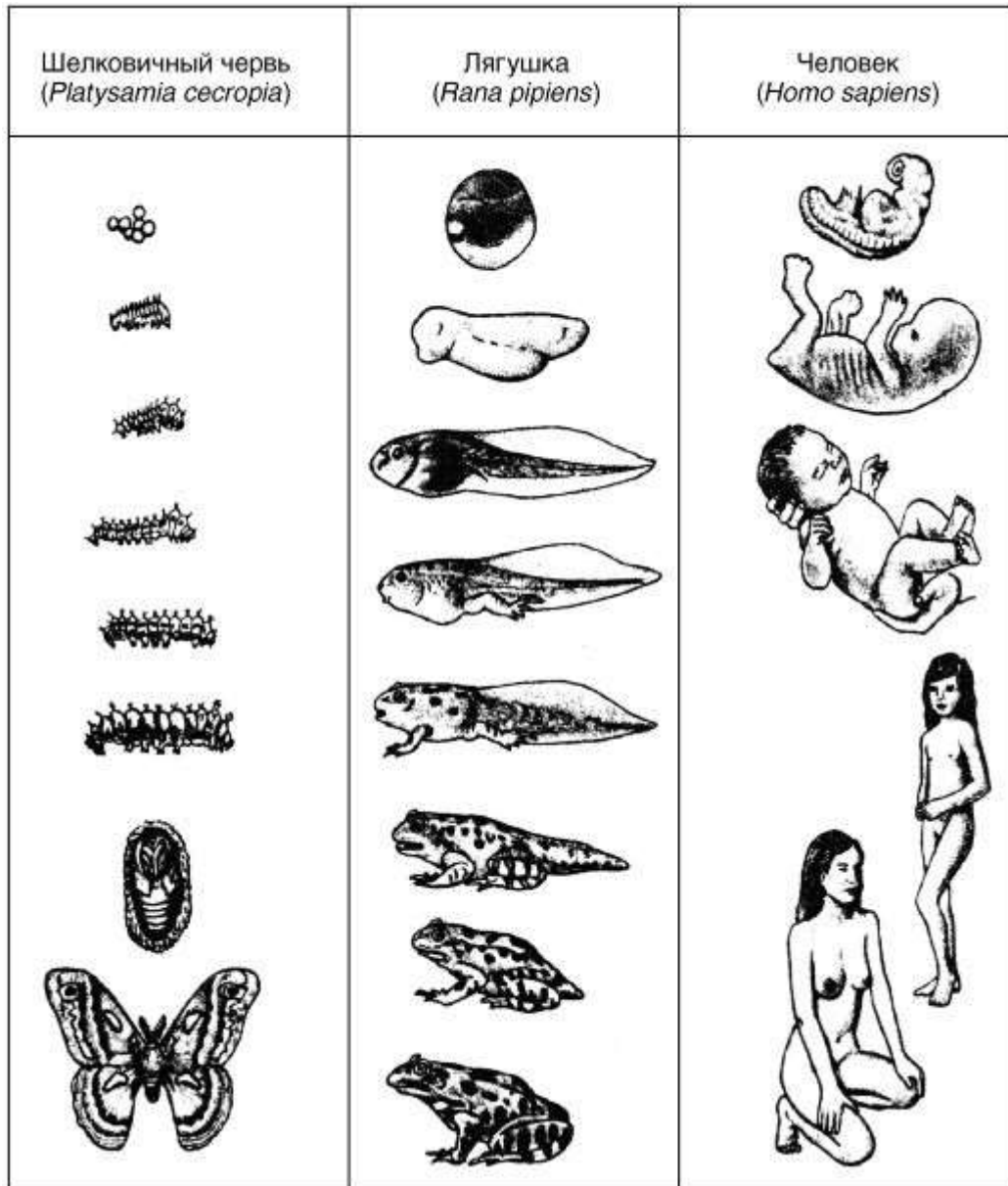


Рис. 30. Прямое и непрямое развитие организмов разных видов

В случае непрямого развития организмы претерпевают превращения, называемые метаморфозами (от лат. *metamorphosis* - превращение).

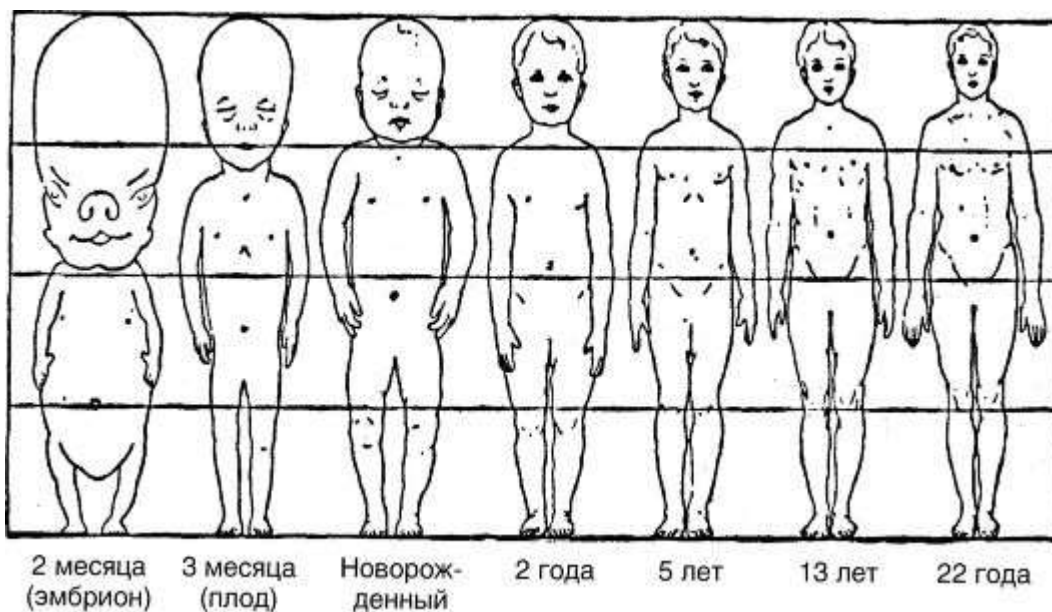


Рис. 31. Рост и развитие в разные периоды онтогенеза человека

Они представляют собой видоизменения организмов в процессе развития. Метаморфозы широко встречаются у кишечнорастворимых (гидры, медузы, коралловые полипы), плоских червей (фасциолы), круглых червей (аскариды), моллюсков (устрицы, мидии, осьминоги), членистоногих (раки, речные крабы, омары, креветки, скорпионы, пауки, клещи, насекомые) и даже у некоторых хордовых (оболочечники и земноводные). При этом различают полные и неполные метаморфозы. Наиболее выразительные формы метаморфоз наблюдаются у насекомых, которые подвергаются как неполным, так и полным метаморфозам.

Неполное превращение - это такое развитие, при котором из яичных оболочек выходит организм, строение которого сходно со строением взрослого организма, но размеры намного меньше. Такой организм называют личинкой. В процессе роста и развития размеры личинок увеличиваются, но имеющийся хитинизированный покров мешает дальнейшему увеличению размеров тела, что приводит к линьке, т. е. сбрасыванию хитинизированного покрова, под которым находится мягкая кутикула. Последняя расправляется, и это сопровождается увеличением размеров животного. После нескольких линек животное достигает зрелости. Неполное превращение характерно, например, в случае развития клопов.

Полное превращение - это такое развитие, при котором из яичных оболочек освобождается личинка, существенно отличающаяся по строению от взрослых особей. Например, у бабочек и многих насекомых личинками являются гусеницы. Гусеницы подвержены линьке, причем могут линять по нескольку раз, превращаясь затем в куколки. Из последних развиваются взрослые формы (имаго), которые не отличаются от исходных.

У позвоночных метаморфозы встречаются среди земноводных и костных рыб. Для личиночной стадии характерно наличие провизорных органов, которые либо повторяют признаки предков, либо имеют явно приспособительное значение. Например, для головастика, являющегося личиночной формой лягушки и повторяющего признаки исходной формы, характерны рыбообразная форма, наличие жаберного дыхания и одного круга кровообращения. Приспособительными признаками головастика являются их присоски и длинный кишечник. Для личиночных форм характерно также и то, что по сравнению со взрослыми формами они оказываются приспособленными к жизни в совершенно иных условиях, занимая другую экологическую нишу и другое место в цепи питания. Например, личинки лягушек имеют жаберное дыхание, тогда как взрослые

формы - легочное. В отличие от взрослых форм, которые являются плотоядными существами, личинки лягушек питаются растительной пищей.

Последовательность событий в развитии организмов часто называют жизненными циклами, которые могут быть простыми и сложными. Наиболее простые циклы развития характерны, например, для млекопитающих, когда из оплодотворенной яйцеклетки развивается организм, который снова продуцирует яйцеклетки, и т. д. Сложными биологическими циклами являются циклы у животных, для которых характерно развитие с метаморфозами. Знания о биологических циклах имеют практическое значение, особенно в случаях, когда организмы являются возбудителями или переносчиками возбудителей болезни животных и растений.

Развитие и дифференциация, связанные с метаморфозами, являются результатом естественного отбора, благодаря которому многие личиночные формы, например гусеницы насекомых и головастики лягушек, адаптированы к среде лучше, чем взрослые половозрелые формы.

Пубертатный период. Этот период называют еще зрелым, и он связан с половой зрелостью организмов. Развитие организмов в этот период достигает максимума.

На рост и развитие в постэмбриональный период большое влияние оказывают факторы среды. Для растений решающими факторами являются свет, влажность, температура, количество и качество питательных веществ в почве. Для животных первостепенное значение имеет полноценное кормление (наличие в корме белков, углеводов, липидов, минеральных солей, витаминов, микроэлементов). Важны также кислород, температура, свет (синтез витамина D).

Рост и индивидуальное развитие животных организмов подвержены нейрогуморальной регуляции со стороны гуморальных и нервных механизмов регуляции. У растений обнаружены гормоноподобные активные вещества, получившие название фитогормонов. Последние влияют на жизненно важные отправления растительных организмов.

В клетках животных в процессе жизнедеятельности синтезируются химически активные вещества, влияющие на процессы жизнедеятельности. Нервные клетки беспозвоночных и позвоночных вырабатывают вещества, получившие название нейросекретов. Железы эндокринной, или внутренней, секреции также выделяют вещества, которые получили название гормонов. Эндокринные железы, в частности те, что имеют отношение к росту и развитию, регулируются нейросекретами. У членистоногих регуляция роста и развития очень хорошо показана на примере влияния гормонов на линьку. Синтез личиночного секрета клетками регулируются гормонами, накапливающимися в мозге. В особой железе у ракообразных вырабатывается гормон, тормозящий линьку. Уровни этих гормонов определяют периодичность линек. У насекомых установлены гормональная регуляция созревания яиц, протекающие диапаузы.

У позвоночных железами внутренней секреции являются гипофиз, эпифиз, щитовидная, паращитовидная, поджелудочная, надпочечники и половые железы, которые тесно связаны одна с другой. Гипофиз у позвоночных вырабатывает гонадотропный гормон, стимулирующий деятельность половых желез. У человека гормон гипофиза влияет на рост. При недостатке развивается карликовость, при избытке - гигантизм. Эпифиз продуцирует гормон, который влияет на сезонные колебания в половой активности животных. Гормон щитовидной железы влияет на метаморфоз насекомых и земноводных. У млекопитающих недоразвитие щитовидной железы ведет к задержке роста, недоразвитию половых органов. У человека из-за дефекта щитовидной железы задерживаются окостенение, рост (карликовость), не наступает полового созревания, останавливается психическое развитие (кретинизм). Надпочечники продуцируют

гормоны, оказывающие влияние на метаболизм, рост и дифференцировку клеток. Половые железы продуцируют половые гормоны, которые определяют вторичные половые признаки. Удаление половых желез ведет к необратимым изменениям ряда признаков. Например, у кастрированных петухов прекращается рост гребня, теряется половой инстинкт. Кастрированный мужчина приобретает внешнее сходство с женщиной (не растут борода и волосы на коже, отлагается жир на груди и в области таза, сохраняется тембр голоса и т. д.).

Фитогормонами растений являются ауксины, цитокинины и гиб-береллины. Они регулируют рост и деление клеток, образование новых корней, развитие цветков и другие свойства растений.

На всех периодах онтогенеза организмы способны к восстановлению утраченных или поврежденных частей тела. Это свойство организмов носит название регенерации, которая бывает физиологической и репаративной.

Физиологическая регенерация - это замена утерянных частей тела в процессе жизнедеятельности организма. Регенерации этого типа очень распространены в животном мире. Например, у членистоногих она представлена линькой, которая связана с ростом. У рептилий регенерация выражается в замещении хвоста и чешуи, у птиц - перьев, когтей и шпор. У млекопитающих примером физиологической регенерации может быть ежегодное сбрасывание оленями рогов.

Репаративная регенерация - это восстановление части тела организма, отторгнутой насильственным путем. Регенерация этого типа возможна у многих животных, но ее проявления различны. Например, она часта у гидр и связана с размножением последних, поскольку из части регенерирует весь организм. У других организмов регенерации проявляются в виде способности отдельных органов к восстановлению после утраты ими какой-либо части. У человека достаточно высокой регенеративной способностью обладают эпителиальная, соединительная, мышечная и костная ткани.

Растения многих видов также способны к регенерации.

Данные о регенерации имеют большое значение не только в биологии. Их широко используют в сельском хозяйстве, в медицине, в частности в хирургии.

Старость как этап онтогенеза. Старость является предпоследним этапом онтогенеза животных, причем ее длительность определяется общей продолжительностью жизни, которая служит видовым признаком и у разных животных неодинаковая. Наиболее точно старость изучена у человека.

Известны самые различные определения старости человека. В частности, одно из наиболее популярных определений заключается в том, что старость есть накопление последовательных изменений, сопровождающих повышение возраста организма и увеличивающих вероятность его болезней или смерти. Науку о старости человека называют геронтологией (от греч. *geron* - старик, старец, *logos* - наука). Ее задачей является изучение закономерностей возрастного перехода между зрелостью и смертью.

Научные исследования в геронтологии распространяются на разные области, начиная с исследований изменений активности клеточных ферментов и заканчивая выяснением влияния психологических и социологических смягчений в стрессах среды на поведение старых людей.

В случае человека различают физиологическую старость; старость, связанную с календарным возрастом; и преждевременное старение, обусловленное социальными факторами и болезнями. В соответствии с рекомендациями ВОЗ пожилым возрастом человека следует считать возраст порядка 60-75 лет, а старым - 75 лет и более.

Старость человека характеризуется рядом внешних и внутренних признаков.

Среди внешних признаков старости наиболее заметными являются снижение плавности движений, изменение осанки, снижение эластичности кожи, массы тела, упругости и эластичности мышц, появление на лице и других участках тела морщин, выпадение зубов. Так, например, по обобщенным данным, человек в возрасте 30 лет теряет 2 зуба (в результате выпадения), в 40 лет - 4 зуба, в 50 лет - 8 зубов, а в 60 лет - уже 11 зубов. Заметным изменениям подвергается первая сигнальная система (притупляется острота органов чувств). Например, максимальное расстояние, при котором здоровые люди различают те или иные одинаковые звуки, в 20-30 лет составляет 12 м, в 50 лет - 10 м, в 60 лет - 7 м, а в 70 лет - только 4 м. Заметно изменяется также вторая сигнальная система (изменяется речевая интонация, голос становится глухим).

Среди внутренних признаков в первую очередь следует назвать такие признаки, как обратное развитие (инволюция) органов. Отмечается уменьшение размеров печени и почек, а также количества нефронов в почках (к 80 годам почти наполовину), что снижает функциональные возможности почек и отражается на водно-электролитном обмене. Снижается эластичность кровеносных сосудов, уменьшается перфузия кровью тканей и органов, повышается периферическая сопротивляемость сосудов. В костях накапливаются неорганические соли, изменяются (обызвествляются) хрящи, снижается способность органов к регенерации. Происходят существенные изменения в клетках, замедляется деление и восстановление их функционального тонуса, уменьшается содержание воды, снижается активность клеточных ферментов, нарушается координация между ассимиляцией и диссимиляцией. В головном мозге нарушается синтез белков, в результате чего образуются аномальные белки. Повышается вязкость клеточных мембран, нарушаются синтез и утилизация половых гормонов, происходят изменения в структуре нейронов. Наступают структурные изменения белков соединительной ткани и эластичности этой ткани. Ослабляются иммунологические реакции, увеличивается возможность аутоиммунных реакций. Снижаются функции эндокринных систем, в частности половых желез. Поведение других признаков в старости показано на рис. 32.

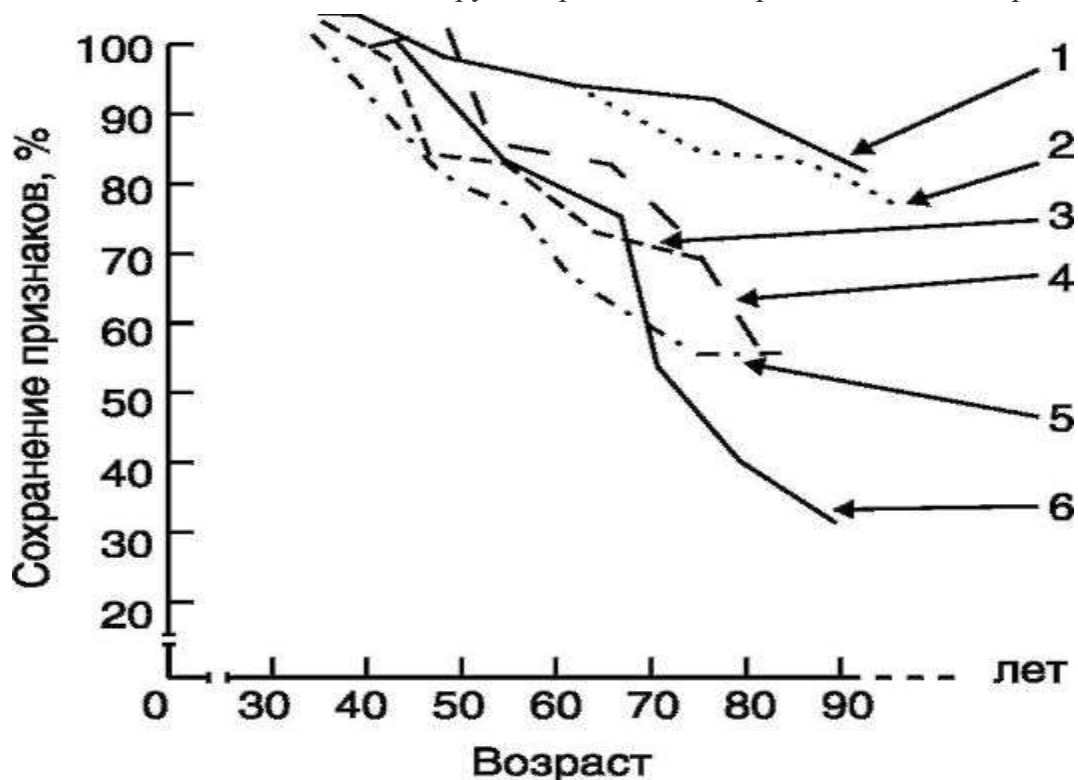


Рис. 32. Изменение некоторых признаков человека с возрастом: 1 - скорость проведения нервных импульсов; 2 - уровень основного обмена; 3 - сердечный индекс; 4 -

уровень почечной фильтрации по инсулину; 5 - дыхательные объемы легких; 6 - уровень плазматока в почках

Стремления понять природу старения организма возникли давно. Гиппократ (Древняя Греция) считал, что старение связано с неумеренностью в пище, недостаточным пребыванием на свежем воздухе. По мнению Аристотеля, старение обусловлено расходом тепловой энергии организмом. Значение пищи как фактора старения отмечал также Гален. Но долгое время для объективного понимания этой проблемы не хватало научных данных. Лишь в XIX в. в изучении старения наметился некоторый прогресс, стали возникать теории старения.

Одной из первых наиболее известных теорий старения организма человека является теория немецкого врача Х. Гуфеланда (1762-1836), который придавал в долголетию значение трудовой деятельности. До нас дошло его высказывание о том, что ни один лентяй не дожил до преклонного возраста. Еще более известна эндокринная теория старения, которая берет начало из опытов, выполненных еще в середине позапрошлого века Бертольдом (1849), показавшим, что пересадка семенников от одних животных к другим сопровождается развитием вторичных половых признаков. Позднее французский физиолог Ш. Броун-Секар (1818-1894) на основе результатов впрыскиваний себе экстрактов из семенников утверждал, что эти инъекции производят благотворное и омолаживающее действие. В начале XX в. уже сложилось убеждение в том, что наступление старости связано с угасанием деятельности желез внутренней секреции, в частности половых желез. В 20-30-е годы XX в. на основе этого убеждения в разных странах было проделано много операций по омолаживанию пожилых или старых людей. Например, Г. Штейнах в Австрии перевязывал у мужчин семенные канатики, что вело к прекращению внешней секреции половых желез и якобы к некоторому омоложению. С.А. Воронов во Франции пересаживал семенники от молодых животных к старым и от обезьян к мужчинам, а Тушнов в СССР омолаживал петухов, вводя им гистоллизаты половых желез. Все эти операции приводили к некоторым эффектам, но лишь временным. После названных воздействий процессы старения продолжались, причем еще интенсивнее. В начале XX в. возникла микробиологическая теория старения, творцом которой был И.И. Мечников, различавший физиологическую старость и патологическую. Он считал, что старость человека является патологической, т.е. преждевременной. Основу представлений И.И. Мечникова составляло учение об ортобиозе (*orthos* - правильный, *bios* - жизнь), в соответствии с которым основной причиной старения является повреждение нервных клеток продуктами интоксикации, образующимися в результате гниения в толстом кишечнике. Развивая учение о нормальном образе жизни (соблюдение правил гигиены, регулярный труд, воздержание от вредных привычек), И.И. Мечников предлагал также способ подавления гнилостных бактерий кишечника путем употребления кисломолочных продуктов.

В 30-е годы XX в. широкое распространение получила теория о роли центральной нервной системы (ЦНС) в старении. Творцом этой теории является И.П. Павлов, который установил интегрирующую роль ЦНС в нормальном функционировании организмов. Последователи И.П. Павлова в экспериментах на животных показали, что преждевременное старение вызывается нервными потрясениями и продолжительным нервным перенапряжением.

Заслуживает упоминания теория возрастных изменений соединительной ткани, сформулированная в 30-е годы XX в. А.А. Богомольцем (1881-1946). Он считал, что физиологическую активность организма обеспечивает соединительная ткань (костная ткань, хрящи, сухожилия, связки и волокнистая соединительная ткань) и что изменения коллоидного состояния клеток, потеря их тургора и т. д. определяют возрастные изменения организмов. Современные данные указывают на значение накопления кальция

в соединительных тканях, так как он способствует потере ее упругости, а также уплотнению сосудов.

Для современных подходов к познанию сущности и механизмов старения характерно широкое использование данных физико-химической биологии, и в частности достижений молекулярной генетики. Наиболее распространенные современные представления о механизме старения сводятся к тому, что в процессе жизни в клетках организма накапливаются соматические мутации, в результате которых происходит синтез дефектных белков или нерепарируемые сшивки ДНК с белком. Поскольку дефектные белки играют дозигте-грирующую роль в клеточном метаболизме, то это ведет к старению. В случае культивируемых фибробластов показано, что связанные со старыми клетками белки и мРНК подавляют синтез ДНК в молодых фибробластах.

Известна также гипотеза, в соответствии с которой старение считается результатом изменения митохондриальных метаболитов с последующим нарушением функций ферментов. У человека показано существование генов, определяющих сроки развития наследственных дегенеративных процессов, связанных со старением. Ряд исследователей считают, что причиной старения являются изменения в системе иммунологической защиты организма, в частности аутоиммунные реакции на структуры организма, имеющие жизненное значение. Наконец, в объяснениях механизмов старения специалисты большое внимание уделяют повреждениям белков, связанным с образованием свободных радикалов. Наконец, иногда придают значение освобождающимся после распада лизосом гидролазам, которые разрушают клетки.

Однако исчерпывающей теории старения все же не создано, поскольку ясно, что ни одна из этих теорий самостоятельно объяснить механизмы старения не может.

Смерть. Смерть является завершающим этапом онтогенеза. Вопрос о смерти в биологии занимает особое место, ибо чувство смерти «...совершенно инстинктивно присуще человеческой природе и всегда составляло одну из величайших забот человека» (Мечников И.И., 1913). Более того, вопрос о смерти стоял и стоит в центре внимания всех философских и религиозных учений, хотя философия смерти в разные исторические времена представлялась неодинаково. В античном мире Сократ и Платон доказывали бессмертие души, тогда как Аристотель отрицал платоновскую идею бессмертия души и верил в бессмертность человеческого духа, продолжающего жить после смерти человека. Цицерон и Сенека также признавали будущую жизнь, но Марк Аврелий считал смерть естественным явлением, которое следует принимать безропотно. В XVIII в. И. Кант и И. Фихте (1762-1814) тоже верили в будущую жизнь, а Г. Гегель придерживался убеждений, по которым душа поглощается «абсолютным существом», хотя природа этого «существа» не раскрывалась.

В соответствии со всеми известными религиозными учениями земная жизнь человека продолжается и после его смерти, и человек должен неустанно готовиться к этой будущей смерти. Однако естествоиспытатели и философы, не признающие бессмертия, считали и считают, что смерть представляет собой, как неоднократно подчеркивал И.И. Мечников, естественный исход жизни организма. Более образное определение смерти заключается в том, что она «...есть явная победа бессмыслия над смыслом, хаоса над космосом» (Соловьев В., 1894). Научные данные свидетельствуют о том, что у одноклеточных организмов (растений и животных) следует отличать смерть от прекращения их существования. Смертью является их гибель, тогда как прекращение существования связано с их делением. Следовательно, недолговечность одноклеточных организмов компенсируется их размножением. У многоклеточных растений и животных смерть является в полном смысле слова завершением жизни организма.

У человека вероятность смерти повышается в пубертатный период. В частности, в развитых странах вероятность смерти возрастает почти экспоненциально после 28 лет.

Различают клиническую и биологическую смерть человека. Клиническая смерть выражается в потере сознания, прекращении сердцебиения и дыхания, однако большинство клеток и органов все же остаются живыми. Происходит самообновление клеток, продолжается перистальтика кишечника. Клиническая смерть не «доходит» до биологической смерти, ибо она обратима, так как в состоянии клинической смерти можно «возвращать» к жизни. Например, собак «возвращают» к жизни через 5-6 минут, человека - через 6-7 минут от начала клинической смерти. Биологическая смерть характеризуется тем, что она необратима. Остановка сердцебиения и дыхания сопровождается прекращением процессов самообновления, гибелью и разложением клеток. Однако гибель клеток начинается не во всех органах одновременно. Вначале гибнет кора головного мозга, затем гибнут эпителиальные клетки кишечника, легких, печени, клетки мышц, сердца. На представлениях о клинической смерти основаны мероприятия по реанимации (оживлению) организмов, что имеет исключительно важное значение в современной медицине.

4.13 ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ

Сравнение данных о продолжительности жизни представителей флоры и фауны показывает, что среди растений и животных различные организмы живут разное время. Например, травянистые растения (дикие и культурные) живут в течение одного сезона. Напротив, их древесные растения характеризуются большей продолжительностью жизни. Например, вишня живет 100 лет, ель - 1000 лет, дуб - 2000 лет, сосна - до 2000-4000 лет.

Рыбы многих видов живут 55-80 лет, лягушки - 16 лет, крокодилы - 50-60 лет, птицы некоторых видов - до 100 лет. Продолжительность жизни млекопитающих является меньшей.

Например, мелкий рогатый скот живет 20-25 лет, крупный рогатый скот - 30 лет и более, лошади - до 30 лет, собаки - 20 лет и более, волки - 15 лет, медведи - 50 лет, слоны - 100 лет. Среди млекопитающих долгожителем является человек. Многие люди доживали до 115-120 лет и более.

В соответствии с существующими представлениями продолжительность жизни является видовым количественным признаком, подверженным контролю со стороны генотипа. Считают, что генетически детерминированная продолжительность жизни коррелирует с периодами онтогенеза (табл. 5).

Таблица 5. Зависимость уровня фибробластов при культивировании от возраста донора

Возраст донора фибробластов, лет	Количество удвоения
Эмбрион	50±10
0-20	30±10
20	20±10

Предполагают, что видовая продолжительность жизни является эволюционным приобретением вида. Что касается долгожительства отдельных индивидуумов, то его объяснение возможно допущением наличия в их генотипах сочетаний определенных генов либо небольшого количества или полного отсутствия мутаций в их клетках.

А.А. Богомолец и И.И. Шмальгаузен подсчитали, что естественная продолжительность жизни человека должна составлять 120- 150 лет. Однако до этого

возраста доживают лишь единицы. Поэтому фактическая продолжительность жизни не совпадает с естественной продолжительностью.

На среднюю продолжительность жизни оказывает влияние ряд факторов (снижение детской смертности, эффективность борьбы с инфекциями, успехи хирургии, улучшение питания и общих условий жизни). Главнейшие причины снижения продолжительности жизни заключаются в смертности от голода, болезней, недостаточной медицинской помощи. В России в последние годы отмечается отрицательная численность населения во всех русских городах и сельской местности за счет снижения рождаемости и высокой смертности. В медицинском плане продолжительность жизни - это показатель здоровья нации. СССР по числу старых людей занимал первое место в мире. Например, на 1 млн жителей приходилось 104 человека в возрасте свыше 90 лет, тогда как в Англии - 6, Франции - 7 и США - 15 человек. В настоящее время отмечается изменение границ трудоспособного населения по сравнению, например, с 30-ми годами XX в. Отличается также разрыв между пенсионным возрастом и активностью людей. В 1982 г. в Вене состоялась Всемирная ассамблея по проблемам старения населения мира, на которой были сформулированы прогнозы по этой проблематике до 2025 г. Предполагается, что численность людей в возрасте 60 лет и старше по сравнению с 1950 г. возрастет в 5 раз, людей старше 80 лет - в 7 раз. По данным этого международного форума, имеются различия в скорости старения населения применительно к разным народам, странам и регионам.

Гериятрия - наука, задачей которой является разработка способов нормализации изменяющихся функций стареющего организма. Однако современная медицина еще не располагает методами и средствами воздействия на нормальные физиологические процессы. Поэтому роль гериятрии ограничивается лечением возникающих в пожилом и старческом возрасте заболеваний и исключением (при наличии возможностей) факторов риска, вызывающих преждевременное старение.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Что вы понимаете под половым размножением организмов и какова его биологическая роль?
2. Опишите бесполое размножение и назовите его формы.
3. Опишите особенности полового процесса у одноклеточных и многоклеточных организмов.
4. Что такое гаметогенез?
5. Какова функция гамет каждого типа?
6. Какие вы знаете стадии в развитии гамет?
7. В чем заключаются сходства и различия между сперматогенезом и овогенезом?
8. Что такое мейоз и каково его биологическое значение?
9. Опишите фазы мейоза.
10. Влияет ли кроссинговер на результаты мейоза и как?
11. Опишите сущность оплодотворения.
12. В чем заключается разница между зигогенезом и партеногенезом?
13. Какова биологическая роль чередования гаплоидии и диплоидии?
14. Что представляет собой половой диморфизм? Что вы понимаете под гермафродитизмом? Наблюдаются ли случаи гермафродитизма у человека и как часто?

15. Как вы представляете эволюцию способов размножения?
16. Что вы понимаете под ростом и развитием организмов? Какова связь между ростом и дифференциацией клеток?
17. В чем заключаются молекулярные основы дифференцировки клеток? Что вы знаете о стволовых клетках?
18. Сформулируйте понятие об онтогенезе и назовите периоды онтогенеза.
19. Каковы различия между прямым и непрямым развитием?
20. В чем заключается влияние оплодотворения на яйцеклетки?
21. На каком этапе реализации генетической информации осуществляется контроль действия генов?
22. Каким образом оплодотворенная яйцеклетка развивается в многоклеточную структуру?
23. Каким образом развивающиеся клетки и ткани становятся отличными одни от других в процессе развития?
24. Могут ли восстанавливаться утерянные или поврежденные части тела?
25. Какова связь в онтогенезе между старостью и продолжительностью жизни?
26. Сформулируйте и определите разницу между естественной (вероятной) и фактической продолжительностью жизни.
27. Какие вам известны теории старения организмов?
28. Можно ли считать продолжительность жизни человека видовым признаком?
29. Какие факторы оказывают влияние на продолжительность жизни?
30. На чем основано клонирование организмов? Приведите примеры клонирования организмов.
31. В клетку проникает сперматозоид или его содержимое?
32. О чем свидетельствуют данные по клонированию?
33. Преформизм и эпигенез в истории биологии. Имеют ли они научное значение?
34. Каковы различия между клинической и биологической смертью?

Глава V. Наследственность и изменчивость. Генетический материал

Наследственность и изменчивость - это важнейшие свойства живого, которые не только отличают живое от неживого, но и определяют совместно с размножением бесконечное продолжение (непрерывность) жизни.

5.1 НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И НЕПРЕРЫВНОСТЬ ЖИЗНИ

Из всех органических молекул способностью к саморепродукции обладают только нуклеиновые кислоты. Между тем, находясь в клетках, они контролируют их структуру и свойства (активность). Поэтому уникальность жизни в генетическом смысле заключается в том, что нуклеиновые кислоты через половые клетки обеспечивают химическую связь между поколениями. Благодаря размножению, наследственности и изменчивости жизнь

видов продолжается бесконечно долго как непрерывное чередование поколений с сохранением между ними химических связей.

Уникальность жизни определяется также постоянством видов. В процессе размножения исходные организмы всегда продуцируют самих себя, т. е. «подобное рождает подобное». Потомство пары мышей всегда является мышами, точно так же как две бактериальные клетки, появившиеся в результате деления одной бактериальной клетки, являются бактериями того же вида. Следовательно, постоянство видов определяется передачей сходства от родителей к потомству, т. е. наследованием свойств своих родителей, вследствие чего организмы всех поколений (генераций) в пределах вида характеризуются общим наследственным (генетическим) поведением.

Наследственность - это передача сходства от родителей к потомству или склонность организмов походить на своих родителей. Наследственность означает передачу анатомических, физиологических и других свойств и особенностей от организмов одних поколений (генераций) к организмам других. Поскольку связь между поколениями обеспечивается половыми клетками, а оплодотворение представляет собой слияние ядер этих клеток и образование зиготы, то ядра половых клеток составляют физическую основу такой связи. Когда речь идет о наследственности организмов, то следует понимать, что единственным материалом, который наследуется потомством от своих родителей, является генетический материал, сосредоточенный в ядерных структурах (хромосомах) и представляющий собой гены (единицы наследственности). Следовательно, потомство наследует от своих родителей не признаки (свойства), а гены, которые контролируют эти признаки (свойства), причем показателем генетической детерминированности признаков является наследуемость последних.

Различают наследование, которое не связано с полом, и наследование, контролируемое, ограничиваемое и сцепленное с полом. Под наследованием, не связанным с полом, понимают то наследование, которое не зависит от пола организмов-родителей или потомства. При наследовании, контролируемом полом, проявление генов отмечают у обоих полов, но по-разному. Наследование, ограничиваемое полом, заключается в том, что проявление генов происходит лишь у одного пола. Наконец, наследование, сцепленное с полом, обусловлено локализацией соответствующих генов в половых хромосомах. Кроме этих типов наследования, различают также полигенное наследование, когда наследуемость признака подвержена контролю со стороны нескольких генов.

Однако организмы, которые произошли от какой-либо пары родителей, не все являются совершенно одинаковыми. В одном и том же помете мышей или в одной и той же культуре бактерий (происходящей от одной бактериальной клетки) можно встретить организмы, которые по каким-то признакам будут отличаться от родителей. Иногда у потомства обнаруживаются признаки, которые были присущи лишь далеким предкам, или признаки, которые являются совершенно новыми не только для их родителей, но и для дальних предков. Следовательно, для индивидуальных организмов характерны различия, изменчивость признаков.

Изменчивость - это свойство, противоположное наследственности. Она заключается в изменениях генетического материала, сопровождаемых изменениями признаков организмов. Результатом изменчивости является образование новых вариантов организмов, разнообразие жизни.

5.2 НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И СРЕДА

Непрерывность жизни является генетической, ибо наследственность и изменчивость поддерживают стабильность свойств видов и способность организмов к

изменчивости. Однако генетическая непрерывность жизни связана не только с наследственностью и ее изменчивостью, но и со средой, в которой живут и развиваются организмы.

Все организмы живут и размножаются в среде, условия которой не безразличны для них. До тех пор пока организм живет, его наследственность взаимодействует со средой. Внешняя среда влияет на выражение наследственных признаков и определяет степень их проявления. Взаимодействие наследственности и среды определяет, каким организм является в данный момент и как он должен развиваться в будущем. Можно сказать, что наследственность предполагает, каким организм должен стать, но не каким он будет. То, каким организм станет в действительности, решается взаимодействием наследственности и среды.

Геном - совокупность генов или полное количество ДНК, характерное для клеток организмов.

Генотип - совокупность всех генов данного организма, его индивидуальная генетическая конструкция, которую он получает от своих родителей. Генотип относительно стоек на протяжении всей жизни индивидуума. Для взрослого человека характерен тот же генотип, который был присущ ему в период внутриутробного роста и развития, в детстве, отрочестве, юности, старости.

Фенотип - совокупность всех признаков (свойств) данного организма (размеры, форма, строение, масса тела, цвет, химический состав, поведение и т. д.). В противоположность генотипу фенотип изменяется в процессе роста и развития организма на протяжении всей его жизни, но является различным в эмбриональном периоде, после рождения, во время полового созревания и т. д.

Генотип организма определяют путем наблюдения его действия (реализации генетической информации) и влияния на фенотип в условиях определенной среды. Когда два или несколько организмов растут и развиваются в одинаковых условиях, но фенотипы их различны, то это означает, что такие организмы имеют разные генотипы. Строго говоря, фенотипы являются результатом взаимодействия различных генов (компонентов генотипа) между собой и генотипа со средой. Поэтому нельзя думать, что организм или какие-либо признаки организма зависят исключительно только от генотипа или только от среды. Два одинаковых генотипа могут развиваться в разных условиях и дать разные фенотипы. Точно так же два разных генотипа могут развиваться в условиях одинаковой среды и дать разные фенотипы. Кроме того, если организмы, развивающиеся в условиях сходной или неодинаковой среды, имеют сходные фенотипы, это еще не означает, что их генотипы одинаковы. В таких случаях часто имеет значение доминантность признаков, которая может осложнить установление генотипа.

Фенотип организма с определенным генотипом формируется не только под влиянием факторов среды, действующих в данное время, но и тех факторов, которые действовали ранее на протяжении всей жизни организма. В случае человека любой индивидуум с его физическими, анатомическими, физиологическими и психическими свойствами является продуктом роста и развития, детерминированного определенным генотипом и осуществляющегося в условиях среды с определенной последовательностью различных факторов этой среды, включая социальные. Другими словами, каждый индивидуум представляет собой продукт его генотипа и жизненного опыта.

Наиболее демонстративно взаимодействие наследственности и внешней среды проявляется у однойцевых (идентичных) близнецов, которые действительно имеют одинаковые генотипы, вследствие чего одинаковы и их фенотипы. Многие наблюдения свидетельствуют о том, что жизнь и воспитание идентичных близнецов в различных семьях и в условиях разной среды всегда приводили к тому, что близнецы сохраняли

физическое сходство, но различались между собой как личности. Примеры, касающиеся однояйцевых близнецов, свидетельствуют о том, что наследственные задатки проявляются лишь в условиях определенной среды. В частности, они служат одним из решающих доказательств того, что на развитие умственных способностей человека, которые сами по себе детерминированы генетически, может оказывать влияние и среда.

Итак, хотя фенотип нельзя свести только к генотипу или среде, различия в фенотипе могут определяться отдельными или совместными различиями в генотипе или среде. Наследственность и среда постоянно взаимодействуют, определяя свойства организмов. Это, однако, не означает абсолютного влияния среды на проявление всех признаков. Известны отдельные признаки, развитие которых настолько сильно ограничено генотипом, что они не подвержены модификации ни одним из известных факторов среды.

Можно сказать, что эти признаки генетически очень узко детерминированы к существующему разнообразию среды. Примером таких признаков являются группа крови и цвет глаз у человека. Одновременно есть признаки, которые зависят только от внешней среды, например уродства новорожденных в результате приема ядов или алкоголя беременными женщинами, но такие признаки не имеют прямого отношения к наследственности.

В биологии вообще и генетике в частности большое значение имеют вопросы, связанные с природой изменчивости организмов и с отношением изменчивости к наследственности, ибо причины различий между индивидуальными организмами не всегда одинаковы и могут быть обусловлены как факторами среды, так и факторами наследственности (генами).

Никогда нельзя найти пару организмов, которые были бы совершенно одинаковы фенотипически. В лесу, степи или на возделываемой делянке даже рядом растущие растения различаются между собой, ибо они получают разное количество света, воды, минеральных веществ. Животные также различны между собой в пределах одного вида, так как никогда не получают точно одинакового количества корма в разных местах и в разное время. Следовательно, находясь в разных условиях по отношению к питательным веществам, свету, температуре и другим внешним факторам, организмы даже с одинаковым генотипом всегда различаются между собой фенотипически. Такие различия между сходными по генотипу организмами получили название фенотипической изменчивости, модификаций или ненаследственной изменчивости.

Однако различия между организмами могут вызываться и другими причинами. При одних и тех же условиях кормления, климата и т. д. щенок всегда вырастает в собаку, а котенок - в кошку, ибо организмы этих видов имеют принципиально различные генетические основы. Но в случае разных генотипов индивидуальные организмы одного и того же вида также могут различаться между собой по отдельным признакам. Поэтому изменчивость, детерминируемую наследственными факторами, называют генотипической или наследственной изменчивостью. Ее возникновение связано с изменениями (мутациями) генов. Сочетание мутантных генов с немутантными или другими мутантными генами создает генотипическое разнообразие организмов.

Принципиальное значение имеет определение степени отдельного влияния наследственности и среды на фенотипические различия индивидуальных организмов в пределах видов. Оценка этих влияний сопряжена со многими трудностями и в каждом отдельном случае нуждается в специальном анализе, тем не менее практика сельского хозяйства и экспериментальные исследования свидетельствуют, что такое определение вполне возможно.

Известно, что улучшение агротехники при культивировании растений или условий содержания и кормления при разведении домашних животных, генотип которых характеризуется не очень благоприятными возможностями, приводит лишь к некоторому повышению урожая или продуктивности, причем не воспроизводимому в потомстве этих организмов. В то же время среди культивируемых растений можно найти генотипические варианты, которые дают больший урожай, а среди животных - генотипические варианты, характеризующиеся большей продуктивностью по мясу, молоку, шерсти и т. д. Давно замечено, что даже незначительное генотипическое улучшение дает эффект, поскольку контролируемые его гены передаются по наследству, и это улучшение воспроизводится в потомстве. Более того, генетическое совершенствование продуктивности культурных растений и домашних животных привело к созданию огромного сортового и породного разнообразия этих организмов. Разумеется, сортовые достоинства растений зависят от качества почвы, климатических условий, удобрений и т. д., а породные достоинства животных - от условий их содержания и кормления.

Таким образом, практический опыт свидетельствует, что фенотипические различия между организмами определяются в основном генотипом.

Более точные данные о степени влияния генотипа и среды на фенотипические различия дали экспериментальные исследования, выполненные в условиях контролируемой среды и использования организмов со сходными генотипами или генотипами, различающимися между собой по определенным генам, - клонов чистых и инбредных организмов.

Клоном называется потомство вегетативно размножающегося индивидуального организма, например культура бактерий, полученных в результате размножения одиночной бактериальной клетки; культур соматических клеток, полученных из одиночных соматических клеток; групп деревьев, развивавшихся из черенков, взятых от одного растения. *Чистая линия* - это потомство, полученное от индивидуального организма в результате самоопыления или самооплодотворения. Размножение многих культивируемых растений (пшеница, горох и т.д.) происходит главным образом путем самоопыления. У некоторых животных (пресноводные улитки) имеет место самооплодотворение. Как и в случае клонов, все члены линии являются генетически однородными организмами, так как обладают одинаковыми наследственно-константными признаками. Их генетическое единообразие более совершенно, чем у потомства, получаемого после перекрестного опыления разных организмов.

Инбредные линии - это организмы, разводимые в мире раздельнополых животных путем неоднократных скрещиваний между собой близких родственников (братьев и сестер). Генотипическое единообразие инбредных животных становится более выраженным с каждым новым скрещиванием. Например, известен ряд инбредных линий белых мышей, крыс и морских свинок. Исследования клонов, чистых и инбредных линий организмов позволили не только измерить действие факторов внешней среды, но и более точно определить влияние генотипа на фенотипические различия. Результаты, полученные в этой области, совпадают с данными сельскохозяйственной практики.

Исследования взаимодействия генотипа и среды на примере организмов многих видов показали, что для реакции определенного генотипа в ответ на фактор внешней среды всегда характерен диапазон, измеряемый количеством фенотипов, продуцируемых этим генотипом. Разнообразие фенотипов, возникающих в результате взаимодействия определенного генотипа с разными факторами среды (разными средовыми условиями), генетики называют *нормой реакции* этого генотипа.

Многие генетические, детерминированные реакции организмов на внешние факторы имеют адаптивный характер, что обеспечивает жизнь и размножение организмов в колеблющихся условиях среды. Среди адаптивных реакций различают физиологический

гомеостаз и гомеостаз развития. *Физиологический гомеостаз* - это генетически детерминированная способность организмов противостоять колеблющимся условиям внешней среды. У млекопитающих, в том числе у человека, типичным примером физиологического гомеостаза является константность осмотического давления в клетках и концентрации водородных ионов в крови вследствие функционирования почек и наличия в крови буферных субстанций. *Гомеостаз развития* - это генетически детерминированная способность организмов так изменять отдельные реакции, что функции организмов при этом в целом сохраняются. Например, выход из строя одной почки сопровождается тем, что остающаяся почка выполняет двойную нагрузку. Примером гомеостаза развития может быть также приобретение переболевшим организмом иммунитета против соответствующей инфекции.

Часто между физиологическим гомеостазом и гомеостазом развития очень трудно выявить различия, поэтому многие адаптивные реакции носят промежуточный характер. Примером такой адаптивной реакции является изменение количества эритроцитов в крови у людей в зависимости от пребывания их на той или иной высоте над уровнем моря. Количество эритроцитов у людей, живущих в разных высотных условиях, повышается по мере удаления от уровня моря. Это связано с тем, что уменьшение содержания кислорода в атмосфере вызывает интенсификацию его транспорта эритроцитами в результате увеличения количества последних. Возвращение человека из высокогорного района в район, лежащий на уровне моря, сопровождается снижением количества эритроцитов.

Норма реакции у всех организмов имеет пределы, определяя их фенотипическое разнообразие лишь в условиях среды, которая для организмов любого вида не имеет резких и необычных отклонений. Например, многие тропические растения выживают в условиях повышенных или пониженных температур, характерных для стран с жарким климатом. Однако они погибают от мороза, к которому устойчивы растения, являющиеся обычными обитателями северных широт. В случае человека потеря генотипом в результате мутации способности детерминировать адаптивные реакции на факторы обычной для него среды сопровождается наследственным заболеванием.

Оценка различных форм взаимодействия наследственности и среды позволяет считать, что наследуется генотип, но не фенотип. Свойства и признаки организмов не наследуются в готовом виде. Они формируются в процессе развития индивидуума, причем это развитие находится под контролем генов и факторов среды. Последние могут изменить проявление признаков, определяемых нормой реакции. Следовательно, каждый признак обусловлен как наследственностью, так и средой.

5.3 МЕТОДЫ И УРОВНИ ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Главным и единственным методом изучения наследственности является классический генетический (гибридологический) анализ, или, как его еще называют, формальный генетический анализ. Он заключается в последовательном разложении генома анализируемого организма на группы сцепленных генов, а групп сцепления - на генные локусы с дальнейшим установлением последовательности генных локусов вдоль хромосомных пар и выяснением тонкой структуры генов (секвенирование генов).

Генетический анализ в принципе подобен химическому анализу, задача которого заключается в разложении сложных химических соединений на более простые компоненты. Однако в отличие от химического анализа, например, нуклеопротеидов, расщепление которых на структурные части основано на гидролизе, классический генетический анализ основывается на расщеплении (сегрегации) и рекомбинации генов в мейозе и осуществляется путем скрещивания особей с разными признаками и учета результатов скрещиваний.

Схема генетического анализа организмов состоит из ряда последовательных этапов, а именно:

- 1) идентификация генов;
- 2) установление генных локусов на хромосомных парах;
- 3) установление последовательности генных локусов вдоль хромосомных пар;
- 4) выяснение тонкой структуры генов.

Результаты генетического анализа оформляют путем составления генетических карт (нуклеотидных карт).

Одним из важнейших показателей эффективности генетического анализа является его разрешающая способность, которая в общих чертах может быть аналогизирована с разрешающей способностью оптических методов исследования. Подобно тому как разрешающая способность оптических приборов (микроскопов) ограничена волновой природой света, разрешающая способность генетического анализа ограничивается количеством исследуемого потомства, получаемого в скрещиваниях, ибо чем большее количество потомства, тем шире возможность обнаружения среди них редких рекомбинантов и, следовательно, установления частоты кроссинговера.

Начиная с 1910 г. в генетике в качестве экспериментальной модели (системы) широко использовали плодовую мушку *Drosophila melanogaster*. Являясь эукариотом с дифференцированными тканями, этот организм был очень удобен для изучения многих вопросов наследственности. В частности, у дрозофилы было идентифицировано и изучено большое количество генных и хромосомных мутаций, причем хромосомные мутации из-за больших размеров в клетках слюнной железы оказались доступными для исследования с помощью обычного микроскопа.

На этом организме была показана «мощь» генетического анализа. Однако разрешающая способность генетического анализа всегда имеет ограничения, поскольку возможность получения большого количества потомства всегда ограничена до определенных пределов даже у тех видов, у которых оно составляет сотни организмов на пару, как, например, у *D. melanogaster*. Поэтому у организмов, размножающихся половым путем, в том числе и у плодовой мушки, возможно выполнение лишь трех первых этапов генетического анализа.

Однако изучение других генетических систем, в частности микроорганизмов, показало, что половая репродукция не является единственным путем, при котором осуществляются объединение, расщепление и рекомбинация генетических структур, происходящих от исходных (родительских) организмов. Эти процессы могут проходить и при других формах генетического обмена. У микроорганизмов (*E. coli*), бактериальных вирусов (фагов) и микроскопических грибов такими формами генетического обмена являются трансформация, конъюгация и трансдукция. Общим для них в сравнении с половой репродукцией высших организмов служит то, что они приводят к объединению в одной клетке родительских генов и обеспечивают их расщепление и рекомбинацию, т. е., являясь альтернативами половой репродукции, представляют собой системы рекомбинации. Поэтому генетический анализ основывается и на таких системах рекомбинации. Более того, использование этих систем рекомбинации привело к повышению разрешающей способности генетического анализа в гигантских размерах, ибо появилась возможность оперировать с огромным количеством организмов в потомстве, а также легко осуществлять тесты комплементации, что позволило не только создать генетические карты ряда организмов (*E. coli*, *B. subtilis*, фаги, низшие грибы), но и изучить тонкое строение их генов.

В качестве экспериментальных моделей широко используют также дрожжи. Являясь простейшими эукариотами, эти организмы обладают всеми преимуществами бактерий. Но кроме того, они оказались доступными для изучения на них генетики митохондрий, сплайсинга РНК, гаплоидии и диплоидии.

Классический генетический анализ применяют в генетике растений и животных, а также их культивируемых клеток. Однако по отношению к высшим организмам тех видов, которым присуще длительное время между генерациями и малое количество потомства на пару, он либо невозможен, либо очень затруднен. Из-за невозможности классического генетического анализа организмов ряда видов изучение их наследственности проводят с помощью других методов. Например, для изучения наследственности человека применяют метод родословных (генеалогический анализ), цитогенетический, популяционный, близнецовый и другие современные методы (см. гл. VIII).

Развитие физико-химической биологии привело к разработке методов анализа генома организмов, включая полимеразную цепную реакцию, секвенирование ДНК, выделение новых кДНК, а также методологию генной инженерии (молекулярного клонирования, генетических манипуляций), под которой понимают совокупность экспериментальных методов, позволяющих конструировать и реконструировать молекулы ДНК, т. е. создавать генотипы с заданными свойствами. Она основана на данных о свойствах ДНК и некоторых ферментов. Установлено, что ферменты эндонуклеазы, выделяемые из микробов, способны разрезать (рестриктировать) замкнутые кольцевые молекулы ДНК на линейные сегменты, причем в строго определенных участках (сайтах узнавания), т. е. из одной молекулы ДНК можно получить линейные сегменты ДНК строго определенных размеров и в определенном количестве. Эти ферменты были названы рестриктазами. Напротив, другие ферменты обладают противоположной функцией применительно к ДНК, так как способны лигировать (сшивать) в единые структуры сегменты ДНК, образованные рестриктазами. Ферменты с лигирующей способностью получили название лигаз. Последние могут «сшивать» сегменты, происходящие из разных ДНК, формируя рекомбинантную молекулу ДНК. В качестве основы для создания рекомбинантных гибридных молекул ДНК используют фрагменты (рестрикты) исследуемой ДНК и плазмиды или вирусы, которые выполняют роль так называемого генетического вектора. На конечном этапе манипулирования исследуемые фрагменты ДНК объединяют с вектором, а затем образованные таким путем рекомбинантные молекулы ДНК вводят в бактериальные клетки, в частности в *E. coli* или другие микробы. В результате репликации вектора в бактериях происходит поддержание гибридных молекул ДНК. Следовательно, клонируя клетки, содержащие гибридные молекулы ДНК, клонируют, по существу, и эти молекулы (т. е. интересующие исследователя гены). Таким образом, генетические манипуляции осуществляются здесь на генном уровне.

Известна также методология клеточной инженерии, позволяющая вести генетические манипуляции на клеточном уровне (т. е. получение моноклональных антител), гибридизацию соматических клеток, оплодотворение в пробирках, выращивание растений из одной клетки (см. гл. XIV).

5.4 НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ КАК ГЕНЕТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛ

В соответствии с современными представлениями генетическим материалом являются нуклеиновые кислоты.

Нуклеиновые кислоты были обнаружены в ядрах клеток в 1869 г. швейцарским физиологом Фридрихом Мишером. Это открытие является настолько важным, что заслуживает приведения цитаты из работы Ф. Мишера, в которой он описывал свои

опыты: «Обрабатывая клетки гноя слабым щелочным раствором, я получил в результате нейтрализации раствора осадок, который не растворялся ни в воде, ни в уксусной кислоте, ни в разведенной соляной кислоте, ни в обычном солевом растворе и который не мог принадлежать ни к одному из белков, известных в настоящее время». Обнаруженное вещество Ф. Мишер назвал нуклеином. Как считают, он не мог не знать, что открыл ДНК и что оказался в начале исследований ДНК. Но, определяя заслуги Ф. Мишера в качестве первооткрывателя нуклеиновых кислот, нельзя не отметить, что первое предположение о роли нуклеиновых кислот в качестве генетического материала было сформулировано в 1914 г. доцентом Петербургского университета А. Щепотьевым.

Материалом, из которого состоят гены, является дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), а материалом, обеспечивающим декодирование генетической информации, является РНК. У отдельных вирусов первичным генетическим материалом служит рибонуклеиновая кислота (РНК). Таким образом, нуклеиновые кислоты - это хранители (носители) и переносчики генетической информации.

Сложившееся представление о том, что первичным генетическим материалом у абсолютного большинства живых существ является ДНК, основано на ряде прямых и косвенных доказательств, среди которых исторически самым первым прямым доказательством генетической роли ДНК является установленная еще в 1944 г. способность ДНК трансформировать пневмококки из одного типа в другой. К настоящему времени трансформация установлена у микроорганизмов многих видов. В 50-е годы XX в. прямые доказательства генетической специфичности ДНК были получены также в результате изучения размножения бактериальных вирусов в бактериях и переноса ими генетической информации с помощью ДНК от одних бактериальных клеток к другим. Это явление известно под названием трансдукции. Тогда не было установлено, что перенос ДНК от одних бактериальных клеток к другим осуществляется также в процессе конъюгации бактерий. К настоящему времени трансдукция и конъюгация изучены у многих видов бактерий. В совокупности на трансформации, трансдукции и конъюгации основывается генетический анализ микроорганизмов.

Решающее прямое доказательство генетической роли ДНК было обеспечено разработкой методов генной инженерии, позволившей конструировать рекомбинантные молекулы ДНК с заданными свойствами. К настоящему времени возможности генной инженерии показаны на примере клонирования многих генов самых различных организмов.

Что касается косвенных доказательств, то они известны очень давно и их несколько. Для ДНК характерна специфичность локализации в клетках, поскольку она обнаруживается только в ядрах клеток (хромосомах), митохондриях (у животных) и хлоропластах (у растений). У многих микроорганизмов ДНК локализована только в ядерной области (нуклеоиде) или в цитоплазме в виде плазмид. Для организмов каждого вида характерно определенное количество ДНК на клетку (табл. 6).

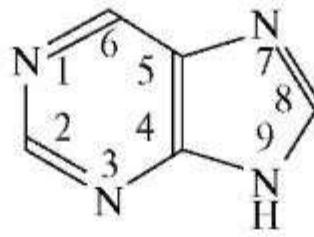
Сахаром в ДНК является 2-дезокси-Д-рибоза, отличающаяся от глюкозы тем, что в ее молекуле не 6, а 5 атомов углерода, т. е. является пятиуглеродным сахаром (пентозой). Особенность этого сахара состоит также в том, что он имеет атом водорода (H), присоединенный к одному (специфическому) из атомов углерода, но не гидро-кисильную группу. Следовательно, этот сахар представляет собой дезоксирибозу, так как является рибозой, лишенной кислорода.

Сахарофосфат соединяется с азотистым основанием посредством β -гликозидной связи. Основание прикрепляется к I положению дезоксирибозы. Структура, образованная соединением азотистого основания и сахара, носит название нуклеозида. Таким образом, химическими группами, которые образуют ДНК, являются пуриновые и пиримидиновые

азотистые основания (аденин, гуанин, тимин и цитозин), сахар (2-дезокси-Д-рибоза) и фосфорная кислота.

РНК характеризуется такой же структурой, как и ДНК. Однако в отличие от ДНК в РНК сахаром является рибоза с кислородом, представляющая собой сахар с пятью атомами углерода, к одному из которых прикреплена 2'-гидроксильная группа (-ОН). Кроме того, в РНК тимин не имеет метильной группы и является урацилом, т. е. в РНК тимин заменен на урацил, также являющийся пиримидино-вым основанием (форм. 5, 6).

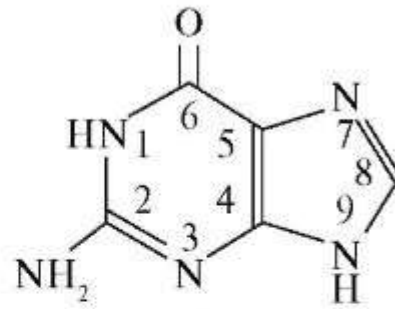
Нуклеиновые кислоты называют кислотами по той причине, что их фосфатные группы освобождают в растворах ионы водорода.



Пури́н



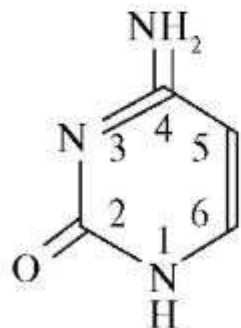
Аде́нин
135,1 г/мол



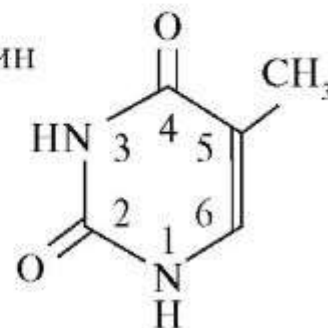
Гуа́нин
151,1 г/мол



Пиримидин



Цитозин
111,1 г/мол



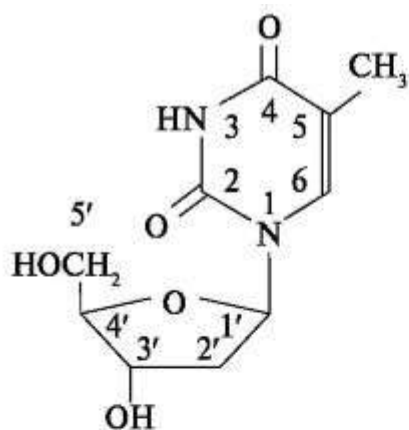
Тимин
126,1 г/мол

Формула 4

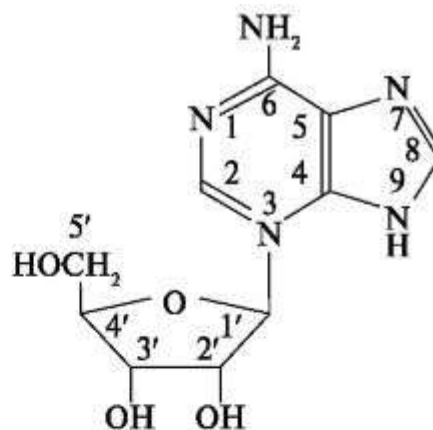
Для состава ДНК характерны закономерности, известные в качестве правил А. Чаргаффа, а именно:

1) сумма нуклеотидов, содержащих пуриновые азотистые основания, равна сумме нуклеотидов, содержащих пиримидиновые азотистые основания ($A + Г = Т + Ц$, или $A + Г/Т + Ц = 1$);

2) содержание аденина равно содержанию тимина, а гуанина - содержанию цитозина ($A = Т$, или $A/Т = 1$ и $Г = Ц$, или $Г/Ц = 1$);

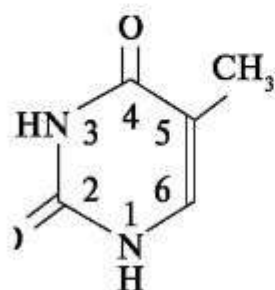


2'- Дезокситимидин
(предшественник ДНК)

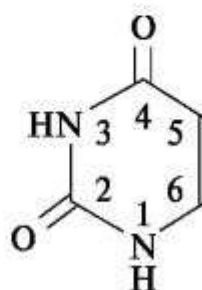


Аденозин
(предшественник РНК)

Формула 5



Тимин
(ДНК)



Урацил
(РНК)

Формула 6

3) содержание $\Gamma + T = A + Ц$, или $\Gamma + T/A + Ц = 1$;

4) ДНК из разных источников может иметь различия, обусловленные в одних случаях преобладанием аденина над гуанином и тимина над цитозином ($A + T > \Gamma + Ц$), в других - преобладанием гуанина и цитозина над аденином и тиминном ($\Gamma + Ц > A + T$).

Данные о нуклеотидном составе оснований ДНК разных организмов приводятся в табл. 7.

Для ДНК характерна структура трех видов - первичная, вторичная и третичная.

Таблица 7. Нуклеотидный состав оснований ДНК

Организмы	Среднее значение содержания ГЦ, %
Вирусы	28-74
Бактерии	26-74
Водоросли	36-68
Грибы	36-54
Высшие растения	36-48

Простейшие	22-62
Беспозвоночные	34-44
Позвоночные	40-44

Первичная структура ДНК заключается в том, что ДНК состоит из нуклеотидных цепей, у которых скелетную основу составляют чередующиеся сахарные и фосфатные группы, объединенные ковалентными 3¹-, 5¹-фосфодиэфирными скелетными связями, а боковые группы представлены тем или иным основанием (одним из четырех) и присоединяются одна к другой молекулой сахара. Последовательно располагающиеся нуклеотиды ковалентно связаны фосфодиэфирными связями между сахарным остатком и фосфатом и в результате этого объединены в полинуклеотидную цепь. Таким образом, первичная структура ДНК (как и РНК) определяется последовательностью нуклеотидов и характером их связей между сахарным остатком и фосфатом (рис. 33, 34).

Представления о вторичной структуре ДНК (рис. 35, 36) были сформулированы Д. Уотсоном и Ф. Криком еще в 1953 г. На основе данных об X-дифракции молекул ДНК, структуре оснований и правил А. Чаргаффа эти представления сводятся к следующему.

1. Молекула ДНК построена из двух скрученных направо спиралевидных полинуклеотидных цепей, причем каждый виток спирали соответствует 10 азотистым основаниям или расстоянию в 3,4 нм. Молекулы ДНК, цепи которых скручены направо, первоначально называли В-формой.

2. Обе цепи объединены в результате закручивания одной цепи вокруг другой по общей оси. Из-за противоположной последовательности атомов в каждой цепи обе цепи инвертированы относительно одна другой, т. е. направление вдоль дуплекса есть 3' → 5' для одной цепи и 5' → 3' для другой.

3. Сахарофосфатные группы располагаются на внешней стороне двойной спирали, тогда как основания находятся внутри спирали под прямым углом и вдоль ее оси. Диаметр молекулы составляет 2 нм, расстояния между отдаленными азотистыми основаниями в молекуле равны 0,34 нм. Таким образом, ДНК представляет собой скрученную в правостороннем направлении двойную спираль, в которой пары азотистых оснований А-Т и Г-Ц в комплементарных полинуклеотидных цепях подобны перекладинам лестницы, а сахарофосфатные цепи являются каркасом этой лестницы.

4. Цепи в молекуле не идентичны, но комплементарны и удерживаются слабыми водородными связями между азотистыми основаниями, причем спаривание азотистых оснований для связывания цепей имеет специфический характер. Водородные связи устанавливаются не просто между азотистыми основаниями цепей, а специфически между пуриновым азотистым основанием одной цепи и пиримидиновым азотистым основанием другой. В результате этого аденин одной из цепей связывается с тимином другой цепи двумя водородными связями, тогда как гуанин одной из цепей связывается с цитозином, находящимся в другой цепи, посредством трех водородных связей.

ДНК

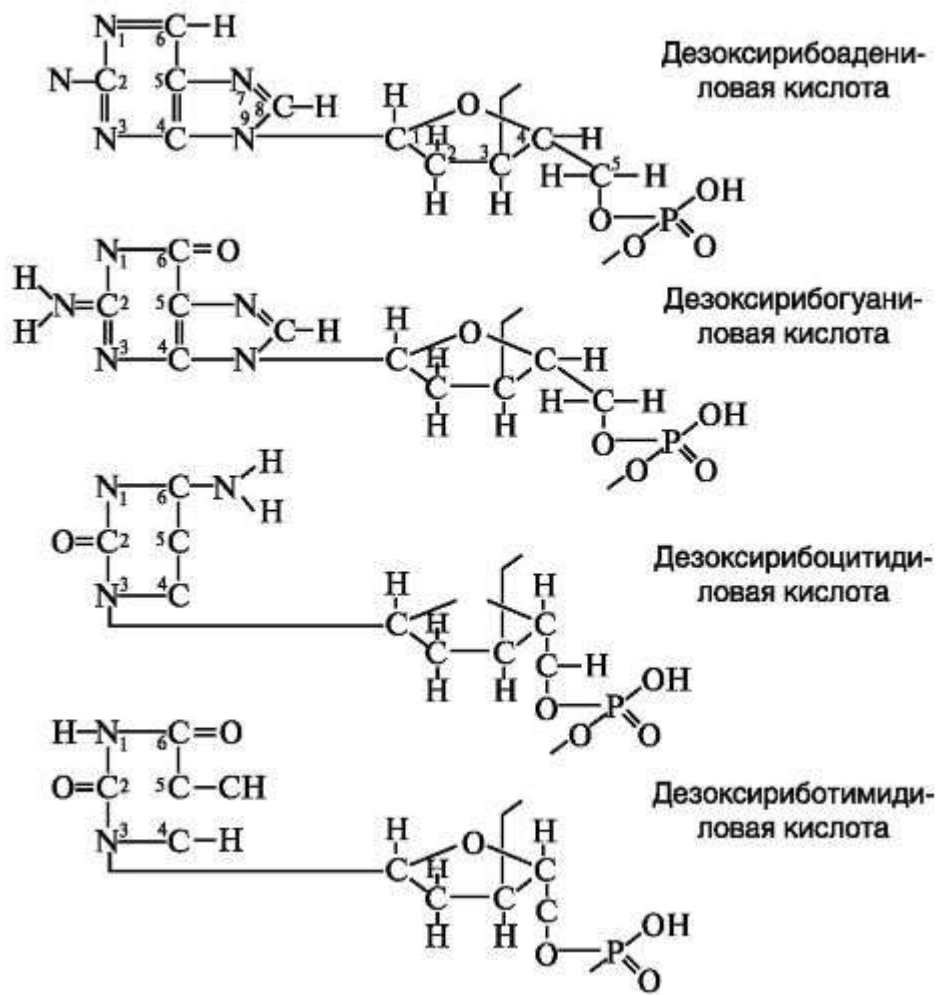


Рис. 33. Структурная формула ДНК

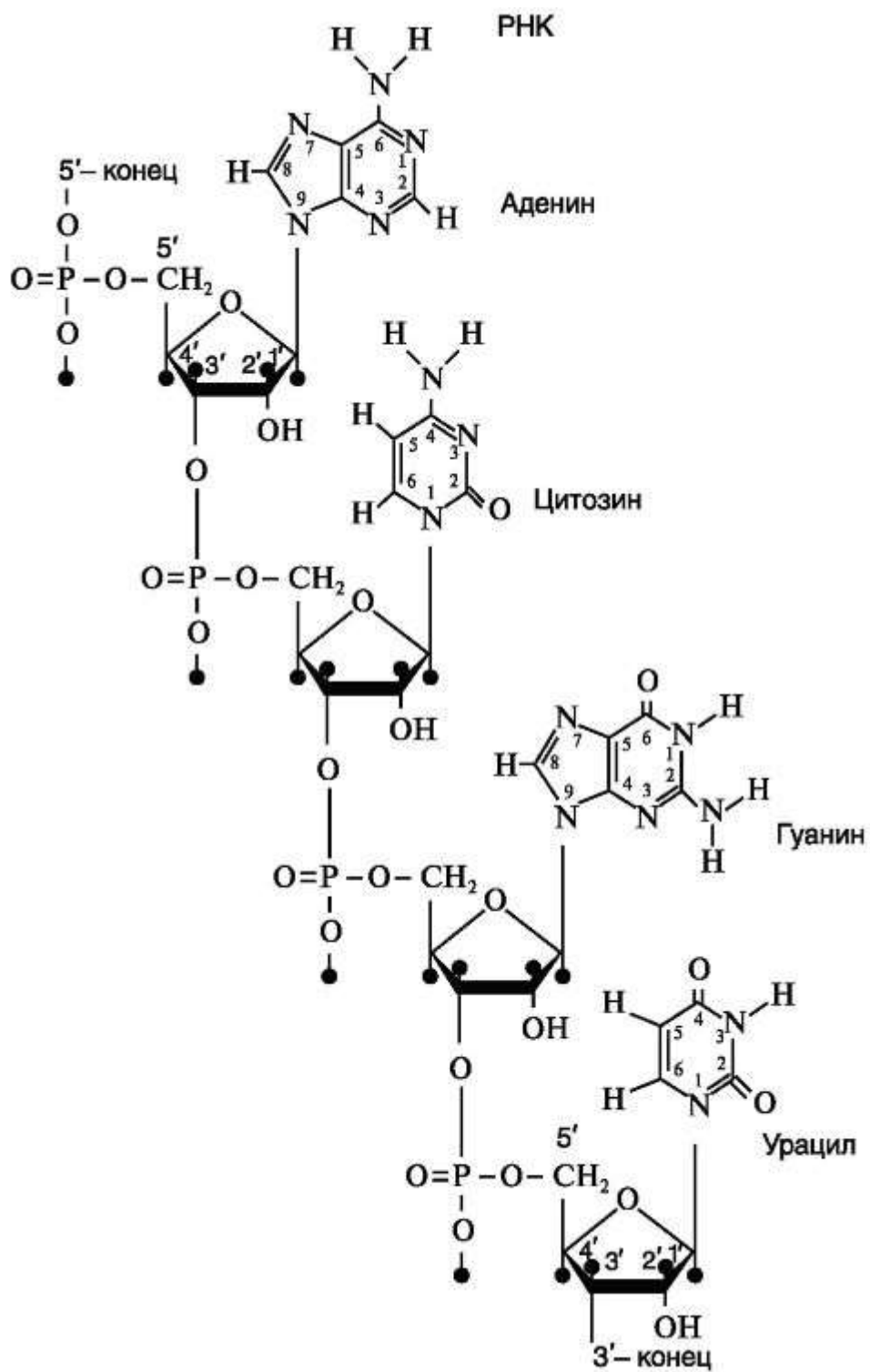


Рис. 34. Структурная формула РНК

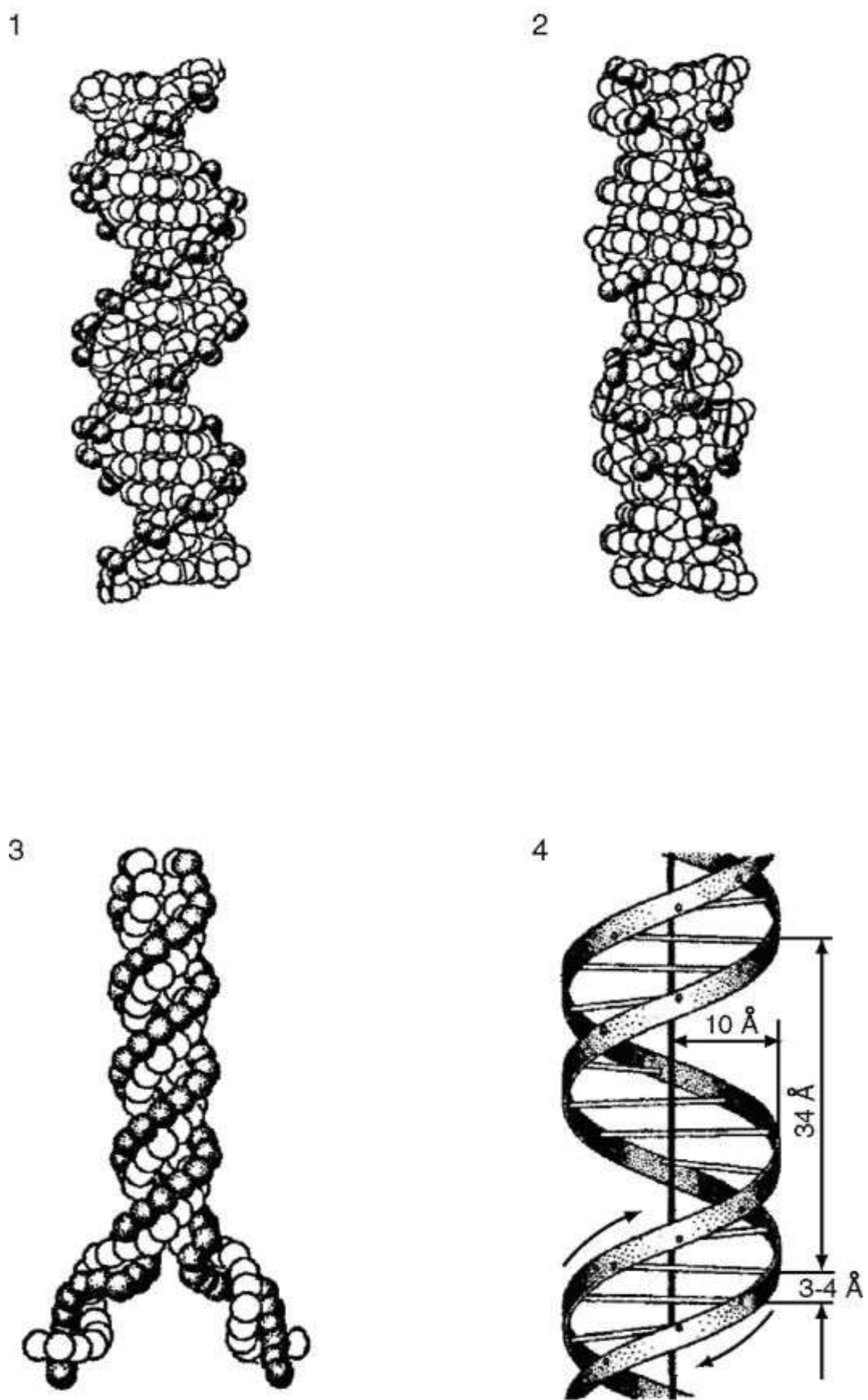


Рис. 35. Вторичная структура ДНК: 1 - B-форма; 2 - A-форма; 3 - Z-форма; 4 - размеры молекул

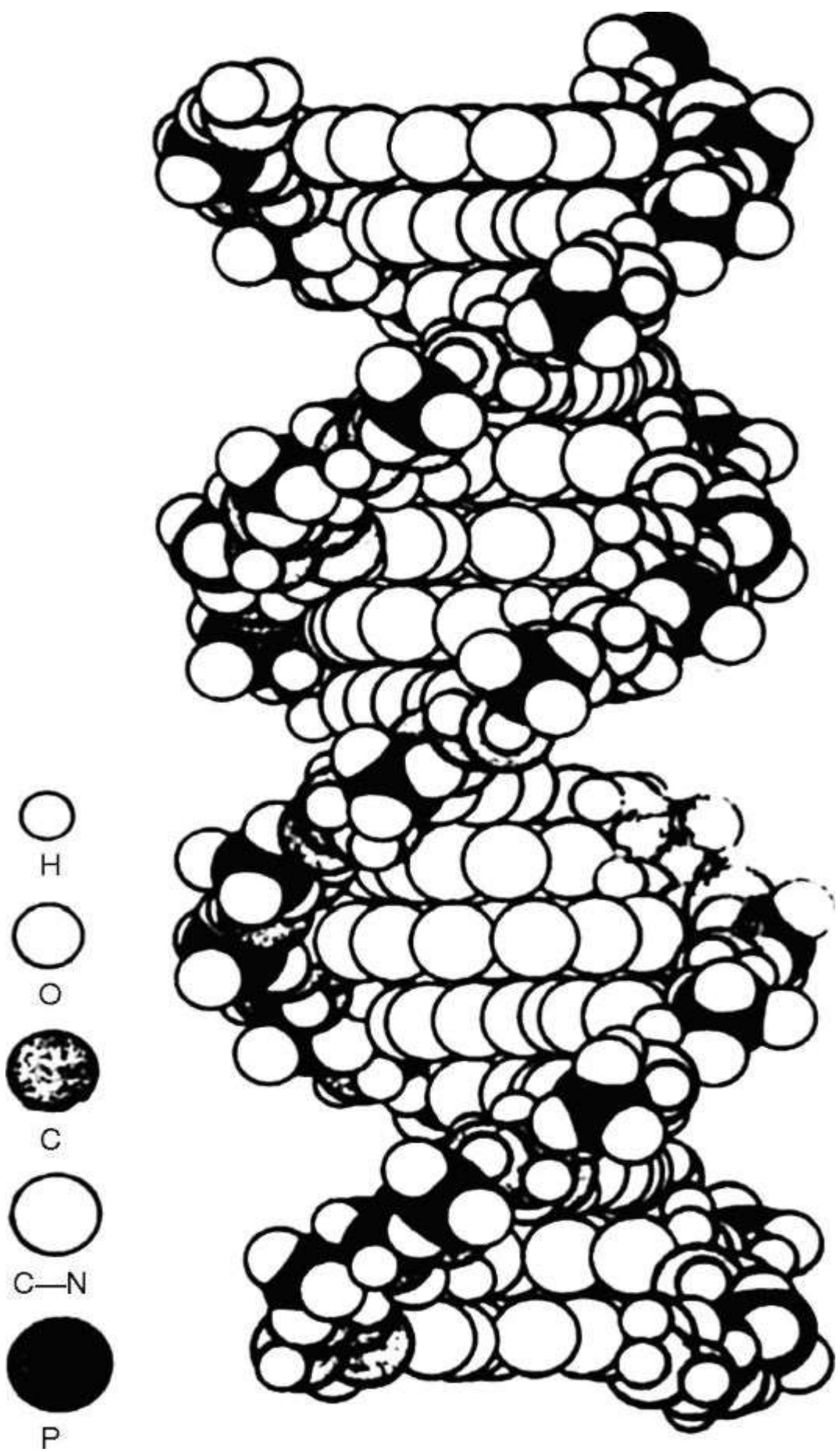


Рис. 36. Пространственная атомная модель ДНК

Двойная спираль имеет упорядоченный характер, поскольку каждая связь основание-сахар имеет одинаковое расстояние от оси спирали и перевернута на 36°. Как видно, вторичная структура отражает собой форму нуклеиновой кислоты.

Исследования рентгеновской дифракции молекул ДНК показали, что количество оснований в витках закрученной направо спирали может составлять не только 10, как у В-формы, но и 11, а то и 9,3 основания. Эти формы спиралей получили название А- и С-форм. Установлено также, что в молекулах ДНК встречаются районы, цепи в которых закручены налево. Эти районы получили название Z-форм. Различия между А-, В-, С- и Z-формами приведены в табл. 8, однако степень регулярности и конформации Z-формы еще не выяснена.

Таблица 8. Свойства разных конформационных форм ДНК

Свойство	Форма спиралей			
	А	В	С	Z
Направление скрученности	Вправо	Вправо	Вправо	Влево
Диаметр молекулы, А	23	19	19	18
Количество оснований в витке	11	10	9,3	12

Степень суперскручивания ДНК зависит от ферментов, в частности от динамического баланса между взаимоантагонистическими ферментами ДНК-гиразой, которая ответственна за суперскручивание, и ДНК-топоизомеразой I, которая устраняет суперскручивание.

Третичная структура ДНК связана с трехмерной пространственной конфигурацией молекул и зависит от внутримолекулярных условий. Однако эта структура достаточно еще не изучена.

Размеры молекул ДНК обычно устанавливают определением молекулярной массы в дальтонах и длины в количестве пар оснований. Молекулярная масса пары А-Т составляет 617 дальтон, пары Г-Ц - 618 дальтон. Молекулярная масса 1000 пар азотистых оснований (1 килобаса) составляет 617 500 дальтон, или $6,175 \cdot 10^5 / 6,02 \cdot 10^{20} \text{ г} = 1,026 \cdot 10^{-16} \text{ г} = 1,026 \cdot 10^{-6} \text{ пикограммов (пг)}$, $1 \text{ пг ДНК} = 9,75 \cdot 10^5 \text{ килобасов} = 0,975 \cdot 10^6 \text{ килобасов}$.

Препараты ДНК, выделяемой из клеток с помощью обычных методов, имеют молекулярную массу порядка $1,0 \cdot 10^7$. Длина витка по оси ДНК В-формы равна 3,4 нм. Расстояние между парами оснований в ДНК В-формы *E. coli* составляет 0,34 нм.

Для характеристики строения ДНК используют также такие физические константы, как плотность ее при центрифугировании в градиенте тяжелых металлов и температура плавления. Первая константа отражает полидисперсность препаратов ДНК, тогда как вторая - их гетерогенность. Нагревание ДНК в растворах разрывает водородные связи между основаниями в парах и разрушает вторичную структуру ДНК, т. е. вызывает плавление ДНК. В 0,1 М раствора NaCl плавление наступает при 95 °С.

Плавление ДНК есть ее денатурация. Однако замечательное свойство денатурированной ДНК заключается в том, что она способна к ренатурации *in vitro*, т. е. может восстанавливать двухцепочечную структуру, причем ренатурация является очень точной. Две цепи денатурированной ДНК могут ренатурировать в природную двухцепочечную спиральную форму, если их последовательности комплементарны или, другими словами, если последовательности цепей позволяют формирование пар оснований, соединенных водородными связями. Ренатурацию можно оценить и в качестве гибридизации

ДНК.

Между тем способность самокомплементарных последовательностей к гибридизации и формированию двухцепочечной спирали присуща не только ДНК, но и РНК. В результате этого *in vitro* можно конструировать двухцепочечные гибридные структуры РНК-РНК или РНК-ДНК. Способность нуклеиновых кислот к ренатурации имеет значение в изучении специфики отдельных последовательностей, а также в таксономии.

В зависимости от локализации ДНК в клетке различают ядерные (хромосомные) и экстраядерные (экстрахромосомные) детерминанты наследственности. Кроме того, известны транспозируемые генетические элементы (инсерционные последовательности, транспозоны и др.).

5.5 ЯДЕРНЫЕ (ХРОМОСОМНЫЕ) ДЕТЕРМИНАНТЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

С учетом эволюционного уровня организмов существует несколько форм организации ядерных генетических детерминантов.

Вирусный геном. Наиболее простой формой ядерной организации генома вообще является вирусный геном, который, как уже отмечено, очень условно часто называют вирусной хромосомой.

Геном самых малых РНК-овых вирусов представлен последовательностями, состоящими из нескольких тысяч нуклеотидов, что соответствует нескольким генам. Например, полная нуклеотидная последовательность РНК-содержащего бактериального вируса MS2 составляет 3569 нуклеотидов (3 гена). Наименьшие по размерам ДНК-содержащие вирусы состоят из большого количества пар нуклеотидов. Например, полная нуклеотидная последовательность фага ФХ174 составляет 5375 пар нуклеотидов (8 генов). Геном более крупных ДНК-овых вирусов, например фага Т2 и оспенного вируса, состоит из около 150 генов. Геном цитомегаловируса составляет 229 000 азотистых оснований.

Геном прокариот. У микоплазм, являющихся примером, возможно, самых мелких прокариот, геном составляет всего лишь несколько сот тысяч пар оснований. Например, у *Mycoplasma genitalium* геном составляет 580 000 пар оснований, или 470 кодирующих генетических районов. Однако лишь 1 генетический район участвует в кодировании белков, тогда как в контроле адгезии (прилипания) к соматическим клеткам поражаемого организма участвует 5% генома. Возможно, это связано с тем, что *M. genitalium* существует в ассоциации с соматическими клетками человека.

ДНК в клетках *E. coli* представлена одиночной двухцепочечной кольцевой молекулой, молекулярная масса около $2 \cdot 10^9$, что составляет примерно $30 \cdot 10^6$ пар азотистых оснований. Она выполняет роль функционально активной хромосомы, получившей название нуклеотида. Последний является гаплоидной структурой. Поскольку расстояние между парами азотистых оснований в ДНК *E. coli* около 0,34 нм, то контурная длина молекулы ДНК бактерий этого вида составляет около 0,1 см, что превышает длину содержащей ее клетки примерно в 600 раз, а диаметр - 2 нм (диаметр одиночной клетки *E. coli* равен около 0,5-0,8 мкм). Поэтому считают, что хромосома (ДНК) внутри бактерий этого вида существует в виде «свернутого генома», занимающего 1/5 объема клетки, т. е. в свернутой (скрученной) форме в виде около 50 петель, каждая из которых находится в сверхскрученной форме. Поскольку «свернутый геном» можно дестабилизировать обработкой РНКазой, то считают, что в его состав входит также и РНК. Кроме того, в его составе обнаружены низкомолекулярные белки, роль которых еще не выяснена.

Хромосома *E. coli* содержит около 3000-4000 генов, которые организованы на основе принципа коллинеарности, означающего, что существует линейное соответствие первичной структуры гена структуре полипептидной цепи, т. е. непрерывность последовательности нуклеотидов сопровождается непрерывностью последовательности аминокислот в полипептидах.

Геном *Haemophilus influenzae* составляет $1,8 \cdot 10^6$ пар оснований, которые организованы в 1743 кодирующих района.

Молекулы ДНК прокариотов содержат последовательности азотистых оснований, которые все являются кодирующими. В геноме прокариотов каждый ген размером в несколько тысяч пар оснований повторяется лишь один раз. Исключение составляют гены для рибосомной РНК. Если прокариотическая хромосома разрывается на несколько сегментов, то каждый из них будет содержать различные последовательности.

Геном эукариотов. Геном эукариотов по своим размерам больше генома *E. coli* лишь в 2-10 раз, однако ДНК в нем значительно больше. Установлено, что помимо «работающей» ДНК, т. е. помимо экзонов и интронов, в хромосомах клеток эукариот, в частности в гетерохроматиновых районах хромосом, содержится много ДНК, которая является излишней, так как не транскрибируется. Такую ДНК называют сателлитной или «эгоистической» (от англ. *selfish* - эгоистичный). Количество некодирующей ДНК у разных организмов различное. Например, у дрожжей оно составляет 30% общего количества ДНК, у насекомых - 67%, цветковых растений (арабидопсис) - 69%, нематод - 75%, у человека - 73-91%. Примечательной особенностью некодирующей ДНК является то, что определенные последовательности оснований в ней неоднократно повторяются. Такие последовательности называют повторяющимися или повторами. Напротив, последовательности ДНК, которые не повторяются, т. е. существуют в одиночных копиях, называют уникальными. Их фракция составляет обычно 40-80%.

Длина повторов составляет обычно от нескольких до десятков или сот пар оснований, причем у эукариотов повторы, как правило, локализованы в гетерохроматиновых районах хромосом и их содержание может быть как простым, например 5' -АТАТАТ-3' в одной цепи и 3' -ТАТАТА-5' в другой, так и более сложным, например 5'-ГАААААТГА-3' в одной цепи и 3'-ЦГТТТТАЦТ-5' в другой.

Среди повторяющихся некодирующих последовательностей ДНК различают микросателлитные, мини-сателлитные и сателлитные последовательности.

Микросателлитные (простые) повторяющиеся последовательности представляют собой короткие повторы (2-5 пар оснований). Они найдены в геномах насекомых, позвоночных и растений. В геноме человека такие последовательности встречаются в эухроматиновых районах в количестве примерно 100 копий на геном.

Мини-сателлитные повторяющиеся последовательности представлены повторами, состоящими примерно из 15 пар азотистых оснований. Эти повторы обнаружены в геномах многих позвоночных и растений, включая микроскопические грибы.

Сателлитные повторяющиеся последовательности состоят из 5-10 пар азотистых оснований, а иногда даже из 100 пар. Эти последовательности обнаружены в гетерохроматиновых районах хромосом человека ближе к центромерам или в Y-хромосоме.

Биологическое значение «эгоистической» ДНК остается неясным, так как точно не выявлены необходимость в этих сегментах ДНК и причины, поддерживающие их в составе кодирующей ДНК.

Биологическое значение повторов в «эгоистической» ДНК тоже не выяснено. Однако предполагают, что они вовлечены в регуляцию экспрессии и рекомбинацию генов,

а также в «защиту» некоторых структурных генов, в частности генов, детерминирующих синтез гистонов, рРНК или рибосомных белков.

Для ДНК эукариотических клеток характерно и наличие палиндромов, т. е. обращенных повторов. Они встречаются в огромном количестве копий (возможно, в тысячах копий), причем их длина различна. Функции длинных палиндромов неизвестны. Что касается коротких палиндромов, то они служат сайтами узнавания ферментами (рестриктазами).

Повторяющиеся последовательности реплицируются в геномах благодаря совместной репликации с хромосомами. Реплицируются и хромосомы, и повторяющиеся последовательности. Большинство структурных генов представлено однокопийными последовательностями ДНК, т. е. существуют в одной копии. Некоторые гены присутствуют в 1-3 копиях, но известны гены, которые представлены множественными копиями.

Поскольку у эукариот ДНК содержится в каждой хромосоме, а каждая хромосома представлена в двух (диплоидных) или более (полиплоидных) копиях, то количество ДНК в хромосомах зависит от их пloidности. Например, гаплоидный набор хромосом половых клеток человека содержит ДНК длиной 1000 мм, причем 1 м этой ДНК разделяется между 23 хромосомами, для которых характерны разные размеры и формы. Следовательно, в каждой хромосоме содержится ДНК длиной от 15 до 85 мм ДНК. Напротив, диплоидный набор хромосом содержит ДНК длиной около 2000 мм. Исходя из того что организм человека состоит из около 10^{15} клеток, можно заключить, что протяженность всей ДНК человека составляет $2 \cdot 10^{10}$ км (расстояние от Земли до Солнца равно $1,44 \cdot 10^8$ км).

Гетерогенность длины нуклеосомной ДНК определяется вариабельностью в длине ДНК, сцепливающей одну нуклеосому с другой. Какова роль негистоновых белков, обычно обнаруживаемых в хроматине, - это вопрос, который подлежит выяснению.

В случае прокариотов между генами последовательности азотистых оснований ДНК и полипептидной цепью существует коллинеарность. Однако у эукариотов гены вдоль хромосом располагаются не непрерывно, поскольку они разделены другими последовательностями ДНК. Поэтому коллинеарности в случае эукариотов не существует. Кроме того, в геноме эукариотов различают два типа последовательностей - транскрибируемые и транслируемые последовательности, которые определяют первичную структуру белков и называются эксонами, и транскрибируемые, но не транслируемые («молчащие») последовательности, называемые интронами. Следовательно, гены содержат как эксоны, так и интроны (см. гл. VII). Можно сказать, что для генов эукариотов характерна мозаичность, которая имеет место практически на протяжении всего генома.

5.6 ЭКСТРАЯДЕРНЫЕ (ЭКСТРАХРОМОСОМНЫЕ) ДЕТЕРМИНАНТЫ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Длительное время считали, что ДНК содержится только в ядрах клеток, и вся наследственность понималась в качестве ядерной. Между тем с развитием молекулярно-генетических методов исследований стали обнаруживать ДНК, находящуюся за пределами ядра как у прокариотов, так и в клетках эукариотов. Эта ДНК получила название экстраядерной (экстрахромосомной) ДНК, а контролируемая такой ДНК наследственность - экстраядерной, или экстрахромосомной.

Перечень форм экстраядерных (экстрахромосомных) ДНК прокариотов и эукариотов приведен ниже.

1. ДНК плазмид: бактерии, низшие грибы и другие организмы.

2. ДНК органелл: митохондрии, хлоропласты, кинетопласты.
3. ДНК амплифицированных генов: гены, контролирующие синтез отдельных белков.
4. Малые полидисперсные кольцевые и линейные ДНК: экстрахромосомные копии повторяющихся (часто транспозируемых) последовательностей ДНК.

Плазмиды. Плазмиды встречаются в цитоплазме как прокариотов, так и эукариотов, причем у бактерий они являются обычными обитателями. В частности, они идентифицированы почти у всех видов бактерий, имеющих медицинское (являющихся возбудителями болезней) или сельскохозяйственное и промышленное значение.

Плазмиды бактерий - это генетические структуры, находящиеся в цитоплазме и представляющие собой молекулы ДНК размером от 2250 до 400 000 пар азотистых оснований. Они существуют обособленно от хромосом в количестве от одной до нескольких десятков копий на одну бактериальную клетку. Различают три типа бактериальных плазмид: факторы генетического переноса, коинтегративные и неконъюгативные плазмиды.

Факторы переноса обладают лишь генами репликации и переноса. Благодаря генам репликации такие плазмиды способны к бесконечно долгому поддержанию и воспроизводству в автономном (экстрахромосомном) состоянии, а благодаря генам переноса - к передаче от одних клеток к другим, часто преодолевая в скрещиваниях видовые и родовые барьеры. Бактерии, содержащие плазмиды этого типа, служат генетическими донорами. Они способны вступать в скрещивание с клетками, не содержащими плазмиды.

Коинтегративные плазмиды представляют собой фактор генетического переноса, сцепленный с генами, контролирующими синтез тех или иных белков, имеющих значение для бактерий. Например, плазмиды *R* контролируют синтез ферментов, придающих бактериям устойчивость к антибиотикам, сульфаниламидам и другим лекарственным веществам, плазмиды *Ent* - синтез энтеротоксинов, *Col* - колицинов, *Hly* - гемолизина. Известны также плазмиды, контролирующие разрушение многих органических соединений и другие свойства. Благодаря фактору переноса эти плазмиды конъюгативны.

Неконъюгативные плазмиды - это плазмиды, которые не передаются от одних клеток к другим, так как они не обладают фактором переноса. Они тоже детерминируют лекарственную устойчивость и другие свойства бактерий. Передача неконъюгативных плазмид от одних бактерий к другим обеспечивается содержащимися в клетках факторами переноса или коинтегративными плазмидами, которые мобилизуют их на перенос.

Среди эукариотов плазмиды идентифицированы у низших грибов. Одна из таких плазмид у дрожжей *S. cerevisiae* представляет собой кольцевые молекулы ДНК размером 6318 пар оснований, существующие в количестве 80 копий на гаплоидный геном и кодирующие белки, необходимые для собственной репликации и рекомбинации. У нейроспоры (*Neurospora*) плазмиды обнаружены в виде малых кольцевых молекул ДНК размером 4200-5200 пар оснований, встречающихся в количестве около 100 копий на гаплоидный геном, а у плесени *Aspergillus niger* - в виде кольцевых молекул ДНК размером около 13 500 пар оснований в количестве около 100 копий на клетку.

ДНК органелл. ДНК этого класса обнаружены в случае как низших, так и высших эукариотов.

Молекулы ДНК, выделяемые из митохондрий соматических клеток животных и хлоропластов клеток растений, характеризуются небольшими размерами. Например, размеры молекул ДНК (геномов) митохондрий (мтДНК) разных животных (включая плоских червей, насекомых и млекопитающих) составляют 15 700-20 000 пар азотистых

оснований, человека - 16 569 пар азотистых оснований. У простейших, например у трипаносом и парамеций, митохондриальный геном равен 22 000 и 40 000 пар оснований соответственно. Геном хлоропластов у высших растений составляет 12 000-200 000 пар оснований, у дрожжей - 78 000 пар оснований, у зеленых водорослей - 180 000 пар азотистых оснований. Во многих случаях показано, что ДНК митохондрий и хлоропластов сплошь состоит из нуклеотидных последовательностей, гомологичных последовательностям хромосомной ДНК.

Митохондриальный геном человека состоит из 13 генов, нуклеотидная последовательность которых определена и для которой характерно полное или почти полное отсутствие некодирующих участков. Эти гены кодируют собственные рибосомные рРНК (12 S и 16 S) и 22 разные транспортные РНК, а также разные полипептиды, включая субъединичные компоненты I, II, III, IV и V оксидазы цитохрома C, субъединицы б АТФазы, цитохрома В и девяти других белков, функции которых неизвестны (см. гл. VIII).

Геном хлоропластов ряда высших растений состоит из 120 генов. Они кодируют 4 рибосомных РНК, 30 рибосомных белков, часть субъединиц хлоропластной РНК-полимеразы, часть белков, содержащихся в фотосистемах I и II, белковые субъединицы АТФ-синтетазы и отдельных ферментов цепи транспорта электронов, а также белковую субъединицу рибулозобисфосфаткарбоксилазы и очень многих тРНК. Хлоропластный геном очень сходен с бактериальным геномом как по организации, так и по функциям.

В митохондриальном геноме человека, вероятно, отсутствуют интроны, но в ДНК хлоропластов некоторых высших растений, а также в ДНК митохондрий грибов интроны обнаружены.

Считают, что хлоропластные геномы высших растений остаются без изменений примерно несколько миллионов лет. Возможно, что такая древность характерна и для митохондриальных геномов млекопитающих, включая человека.

Характер передачи мтДНК по наследству у организмов различен. Например, у дрожжей в результате одинакового вклада мтДНК сливающимися гаплоидными клетками в зиготу митохондриальный геном наследуется потомством от обоих родителей. Между тем показано, что у *D. melanogaster* и мышей мтДНК передается по материнской линии. По данным посемейного распределения ДНК в больших семьях, предполагают, что мтДНК у человека также наследуется по материнской линии. У человека при оплодотворении в яйцеклетку передается только ядро сперматозоида. Следовательно, оплодотворенная яйцеклетка содержит лишь женские митохондрии (митохондриальные гены).

ДНК, обнаруживаемая в кинетопластах трипаносом, представлена малыми (2500 п. о.) и крупными (3700 п. о.) кольцевыми молекулами.

ДНК амплифицированных генов. Эта ДНК встречается в форме экстрахромосомных кольцевых молекул. Например, когда эукариотические клетки культивируют в средах с лекарственными веществами, то происходит селекция резистентных клеток с повышенным количеством копий гена, контролирующего резистентность. Клетки многих опухолей содержат также экстрахромосомные амплифицированные гены (наряду с хромосомными).

Малые полидисперсные кольцевые и линейные ДНК. Молекулы ДНК этого типа (мпкДНК) имеют размеры от нескольких сот до десятков тысяч нуклеотидных пар и встречаются как в цитозоле, так и в ядре и митохондриях клеток многих организмов-эукариотов. Эти молекулы ДНК происходят или связаны с ДНК хромосом и органелл. Многие из этих молекул ДНК способны к транспозиции.

5.7 ТРАНСПОЗИРУЕМЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ

Транспозируемые (подвижные, мигрирующие, транслоцируемые) генетические элементы - это сегменты ДНК, способные к перемещению в пределах одного генома или с одного генома на другой.

У прокариотов транспозируемые генетические элементы представлены сегментами ДНК двух типов - инсерционными последовательностями (IS) и транспозонами (Tp).

Инсерционные последовательности ДНК представляют собой последовательности, состоящие из 768-5000 пар азотистых оснований. Они обнаружены в плазмидах, фагах, бактериальных хромосомах, причем встречаются так часто, что многие исследователи считают их нормальными компонентами бактерий. Инсерционные последовательности (IS1, IS2, IS4, IS5, IS102 и др.) в большинстве своем многокопийны. Они перемещаются с высокой частотой. Их миграция происходит на основе генетической рекомбинации.

Транспозоны организованы значительно сложнее, нежели инсерционные последовательности. В упрощенном виде можно сказать, что транспозон представляет собой сегмент ДНК, середина которого представлена геном или генами устойчивости, а фланги - инсерционными последовательностями, обеспечивающими его передвижение. Размеры транспозонов - 2000-20 500 пар азотистых оснований. Для транспозонов характерны значительные инвертированные повторы.

Транспозируемые элементы клеток-прокариотов перемещаются по маршруту хромосома -- плазида -- другая плазида -- хромосома. Перемещение транспозонов обеспечивается специализированным репликативным процессом, который не связан с генерацией экстрахромосомных форм. В экспериментальных условиях любой транспозон можно включить практически в любую плазмиду.

Генетические элементы, сходные с транспозируемыми, существуют также в клетках эукариотов, где они представлены разными повторяющимися последовательностями ДНК. Одни из этих элементов транспозируются в результате повторного включения (реин-серции) в геном продукта реверсивной транскрипции (копии РНК). Такие элементы получили название ретроэлементов. Напротив, другие элементы транспозируются прямо через копии ДНК.

Наиболее известными ретроэлементами являются рет-ротранспозоны с короткими терминальными повторами, такие как ретротранспозоны I или R2 у дрозофил, *Line* у млекопитающих, *Ingi* у трипаносом. Копии этих ретротранспозонов кодируют белки, необходимые для обратной транскрипции, т. е. их транспозиция осуществляется с использованием РНК в качестве интермедиата. К этой категории ретроэлементов принадлежат также последовательности с длинными терминальными повторами, в частности последовательности *copia* и *gypsi* у дрозофил, γ -фактор дрожжей и L1-элементы у млекопитающих. У этих последовательностей повторы достигают 500 пар оснований. Наконец, ретротранспозонами многие считают также последовательности, которые, помимо инсерционной способности, обладают инфицирующими свойствами, например отдельные ретровирусы (лейкоза птиц, лейкемии млекопитающих, иммунодефицита млекопитающих).

Элементы, которые сходны по транспозиции с транспозоном Tn1, транспозируются прямо через копии ДНК, характеризуются инвертированными терминальными повторами и открытыми рамками чтения, кодирующими фермент транспозазу. К таким элементам принадлежат транспозоны *P* и *hobo* у дрозофил, *Ac*, *D3* и *Mu* у растений кукурузы, *Tc I* у нематод, *TU* у морских ежей.

В геноме человека найдена последовательность *Alu* длиной порядка 300 пар оснований и повторяющаяся в 100 000-300 000 копиях на гаплоидный набор хромосом, что составляет около 5% генома человека. *Alu*-последовательности сходны с прямыми

копиями ДНК на молекулах мРНК, ибо они содержат «отрезок» полидезоксидено-зина на их 3'-концах, а сходство Alu-последовательностей с транспозонами определяется тем, что они фланкированы прямыми повторами 7-20 пар оснований.

В геноме человека открыты тандемно расположенные повторяющиеся последовательности *Hinf*, составленные из субъединиц длиной 172 и 147 пар оснований, а также транспозоны *Mariner*, тоже представленные повторами оснований. Транспозоны *Mariner* обнаружены, кроме того, в геномах дрозофилы, отдельных членистоногих, нематод и планарий.

Биологическое значение транспозонов заключается прежде всего в том, что они являются мутагенами.

5.8 РЕПЛИКАЦИИ ДНК И ХРОМОСОМ

Все, что известно в настоящее время о репликации ДНК, выяснено в результате многолетнего экспериментального обоснования основных положений модели структуры и репликации ДНК по Д. Уотсону и Ф. Крику (1953).

Формулируя свою модель, Д. Уотсон и Ф. Крик предположили, что репликация ДНК происходит в несколько последовательных этапов, а именно: а) разрыв водородных связей между двумя поли-нуклеотидными цепями и разделение последних; б) разматывание полинуклеотидных цепей; в) синтез вдоль каждой из полинуклеотидных цепей новой цепи с комплементарной последовательностью азотистых оснований (рис. 37). Они предположили далее, что разделение и разматывание полинуклеотидных цепей начинается с одного конца молекулы, продолжается по направлению к другому ее концу и сопровождается одновременно идущим с того же конца молекулы синтезом новых полинуклеотидных цепей. Таким образом, в репликации ДНК каждая полинуклеотидная цепь действует в качестве шаблона для вновь синтезируемой полинуклеотидной цепи, причем шаблон обеспечивает выбор определенных нуклеотидных последовательностей из всех возможных последовательностей. В результате этого каждая новая молекула ДНК состоит из одной старой цепи и одной новой (дочерней), комплементарной старой. Этот способ репликации ДНК получил название полуконсервативной репликации.

Полуконсервативный характер репликации ДНК был доказан М. Месельсоном и Ф. Сталем в 1958 г. в экспериментах, выполненных на *E. coli*. Выращивая бактерии в течение первых делений в синтетической среде, содержащей в качестве источника азота ^{15}N («тяжелый» изотоп), а затем в среде с ^{14}C («легким» изотопом), они показали, что ДНК бактерий после одной генерации роста имела «гибридную» плотность ($^{15}\text{N}/^{14}\text{C}$), а после двух генераций по плотности наполовину была «гибридной», наполовину «легкой» (^{14}C), т. е. состояла из «тяжелых» и «легких» полинуклеотидных цепей.

У прокариотов репликация ДНК начинается с 0-пункта репликации, составленного примерно 300 нуклеотидами, и продолжается в двух направлениях, образуя репликационную «вилку». Скорость движения «вилки» (т. е. скорость полимеризации) составляет 500 нуклеотидов в секунду. Удвоение молекулы ДНК происходит за 40 минут. Кроме того, у прокариотов действует механизм «вращающееся колесо», по которому репликационная «вилка» двигается вокруг кольца, генерируя цепи, на которых синтезируются комплементарные цепи.

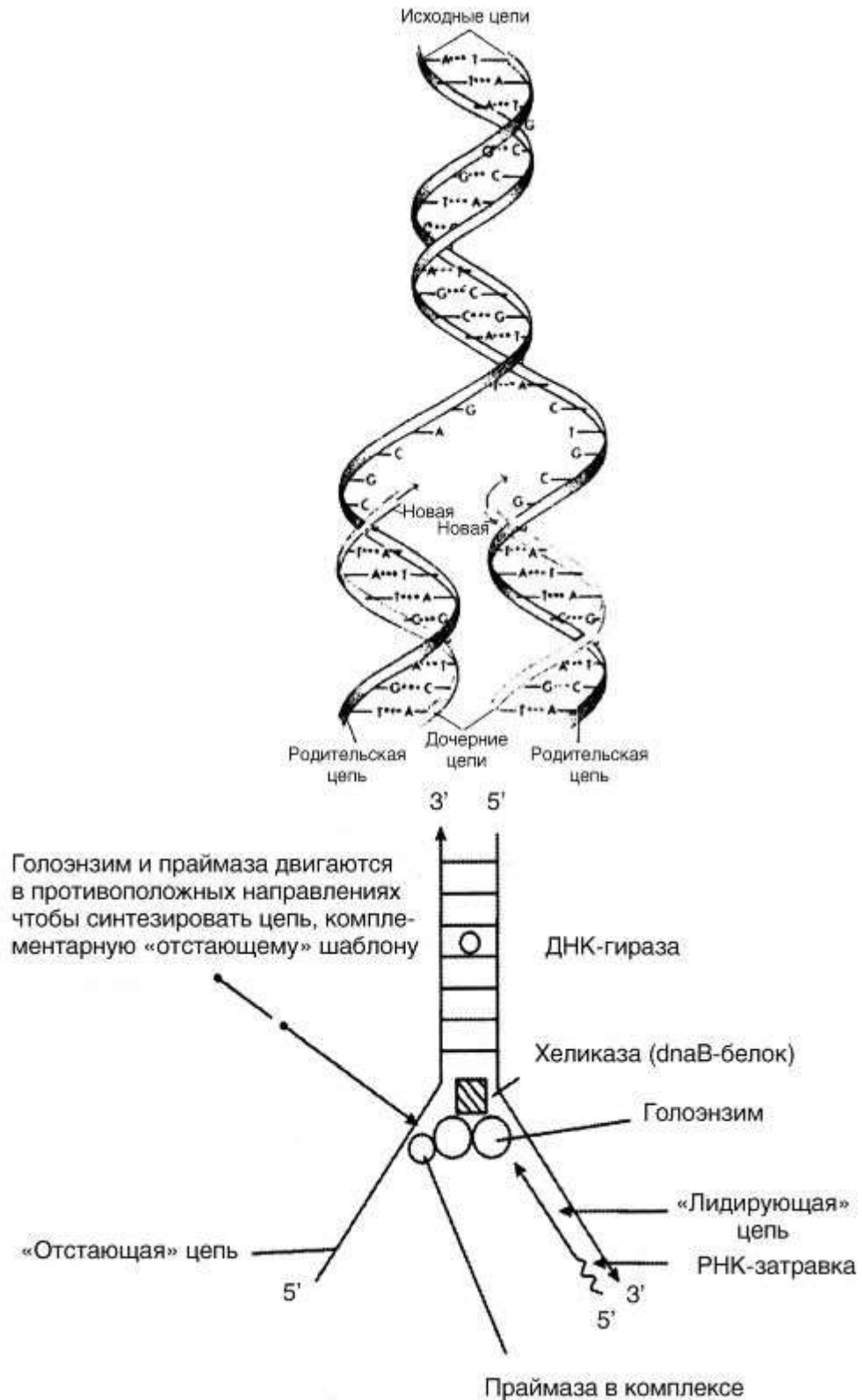


Рис. 37. Репликация ДНК по Д. Уотсону и Ф. Крику

Изучение ферментативного синтеза ДНК *in vitro*, компонентами которого являются ДНК-полимераза, дезоксирибонуклеозид 5'-три-фосфаты всех четырех азотистых оснований, ионы магния и ДНК-«затравка», показало, что присутствие всех этих компонентов в смеси сопровождается добавлением мононуклеотидов к растущему концу цепи ДНК, причем они добавляются к 3' -гидроксильному концу «затравочной» последовательности, и цепь растет в направлении от 5' - к 3' -концу. Реакция

катализируется ДНК-полимеразой III. После добавления в смесь ДНК-«затравки» синтез ДНК не прекращается даже тогда, когда количество вновь синтезированной ДНК достигает количества ДНК-«затравки». Если же один из компонентов в смеси отсутствует, частота полимеризации снижается во много раз. Отсутствие ДНК-«затравки» полностью исключает реакцию.

Установлено, что для репликации ДНК *E. coli in vitro* необходимы белки, детерминируемые генами *dna A*, *dna B*, *dna C*, *dna G* (белок *dna A*, белок хеликазы, белок *dna C*, белок праймазы соответственно, ДНК-гираза, а также белок, связывающийся с одиночными цепями ДНК и АТФ). Комплекс репликативных ферментов и белков получил название ДНК-репликационной системы (реплисома).

Изучение ферментативного синтеза ДНК *in vitro* показало также, что копируются обе цепи, но так как цепи ДНК в спирали антипараллельны, то синтез (полимеризация) одной цепи происходит в направлении от 5' к 3'-концу, тогда как другой - от 3' к 5'-концу. Синтез цепи в направлении от 5' к 3'-концу является непрерывным, тогда как синтез в направлении от 3' к 5'-концу прерывен, поскольку синтезируются короткие сегменты в направлении от 5' к 3'-концу, которые затем воссоединяются ДНК-лигазой. Короткие сегменты по 1000-2000 нуклеотидов получили название фрагментов Р. Оказаки (рис. 38). Следовательно, рост обеих цепей обеспечивается одной и той же полимеразой (голоэнзим ДНК-полимеразой III). Репликационная «вилка» асимметрична. Цепь, синтезируемая непрерывно, называют лидирующей, а цепь, синтезируемую прерывно, - запаздывающей. «Запаздывание» второй цепи связано с тем, что синтез каждого фрагмента Оказаки осуществляется только тогда, когда в результате продвижения лидирующей цепи откроется необходимый участок цепи-шаблона.

У бактерий открыты ДНК-полимеразы I, II, III. Главной является ДНК-полимераза III, которая отвечает за элонгацию цепей ДНК.

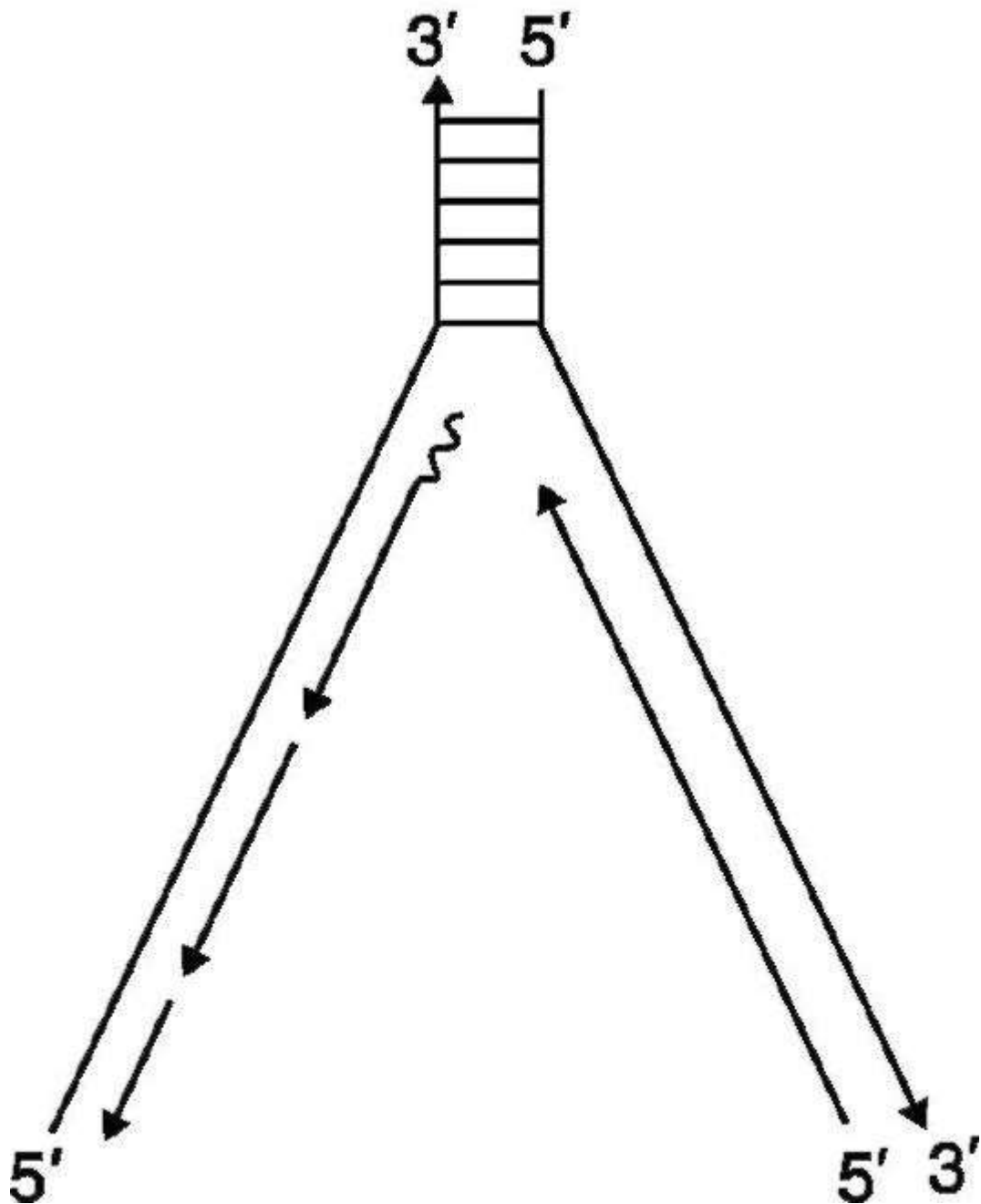


Рис. 38. Прерывистость репликации ДНК (синтез фрагментов Оказаки)

Что касается других ферментов, то ДНК-полимераза I заполняет бреши в запаздывающей цепи, тогда как функция ДНК-полимера-зы II не совсем понятна.

В случае синтезледирующей цепи у ДНК-полимеразы имеется спаренный 3' - конец, что позволяет начать полимеризацию следующей (новой) цепи. Однако для ДНК-полимеразы, синтезирующей «запаздывающую» цепь, необходима «затравка», обладающая спаренным 3'-концом (3'-гидроксильной группой). Эту затравку в виде коротких сегментов РНК синтезирует из рибонуклеозидтрифосфатов ДНК-праймаза на ДНК-шаблоне запаздывающей цепи. Данный процесс характерен тем, что предшествующий синтез коротких сегментов РНК «затравливает» каждую новую инициацию синтеза ДНК. Затем включается ДНК-полимераза, полимеризуя 5'-фосфат дезокси-рибонуклеотидного остатка с 3' -гидроксильным концом цепи РНК, что приводит к нормальному синтезу цепи ДНК. В последующем «затравочная» последовательность

РНК удаляется и брешь заполняется ДНК. Таким образом, роль «затравки» в синтезе фрагментов Оказаки выполняет РНК.

Репликация ДНК эукариотов характеризуется теми же механизмами, что и у прокариотов, хотя скорость полимеризации цепей является меньшей (около 50 нуклеотидов в секунду у млекопитающих). В репликации ДНК эукариотов принимают участие те же ферменты, что и в случае прокариотов. Размеры фрагментов Оказаки составляют 100-200 нуклеотидов.

Раскручивание двойной цепи ДНК происходит с участием трех разных белков, а именно: а) белки, дестабилизирующие спираль (SS В-белки). Они связываются с одноцепочечными ДНК, помогают ДНК-геликазам раскручивать спираль и обеспечивают протяженный одноцепочечный шаблон для полимеризации; б) ДНК-геликазы, раскручивающие ДНК. Они прямо вовлечены в катализирование раскручивания; в) ДНК-гиразы, которые катализируют формирование негативных супервитков в ДНК.

У эукариотов известно пять ДНК-полимераз (α , β , γ , δ и ϵ), из которых главную роль в репликации играют полимеразы α и δ . Начинает α -полимераза.

Синтез из ведущей (лидирующей) и «запаздывающей» цепей, поскольку только она обладает «затравочной» активностью. Дальнейшую элонгацию лидирующей цепи осуществляет δ -фермент, а «запаздывающей» цепи - ϵ - или α -ферменты. Завершает репликацию «запаздывающей» цепи γ -фермент, который является мито-хондриальным. При этом он играет роль, присущую в бактериях ферменту *poli*. Роль β -фермента неясна.

Установлен также белок (циклин), который синтезируется в S-фазе клеточного цикла и также необходим для репликации ДНК.

Спирализацию ДНК после репликации обеспечивают ферменты ДНК-топоизомеразы. Процесс репликации ДНК характеризуется исключительной точностью. Как отмечено выше, фрагменты Оказаки, продуцируемые в ДНК у эукариотов, имеют длину от 100 до 20 пар нуклеотидов. Это, возможно, связано с тем, что у эукариотов синтез ДНК более медленный (1 молекула ДНК в минуту) по сравнению с прокариотами (30 молекул в минуту).

Удвоение хромосом у эукариотов является сложным процессом, поскольку включает не только репликацию гигантских молекул ДНК, но и синтез связанных с ДНК пистонов и негистоновых хромосомных белков. Конечный этап - упаковка ДНК и гистонов в нуклеосомы. Считают, что удвоение хромосом также имеет полуконсервативный характер.

Репликационное поведение хромосом обосновывается на трех фундаментальных свойствах, а именно: непосредственно репликация, сегрегация хромосом при репликации ДНК и делении клеток, а также репликация и предохранение концов хромосом.

0-пункты репликации существуют в хромосомах (сайты инициации репликации) также организмов-эукариотов, состоящих из определенных последовательностей азотистых оснований, причем являются множественными. Эти пункты получили название автономно реплицирующихся последовательностей (ARS-элементов). Определение количества репликационных «вилок» показало, что они удалены один от другого на расстояние 30 000-300 000 пар азотистых оснований. В результате этого по каждой хромосоме двигаются много репликационных «вилок», причем одновременно и независимо одна от другой. Инициацию репликации ДНК обеспечивают белки, связанные с 0-пунктом репликации, а также белки-киназы. Последние ответственны за выход ДНК из репликации. Но как действуют эти механизмы - это вопрос, который еще не получил разрешения.

За сегрегацию хромосом в дочерние клетки ответственны центромеры.

В репликации и предохранении концов хромосом имеют значение так называемые теломеры, представляющие собой повторяющиеся последовательности ДНК длиной 5-10 азотистых оснований. Их роль заключается в обеспечении доступа ДНК-полимеразы к концам цепей ДНК. Вновь образованные хромосомы содержат как старые гистоны, так и вновь синтезированные, контроль которых у млекопитающих осуществляется 20 генными блоками, каждый из которых содержит по 5 гистоновых генов.

Однако репликация эукариотической ДНК имеет и существенное отличие от репликации прокариотической ДНК. Когда ДНК эукариот метят ^3H -тимидином, а затем экстрагируют из хромосом и изучают методом радиографии, то при этом наблюдают тандемный порядок радиоактивности. Это свидетельствует о том, что одиночные молекулы ДНК содержат множественные 0-пункты репликации. Например, в ДНК клеток млекопитающих 0-пункты встречаются через каждые 40 000-200 000 пар оснований. Экспериментальные данные указывают на то, что репликация хромосомы эукариотов происходит в двух направлениях, поскольку репликационные «вилки» двигаются в двух направлениях из центральных 0-пунктов к репликационным терминалам (пунктам остановки репликации). Сегмент хромосомы, чья репликация находится под контролем одного 0-пункта и двух тер-минусов, является единицей репликации и ее называют *репликоном*. Размеры эукариотических репликонов зависят от вида организмов, но в общем они составляют около 10-100 нм.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. В чем заключается классический генетический анализ и применим ли он для изучения наследственности всех организмов?
2. На чем основаны представления о том, что генетическим материалом являются нуклеиновые кислоты?
3. Существует ли связь между размерами генома (в количестве нуклеотидных пар) и видовой принадлежностью организмов? Приведите примеры в обоснование своей точки зрения.
4. Что вы знаете о путях увеличения генома клеток в процессе развития организмов от низших форм к высшим?
5. Определите в сантиметрах общую длину ДНК в клетках человека.
6. ДНК стабильна при pH 11, но РНК деградирует до нуклеотидов при щелочной реакции. Используя учебники по биохимии, объясните причину этого явления.
7. Если субъединицы β и β' РНК-полимеразы составляют 0,005 доли от массы общего белка в клетках *E. coli*, то сколько будет в клетке молекул РНК-полимеразы при условии, что каждая субъединица β и β' представляет цельную молекулу этого фермента?
8. Почему мочевина денатурирует РНК?
9. Состав оснований (фракция $\Gamma + \text{Ц}$) двухцепочечной молекулы ДНК отражается на показателях плавучей плотности в хлориде цезия и температуры плавления (T_n), при которой половина молекул «плавится» на отдельные цепи. Было найдено, что плавучая плотность равна $1,660 + (0,093 \times \text{фракция } \Gamma + \text{Ц})$, фракция $\Gamma + \text{Ц} = 2,44$ ($T_n - 69,3$), причем T_n определена в стандартном солевом растворе. Плавучая плотность ДНК крысы составляет 1,702, *D. melanogaster* - 1,698 и дрожжей - 1,699. Определите фракцию $\Gamma + \text{Ц}$ и температуру плавления для ДНК каждого вида.
10. Каково значение митохондриальной ДНК у человека?
11. Что представляют собой транспозируемые генетические элементы? Как их классифицируют?

12. Что представляют собой плазмиды?
13. Что представляют собой повторяющиеся последовательности ДНК и как часто они повторяются в геноме человека?
14. В чем заключается полуконсервативный способ репликации ДНК и каково биологическое значение такого способа репликации?
15. Какова роль ферментов в репликации ДНК?
16. Есть ли разница между репликацией ДНК и репликацией хромосом?
17. Что такое нуклеосома и каковы ее размеры? Какова роль белков в упаковке ДНК в хромосомы?
18. Вычислите число нуклеотидных пар в 1 мегадальтоне двух-цепочечной ДНК.
19. Как вы думаете, сколько генов имеется в одной клетке человека при условии, что длина одного гена составляет около 500 пар нуклеотидов?
20. По данным кислотного гидролиза, препарат ДНК, выделенной из клеток мертворожденного плода человека, характеризовался следующим составом, %: аденин - 25, тимин - 32, гуанин - 22, цитозин - 21. Каким образом можно объяснить этот необычный результат исследования, руководствуясь данными о структуре ДНК?
21. Какими будут длина и суммарная масса ДНК, если в ней объединить молекулы ДНК из всех клеток новорожденного ребенка, организм которого состоит из $2 \cdot 10^{12}$ клеток?
22. Что представляют собой фрагменты Оказаки и какова их роль в репликации ДНК?
23. Можете ли вы назвать экспериментальные данные, подтверждающие антипараллельную ориентацию цепей в молекуле ДНК?
24. После денатурации ДНК ренатурировали, позволив региб-ридизацию цепей до 1% их последовательностей. Затем эту ДНК подвергли обработке нуклеазой I до полного переваривания молекул, после чего ее «разогнали» путем электрофореза в агарозном геле. Каковы результаты электрофореза?
25. Каким образом можно определить генетическую локализацию ISI-последовательностей в геноме *E. coli*?
26. Почему наследование митохондриальных генов у человека идет по материнской линии?
27. Насколько связана репликация ДНК с хромосомами в клетках человека?

Глава VI. Закономерности передачи генетической информации. Генетическая организация хромосом

Современные представления о материальных основах наследственности берут начало от исследований Г. Менделя (1822-1884), историческая заслуга которого состоит в том, что он сформулировал теорию, объясняющую наследственность существованием и передачей факторов (единиц) наследственности от родителей к потомству через репродуктивные клетки. Г. Мендель обосновал значение генов как фундаментальных единиц жизни и установил законы передачи этих единиц от родителей к потомству. Заключение, сформулированное Г. Менделем, принято называть теперь законами наследственности. В последующем Т. Морган (1886-1945) представил решающие доказательства в пользу того, что гены фиксированы на хромосомах. Работы Г. Менделя, Т. Моргана и их последователей заложили основы теории гена и хромосомной теории наследственности.

Основу исследований Г. Менделя, которые проводились, когда еще не были известны хромосомы, составляют скрещивания и изучение гибридов садового гороха. Г. Мендель начал исследования, располагая 22 чистыми линиями садового гороха, которые имели хорошо выраженные альтернативные (контрастирующие) различия между собой по семи парам признаков, а именно: форма семян (круглые - шероховатые), окраска семядолей (желтые - зеленые), окраска кожуры семян (серая - белая), форма бобов (выполненные - морщинистые), окраска незрелых бобов (зеленые - желтые), расположение цветков (пазушные - верхушечные), высота растения (высокие - карликовые).

В отличие от своих предшественников, пытавшихся изучать поведение в скрещиваниях сразу нескольких признаков, Г. Мендель в скрещиваниях растений одной линии с растениями другой линии изучал поведение признаков отдельно. Когда было изучено поведение одной пары контрастирующих признаков, в дальнейших скрещиваниях наблюдению подвергалась следующая пара признаков и т. д. Закончив эту работу, Г. Мендель приступил к изучению поведения в скрещиваниях одновременно двух пар контрастирующих признаков, например формы семян и окраски семядолей (дигибридные скрещивания), а затем трех пар признаков - формы семян, окраски семядолей и окраски кожуры семян (тригибридные скрещивания).

Учитывая строение цветков садового гороха, Г. Мендель при скрещивании растений исходных родительских линий исключал самоопыление и допускал его лишь при скрещивании гибридов первого и второго поколений. Наконец, в поисках объяснений своих результатов Г. Мендель использовал математику. Анализируя полученные данные, он сформулировал рабочие гипотезы, проверяя их правильность в последующих экспериментах. В целом работа Г. Менделя является классическим образцом методологии экспериментальной науки.

6.1 ДОМИНАНТНОСТЬ И РЕЦЕССИВНОСТЬ

Г. Мендель скрещивал чистолинейные растения путем нанесения на пестик цветка растения одной линии пыльцы, взятой из цветка растения другой линии, и наоборот. Когда в скрещивания были вовлечены растения двух линий, различающиеся по такой паре контрастирующих признаков, как круглая и шероховатая (угловатая) форма семян, т. е. одно скрещиваемое растение давало круглые семена, а другое - шероховатые (рис. 39), а затем от них были получены гибриды первого поколения (F_1), то оказалось, что все эти гибриды единообразны, так как они похожи на растения одной из родительских линий (давали семена круглой формы). Замечательным оказалось также и то, что все эти

гибриды давали семена круглой формы независимо от принадлежности пыльцы цветка растений одной или другой родительской линии.

Проверив в других скрещиваниях поведение остальных шести контрастирующих признаков, Г. Мендель наблюдал, что во всех случаях гибриды F_1 также единообразны, ибо они были похожи на растения одной из двух скрещиваемых (родительских) чистых линий садового гороха в любом из соответствующих сочетаний. Таким образом, Г. Мендель обнаружил, что гибриды, полученные после скрещивания растений двух линий, различающихся по паре контрастирующих признаков, проявляют лишь один признак из этой пары. Признаки, которые проявились у гибридов первого поколения, Г. Мендель назвал доминантными. В результате всех скрещиваний доминантными признаками оказались круглая форма семян, желтая окраска семядолей, серый цвет кожуры семян, выполненность бобов, зеленая окраска незрелых бобов, наружное расположение цветков и высокий рост растений.

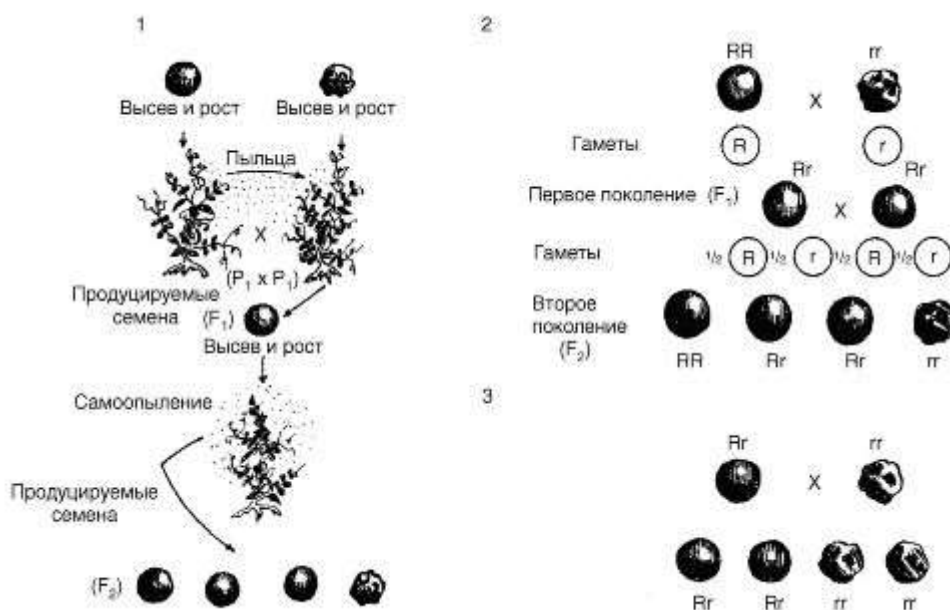


Рис. 39. Моногибридные скрещивания: 1 - моногибридное скрещивание; 2 - объяснение результатов; 3 - обратное скрещивание

Продолжая эксперименты, Г. Мендель допустил самоопыление гибридов первого поколения, в результате которого цветки этих гибридов опылялись своей же пыльцой. В противоположность единообразию гибридов F_1 , гибриды второго поколения (F_2) характеризовались тем, что среди них встречались как особи, у которых проявлялся доминантный признак, служащий признаком одного из родителей, так и особи, у которых проявлялся признак другого родителя, т. е. тот признак, который находился в скрытом состоянии у гибридов F_1 . Следовательно, применительно к любой паре контрастирующих признаков, по которым различались растения скрещиваемых линий, отсутствие одного из контрастирующих признаков у гибридов F_1 не означало, что этот признак исчезал навсегда. Будучи лишь подавленным или скрытым у гибридов F_1 , этот контрастирующий признак проявлялся затем у гибридов F_2 . Признаки, подавляемые в гибридах, Г. Мендель назвал рецессивными. В числе рецессивных признаков садового гороха оказались шероховатая форма семян, зеленая окраска семядолей, белый цвет кожуры семян, морщинистая форма семян, желтая окраска незрелых бобов, верхушечное расположение цветков и карликовый рост растений.

Полное доминирование, обнаруженное Г. Менделем, в последующем было показано многими исследователями у гибридов животных (млекопитающие, рыбы и др.) (рис. 40) и растений. В то же время было отмечено отсутствие доминантности отдельных

признаков как у животных, так и у растений. Например, скрещивание красных шортгорнов с белыми сопровождается тем, что гибриды первого поколения имеют промежуточную масть (чалую). Расщепление гибридов во втором поколении дает красных, белых и чалых шортгорнов (рис. 41). Наконец, у многих живых существ отдельные признаки наследуются по частично доминантному типу, что бывает тогда, когда одни признаки частично доминируют над другими. Как видно, доминантность того или иного признака может быть выражена в различной степени и может отсутствовать полностью. Однако важно подчеркнуть, что во всех выполненных к настоящему времени скрещиваниях, независимо от доминантности какого-либо признака, все гибриды первого поколения по этому признаку являются единообразными.

СКРЕЩИВАНИЯ	ФЕНОТИПЫ ПОТОМСТВА	ГЕНОТИПЫ РОДИТЕЛЕЙ
 Нормальный x Нормальный	Все нормальные 3 нормальные : 1 шиншилла 3 нормальные : 1 гималайский 3 нормальные : 1 белый	$C_1C_1 \times C_1C_1$ $C_1C_2 \times C_3C_2$ $C_1C_3 \times C_1C_3$ $C_1C_4 \times C_2C_4$
 Белый x Белый	Все белые	$C_4C_4 \times C_4C_4$
 Белый x Гималайский	Все гималайские 1 гималайский : 1 белый	$C_4C_4 \times C_3C_3$ $C_2C_4 \times C_3C_4$
 Шиншилла x Белый	Все шиншилла 1 шиншилла : 1 белый	$C_2C_2 \times C_4C_4$ $C_2C_4 \times C_4C_4$
 Гималайский x Шиншилла	Все шиншилла 1 шиншилла : 1 гималайский 2 шиншилла : 1 гималайский 1 белый	$C_3C_3 \times C_3C_3$ $C_3C_3 \times C_2C_3$ $C_3C_4 \times C_2C_4$

Рис. 40. Контроль окраски шерстного покрова у кроликов

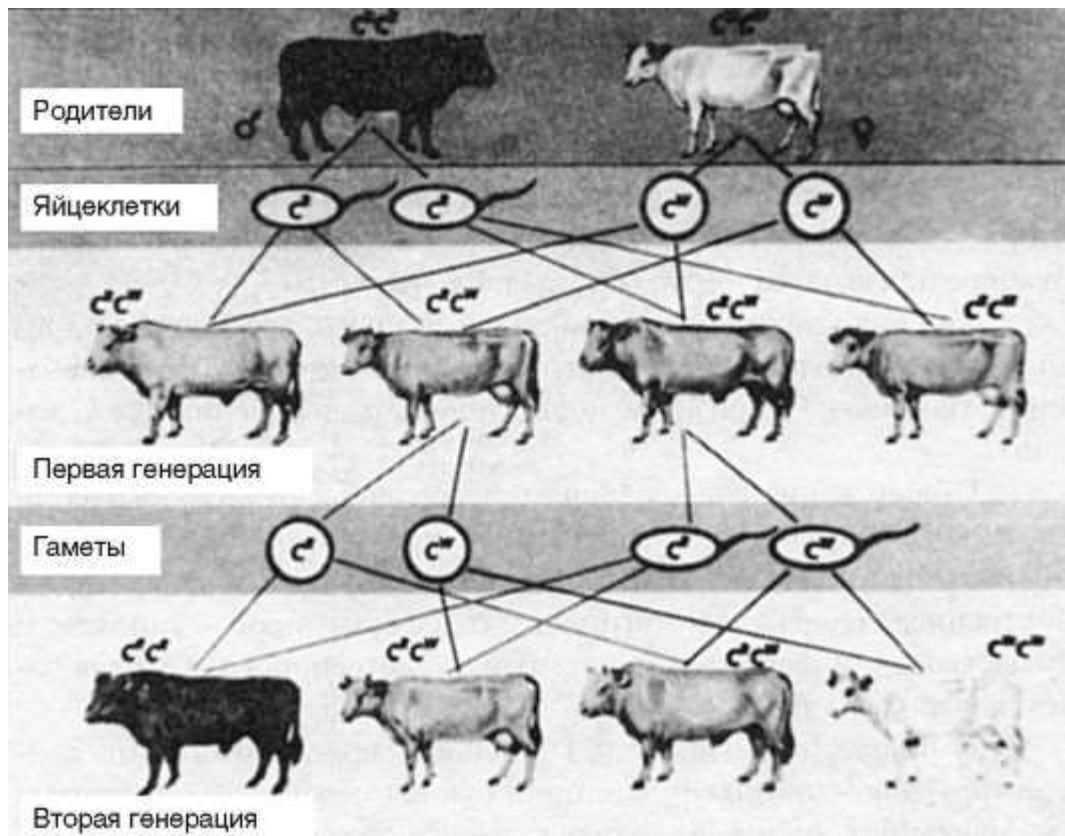


Рис. 41. Скрещивание красных шортгорнов с белыми

6.2 РАСЩЕПЛЕНИЕ (СЕКРЕГАЦИЯ) ГЕНОВ

Как отмечено выше, гибриды F_2 садового гороха в экспериментах Г. Менделя характеризовались разнообразием, так как среди них встречались особи, у которых проявлялся как доминантный, так и рецессивный признак. Можно сказать, что гибриды F_2 были двух типов: одни из них были похожи на растения одной прародительской линии, другие - на растения другой прародительской линии. Например, гибриды из тех скрещиваний, в которых Г. Мендель наблюдал пару контрастирующих признаков, касающихся формы семян, характеризовались тем, что одни из них давали семена круглой формы, а другие - шероховатой. Однако, когда Г. Мендель провел подсчет гибридных растений F_2 , различающихся по форме семян, то оказалось, что из 7324 гибридов 5474 гибрида (74,74%) давали круглые семена (доминантный признак), а 1850 гибридов (25,26%) - шероховатые (рецессивный признак). Другими словами, три четверти всех гибридов F_2 были похожи на растения одной прародительской линии, а одна четверть - на растения другой прародительской линии. Следовательно, отношение между гибридами F_2 , дающими круглые семена, и такими же гибридами, дающими шероховатые семена, есть отношение между доминантными и рецессивными признаками гибридов. Аналогичные отношения между разными гибридами второго поколения были выявлены и в скрещиваниях, в которых наблюдению подлежали остальные контрастирующие признаки садового гороха (табл. 9).

Таблица 9. Расщепление гибридов садового гороха второго поколения в опытах Г. Менделя

Признак растений исходных линий	Общее кол-во учтенных	Доминантные признаки	Рецессивные признаки
---------------------------------	-----------------------	----------------------	----------------------

	гибридов	Кол-во гибридов	%	Кол-во гибридов	%
Форма семян	7324	5474	74,74	1850	25,26
Окраска семядолей	8023	6022	75,06	2001	24,94
Окраска кожуры семян	929	705	75,89	224	24,11
Форма бобов	1181	882	74,68	299	25,32
Окраска незрелых бобов	580	428	73,79	152	26,21
Расположение цветков	858	651	75,87	207	24,13
Высота растений	1064	787	73,96	277	26,04
Всего	19959	14949	74,90	5010	25,10

Как видно из табл. 9, у гибридов F_2 проявлялся каждый признак из любой пары контрастирующих признаков. Другими словами, у гибридов F_2 признаки подвергались расщеплению (сегрегации).

Обнаружение расщепления признаков во втором поколении гибридных растений садового гороха имело огромное значение, ибо, исходя из данных о частоте расщепления, Г. Мендель раскрыл внутреннее содержание этого явления, сформулировав гипотезу о существовании факторов (единиц) наследственности, которая затем переросла в теорию гена.

В рамках этой гипотезы Г. Мендель предположил, что контрастирующие признаки детерминируются какими-то факторами (элементами, единицами), которые передаются от родителей к потомству через половые клетки. Г. Мендель предположил также, что каждая пара контрастирующих признаков детерминируется парой факторов, которые в гибридах не смешиваются, но при образовании гамет расходятся, проходят чистыми в разные гаметы и затем оказываются в потомстве гибридов. Например, круглая форма семян, являясь доминантным признаком, детерминируется доминантным фактором, тогда как шероховатая форма семян, являющаяся рецессивным признаком, детерминируется рецессивным фактором. Каждое растение имеет пару генетических факторов на каждый контрастирующий признак, причем оба фактора присутствуют в растении одновременно.

После 1909 г. менделевские факторы наследственности по предложению У Бэтсона (1861-1926) стали называться генами, члены генной пары - аллельными генами или просто аллелями. Когда оба аллеля одинаковы (доминантны или рецессивны), организм, несущий эти аллели, называют гомозиготным или гомозиготой по данному аллелю. Организм, несущий разные аллели (доминантный и рецессивный), называют гетерозиготным или гетерозиготой.

Чтобы понять, каким образом гены передаются потомству и как они распределяются в потомстве между разными особями, необходимо уяснить сущность фенотипического и генотипического отношений, полученных Г. Менделем при изучении гибридов садового гороха. Обозначим, как это делал Г. Мендель, символом P исходные (родительские) растения, символами F_1 и F_2 - гибриды первого и второго поколений (соответственно), а символами R и r - аллельные гены (соответственно доминантный и

рецессивный), детерминирующие, например, форму семян садового гороха. Поскольку растения P_1 - чистотельные, то те из них, которые дают круглые семена (являются гомозиготными и несут гены R и R), можно обозначить RR , а гаметы этих растений - R , тогда как те растения, которые дают шероховатые семена (являются тоже гомозиготными, несут гены r и r), можно обозначить rr , а гаметы этих растений - r .

Интерпретируя результаты своих опытов, Г. Мендель предположил, что при скрещивании исходных растений P_1 женские гаметы R оплодотворяются мужскими гаметами r , и наоборот, вследствие чего гибриды F_1 будут гетерозиготными гибридами, имеющими генетическую формулу Rr и дающими семена круглой формы, так как аллель R подавляет аллель r . Когда гибрид F_1 продуцирует гаметы, аллели Rr расщепляются, в результате чего половина гамет будет нести аллель R , половина - аллель r . Если же при самоопылении гибридов F_1 женская гамета R оплодотворяется мужской гаметой R , то гибрид F_2 будет иметь генетическую формулу RR , его гаметы будут гаметами R , а самоопыление таких гибридов F_2 дает начало растениям RR . Если при самоопылении гибридов F_1 женская гамета r будет оплодотворена мужской гаметой r , гибрид F_2 будет гибридом с генетической формулой rr , его гаметы будут гаметами r , а самоопыление таких гибридов F_2 дает растения rr . Если же при самоопылении гибридов F_1 женская гамета R будет оплодотворена мужской гаметой r , или наоборот, то образующийся гибрид F_2 будет растением Rr (подобно гибриду F_1), его гаметы будут гаметами двух видов - мужские R и r и женские R и r , а самоопыление таких гибридов дает растения с генетическими формулами RR , Rr и rr .

Имея в виду соображения, приведенные выше, вернемся к гибридам F_1 , которые являются гетерозиготами Rr и продуцируют гаметы R и r в разных количествах. Допуская, что при оплодотворении гаметы объединяются случайно (нет преимуществ для объединения гамет R и R , или r и r , или R и r) и что все формирующиеся гибридные растения жизнеспособны, можно предположить, что в результате расщепления генов формируемые гибриды будут различными как по фенотипу, так и по генотипу (см. рис. 39).

Объединение гамет гибридов F_1 может давать четыре двойных сочетания аллелей, причем каждое из сочетаний должно давать начало не меньше одной четверти гибридов F_2 . Оценивая генотипы гибридов F_2 , можно видеть, что гомозиготные растения RR имеют лишь аллели, детерминирующие круглую форму семян, и поэтому такие растения должны давать семена круглой формы. Далее, гетерозиготные растения Rr имеют аллель для круглой формы и аллель для шероховатой формы семян, но по причине доминантности аллеля R эти растения дадут семена также круглой формы. Наконец, гомозиготные растения rr имеют аллели лишь для шероховатой формы семян, и в связи с этим такие растения дадут шероховатые семена. Следовательно, если допущения случайного объединения гамет при оплодотворении и равной во всех случаях жизнеспособности гибридов справедливы, тогда среди гибридов F_2 три четверти особей должны давать круглые семена и одна четверть - шероховатые, т. е. растения, дающие семена разной формы, среди гибридов должны встречаться в соотношении 3:1, которое является фенотипическим отношением.

Возвращаясь к данным табл. 9, можно видеть, что среди 7324 гибридов F_2 , изученных Г. Менделем, 5474 гибрида давали круглые семена и 1850 - шероховатые, что составляет соответственно 74,74 и 25,26% и очень близко к отношению 3:1. Такое фенотипическое отношение среди гибридов F_2 Г. Мендель обнаружил и в случае других альтернативных признаков. Говоря о менделевском фенотипическом отношении среди гибридов, следует, однако, отметить, что оно не точно и лишь указывает на то, что можно ожидать на основе вероятности. Поэтому данное отношение будет тем точнее, чем большее количество гибридов будет исследовано.

Итак, интерпретация Г. Менделем сущности фенотипического отношения 3:1 заключается в том, что растения F_2 , дающие круглые семена, генотипически неодинаковы, тогда как растения, дающие шероховатые семена, генотипически одинаковы (см. рис. 39). Среди гибридов F_2 , дающих круглые семена, около $1/3$ должно быть гомозиготными растениями RR (по аллелю для круглой формы семян) и около $2/3$ - гетерозиготными Rr , имеющими и доминантный, и рецессивный аллели. Все растения, дающие шероховатые семена, являются рецессивными гомозиготами rr .

Чтобы проверить справедливость генной гипотезы, Г. Мендель осуществил ряд дальнейших скрещиваний. В частности, он скрещивал гибриды второго поколения, допуская их самоопыление и получая таким путем гибриды третьего поколения (F_3). Все гибриды F_3 происходящие от гибридов F_2 (предположительно rr), дававшие шероховатые семена, оказались растениями, снова дающими шероховатые семена, т. е., как и следовало ожидать, растениями rr . Что касается гибридов F_3 , которые произошли от гибридов F_2 , дававших круглые семена, то они оказались неодинаковыми. Самоопыление $1/3$ всех этих гибридов F_2 (предположительно RR) дало начало гибридам F_3 , продуцирующим семена только круглой формы, т. е. гибридам RR . Самоопыление $2/3$ гибридов F_2 (предположительно Rr) дало начало гибридам F_3 , среди которых $3/4$ составляли растения, продуцировавшие круглые семена (RR и Rr), и $1/4$ - продуцировавшие шероховатые семена (rr). Как и в случае гибридов F_2 , здесь фенотипическое отношение также составляло соответственно 3:1. Таким образом, гибридные растения второго поколения (F_2), независимо от фенотипа генотипически, оказались растениями трех типов: растения RR , дающие круглые семена и остающиеся такими в дальнейших скрещиваниях (подобно растениям исходной линии, использованной в первоначальном скрещивании), гетерозиготные растения Rr , дающие, подобно гибридам первого поколения, круглые семена, но расщепляющиеся в дальнейших скрещиваниях, и гомозиготные растения rr , дающие шероховатые семена и остающиеся такими в дальнейших скрещиваниях (подобно растениям другой исходной линии, использованной в первоначальном скрещивании), причем в отношении $1/4:1/2:1/4$ или $1:2:1$ соответственно. Отношение $1:2:1$ является генотипическим и было обнаружено Г. Менделем также при анализе остальных шести признаков (цвет семян, положение цветков и т. д.). Следовательно, разница между видимым (фенотипическим) и фактическим (генотипическим) отношениями обусловлена доминантным характером аллеля R и рецессивным характером аллеля r , вследствие чего генотипы RR и Rr дают одинаковый фенотип.

Помимо скрещиваний, результаты которых приведены выше, для доказательства генной гипотезы Г. Мендель обратился также к обратным скрещиваниям, получившим позднее в литературе название анализирующих (тест-скрещиваний). Смысл этих скрещиваний заключается в том, что гетерозиготные (Rr) гибриды F_1 , которые давали, например, круглые семена и происходили из скрещиваний между исходными растениями, дающими круглые (RR) и шероховатые (rr) семена, вновь скрещивали с исходными (родительскими) гомозиготными рецессивными растениями, продуцирующими шероховатые семена. Поскольку гаметы, продуцируемые гетерозиготным (Rr) гибридом F_1 , всегда являются чистыми и могут нести только или аллель R , или аллель r , причем половина гамет должна быть гаметами R , половина - гаметами r , а все гаметы, продуцируемые исходным гомозиготным рецессивным (rr) растением, должны быть только гаметами r , в случае справедливости генной гипотезы следовало ожидать, что обратное скрещивание таких растений должно привести к образованию зигот наполовину Rr и наполовину rr . Другими словами, образующееся в результате таких обратных скрещиваний потомство должно состоять наполовину из гетерозиготных организмов, продуцирующих круглые семена (Rr), и наполовину из гомозиготных рецессивных организмов, продуцирующих семена

шероховатой формы (*rr*). Осуществив обратные скрещивания и проанализировав свойства появляющихся в этих скрещиваниях растений, Г. Мендель обнаружил, что они действительно являются наполовину гетерозиготными организмами и наполовину гомозиготными, т. е. отношение между ними составляло 1:1.

Итак, из результатов этих экспериментов следует, что каждый наследуемый признак находится под контролем пары одинаковых (аллельных) генов, из которых один аллель (один ген пары) происходит от одного родителя, тогда как другой аллель (другой ген пары) берет начало от другого родителя. Находясь в гибриде первого поколения, различные аллели не смешиваются и не влияют один на другой. Когда у зрелого организма наступает процесс образования половых клеток, то два аллеля генной пары расходятся (сегрегируют) чистыми и оказываются в разных гаметах, продуцируемых одним и тем же гибридом. Гаметы несут лишь по одному аллелю из каждой генной пары. Появление одного аллельного гена в той или иной гамете - дело случая. В процессе последующего оплодотворения женских половых клеток мужскими и образования гибридов второго поколения гены вновь собираются в пары. Заключение Г. Менделя, в соответствии с которым члены какой-либо генной пары расщепляются и расходятся в разные гаметы, известно под названием закона расщепления (сегрегации) или первого закона наследственности (первого закона Г. Менделя) и лежит в основе теории гена.

Сейчас известно, что некоторые признаки контролируются более чем двумя аллелями, т. е. существуют множественные аллели. Например, окраска шерстного покрова у кроликов (см. рис. 40) контролируется четырьмя аллелями (C_1, C_2, C_3, C_4). У человека группы крови по антигенам *A* и *B* контролируются тремя аллелями (см. гл. XIII). Однако их наследование также подчиняется первому закону наследственности.

6.3 НЕЗАВИСИМОЕ ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГЕНОВ

Установив расщепление генов в моногибридных скрещиваниях, Г. Мендель столкнулся с необходимостью выяснить, каким образом разные пары признаков садового гороха ведут себя по отношению одна к другой, если наблюдение за их передачей от одного поколения к другому вести одновременно. Поэтому следующую часть экспериментов Г. Менделя составляли скрещивания растений садового гороха, различающихся между собой сразу по двум парам альтернативных признаков, т. е. по двум парам разных генов (контролирующих две разные пары признаков) одновременно. Такие скрещивания называют дигибридными. Здесь мы рассмотрим одно из менделевских дигибридных скрещиваний, в котором в качестве исходных были использованы гомозиготные доминантные растения, дающие семена круглой формы и желтого цвета, и гомозиготные рецессивные растения, дающие семена шероховатой формы и зеленого цвета (рис. 42).

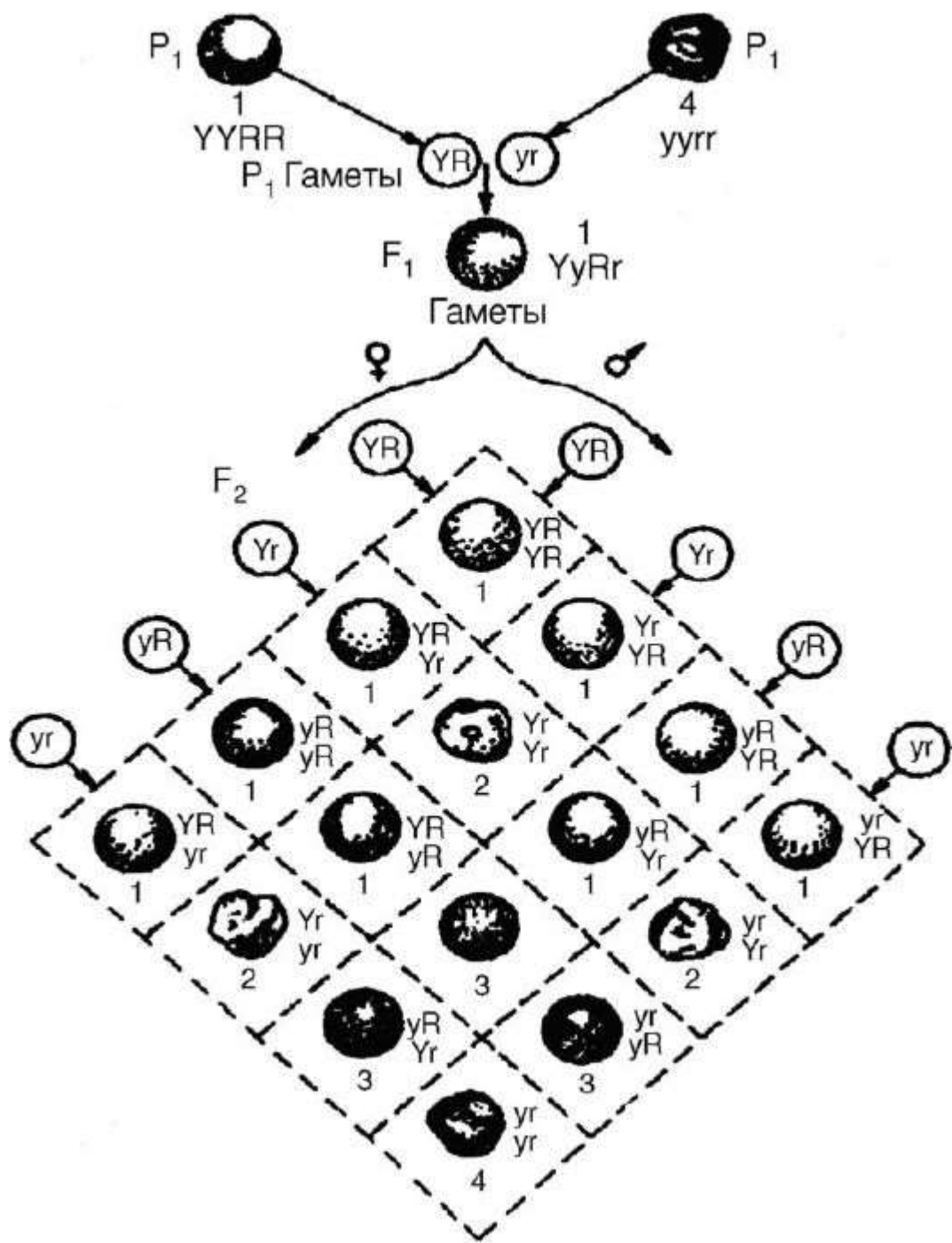


Рис. 42. Дигибридное скрещивание: 1 - желтые круглые семена; 2 - желтые шероховатые семена; 3 - зеленые круглые семена; 4 - зеленые шероховатые семена

Проведенные эксперименты по наблюдению двух пар различий (круглые и шероховатые семена, желтые и зеленые семена) в дигибридном скрещивании показали, что гибриды F_1 в этих скрещиваниях похожи на гибриды F_1 , возникающие в моногибридных скрещиваниях. Поскольку круглая форма семян является доминантной по отношению к шероховатой, а желтая окраска семян доминантной по отношению к зеленой, гибриды F_1 давали круглые семена, имеющие желтую окраску. Проведя скрещивание гибридов F_1 друг с другом или допуская самоопыление, Г. Мендель получил гибриды F_2 , от которых затем было исследовано 556 семян (бобов). Изучив форму и окраску семян, полученных от гибридных растений F_2 , он обнаружил, что отдельно как по форме, так и по окраске семян фенотипическое расщепление (отношение количества семян с доминантным признаком к количеству семян с рецессивным признаком)

проявляется в отношении 3:1 или 3/4:1/4, ибо из 556 семян для 423 была характерна круглая форма (76,08%) и для 133 - шероховатая (23,92%), тогда как из этого количества семян для 416 была присуща желтая окраска (74,82%), а для 140 - зеленая (25,18%). Такой характер расщепления по форме и по окраске семян следовало ожидать исходя из результатов моногибридных скрещиваний. Однако в данном случае вопрос заключался в другом: является ли расщепление одной пары альтернативных признаков (круглая и шероховатая форма семян) независимым от расщепления другой пары признаков (желтая и зеленая окраска семян) или эти пары признаков зависимы, тесно связаны между собой? Аналогичный вопрос можно было поставить и по-другому: всегда ли круглая форма семян сочетается с их желтой окраской, а шероховатая форма семян - с зеленой окраской или невозможно появление семян с новыми комбинациями признаков?

Чтобы получить ответ на этот вопрос, Г. Мендель классифицировал все 556 семян по обоим парам признаков одновременно и получил следующие данные: круглые желтые - 315 семян, круглые зеленые - 108 семян, шероховатые желтые - 101 семя, шероховатые зеленые - 32 семя. Как видно, наряду с семенами, похожими на семена, которые давали растения исходных родительских линий (круглые желтые и шероховатые зеленые), гибриды F_2 давали также семена, похожие на семена исходных родительских растений только по форме или по окраске. Следовательно, среди растений, дававших круглые семена и количественно составлявших 3/4 исследованных растений (всей группы), в свою очередь 3/4 давали желтые семена и 1/4 - зеленые. Среди растений, дававших шероховатые семена и количественно составлявших 1/4 всех исследованных растений, в свою очередь 3/4 давали желтые семена и 1/4 - зеленые. Анализ этих количественных отношений приводил к дальнейшему заключению: а) 3/4 растений от 3/4 всех растений исследованной группы F_2 , или 9/16 растений этой группы, обладают обоими доминантными признаками (круглая форма и желтая окраска); б) 1/4 растений от 3/4 растений всей группы, или 3/16 растений всей группы, обладают одним доминантным (круглая форма семян) или одним рецессивным (зеленая окраска семян) признаком, т. е. признаками в новых сочетаниях (рекомбинациях); в) 3/4 растений от 1/4 растений всей группы, или 3/16 растений всей группы, обладают другим новым сочетанием доминантного и рецессивного признаков (шероховатая форма и желтая окраска семян); г) 1/4 растений от 1/4 растений всей группы, или 1/16 растений всей группы, обладают обоими рецессивными признаками (шероховатая форма и зеленая окраска семян).

Возвращаясь к количественным данным по систематизации семян с учетом их формы и окраски (315, 108, 101 и 32), легко заметить, что они очень близки к выведенным выше отношениям. Поэтому, опираясь на эти результаты, Г. Мендель сделал заключение, в соответствии с которым гибриды F_2 по двум парам признаков являются организмами четырех типов в отношении 9/16:3/16:3/16:1/16 или 9:3:3:1. Таким образом, результаты дигибридных скрещиваний садового гороха свидетельствовали о том, что расщепление одной пары признаков (круглая и шероховатая форма семян) совершенно не зависит от расщепления другой пары признаков (желтая и зеленая окраска семян) и что для семян гибридов F_2 характерны не только родительские комбинации признаков, но и рекомбинации (новые комбинации), т. е. сочетание двух пар признаков имеет независимый характер. Другими словами, перераспределение двух пар признаков при их передаче от одного поколения организмов к другим является независимым. Однако важно подчеркнуть, что в независимом перераспределении признаков Г. Мендель увидел независимое перераспределение факторов наследственности или, говоря современным языком, независимое перераспределение генов.

Чтобы понять независимое перераспределение генов, вновь обратимся к символике, обозначив доминантный ген, контролирующий круглую форму семян, символом R , а его аллель, контролирующий шероховатую форму семян, - символом r . Что касается доминантного гена, контролирующего желтую окраску семян, то обозначим

его Y , а его аллель, контролирующий зеленую окраску семян, - y . Используя эти символы и зная, что исходные родительские растения были чистотельными, можно полагать, что растения, дававшие круглые желтые семена, несли гены $RR YY$, тогда как растения, дававшие семена шероховатой формы и зеленого цвета, несли гены $rr yy$. Следовательно, растения $RR YY$ продуцировали гаметы RY , а растения $rr yy$ - гаметы ry , объединение которых давало начало гибридным зиготам F_1 с генотипом $Rr Yy$.

Как видно, гибриды F_1 являются гетерозиготными растениями по двум парам генов, т. е. растениями $Rr Yy$. Если иметь в виду лишь форму семян, то гибриды F_1 с генотипом Rr будут продуцировать гаметы R и r поровну. Если же иметь в виду одновременно форму и окраску семян, то каждая гамета, продуцируемая гибридом генотипом $Rr Yy$, будет нести не только один генный аллель для формы семян, но и один генный аллель для окраски семян. Так, например, гаметы с аллелем R и с аллелем r наполовину будут одновременно гаметами Y и наполовину одновременно гаметами y . Однако важно заметить, что сочетание аллеля, детерминирующего круглую форму семян, с аллелем, определяющим желтую окраску семян, или с аллелем, определяющим зеленую окраску семян, является делом случая. Поскольку перераспределение генов имеет независимый характер, то среди гамет R , продуцируемых F_1 -гибридом $Rr Yy$, половина гамет будет обладать аллелем Y и половина - аллелем y . Учитывая то, что гаметы R сами составляют половину гамет, продуцируемых гибридом F_1 гаметы как RY , так и ry будут составлять по $1/4$ от общего количества гамет гибрида F_1 . Точно так же другая половина гамет, продуцируемая гибридом F_1 , т. е. гаметы r , в свою очередь наполовину будут гаметами rY и наполовину - гаметами ry , составляя соответственно по $1/4$ от общего количества гамет гибрида F_1 . Другими словами, гибриды F_1 продуцируют гаметы четырех типов - RY , Ry , rY и ry , причем в равных количествах. Заметим, что Ry и rY - гаметы рекомбинантного типа.

Гаметы четырех типов, продуцируемые гибридами F_1 , являются как мужскими, так и женскими, т. е. мужские гаметы будут гаметами четырех типов и женские гаметы будут гаметами четырех типов. Поскольку объединение тех или иных мужских и женских гамет при оплодотворении также дело случая и одинаково вероятно, то скрещивания $F_1 \times F_1$ дадут начало зиготам, несущим все 16 возможных комбинаций генов. Фенотипически организмы F_2 различаются между собой, так как 9 из них дают круглые желтые семена, 3 - круглые зеленые, 3 - шероховатые желтые и 1 - шероховатые зеленые. Следовательно, фенотипическое отношение между организмами F_2 составляет 9:3:3:1. Гибриды F_2 различаются одновременно и по генотипу. Организмы, которые дают круглые и желтые семена, по генотипу можно классифицировать на четыре типа:

а) организмы с генотипом $RR YY$ (гомозиготные по обоим парам генов и дающие потомство с таким же фенотипом и генотипом при скрещивании между собой);

б) организмы с генотипом $RR Yy$ (гомозиготные по паре генов, определяющих форму семян, но гетерозиготные по паре генов, определяющих окраску семян, вследствие чего являются чистотельными в дальнейших скрещиваниях лишь по генной паре RR);

в) организмы с генотипом $Rr YY$ (гетерозиготные по паре генов, определяющих форму семян, но гомозиготные по паре генов, определяющих окраску семян, вследствие чего являются чистотельными в дальнейших скрещиваниях лишь по паре генов YY);

г) организмы с генотипом $Rr Yy$ (гетерозиготные по обоим парам генов и при скрещивании между собой будут давать потомство, подобное потомству F_2).

Кроме того, организмы с генотипами $RR YY$, $RR Yy$, $Rr YY$ и $Rr Yy$ различаются между собой и количественно, составляя отношение 1:2:2:4 (соответственно).

Приведенные выше рассуждения с использованием символов основаны на допущениях. Однако Г. Мендель проверил их экспериментально путем скрещиваний между собой всех 315 гибридов F_2 , которые давали круглые желтые семена. Проанализировав потомство, полученное в этих скрещиваниях, он обнаружил организмы всех типов, которые следовало ожидать на основании допущений, приведенных выше (пп. а, б, в, г).

Для доказательства справедливости своих допущений о независимом распределении двух пар аллельных генов Г. Мендель использовал и дигибридные анализирующие скрещивания растений F_1 , дающих круглые желтые семена, с гомозиготными рецессивными по двум парам генов исходными родительскими растениями, дающими шероховатые зеленые семена. Вспомним, что гибриды F_1 имеют генотип $Rr Yy$ и продуцируют в равных количествах гаметы RY , rY , Ry и ry , тогда как исходные родительские гомозиготные рецессивные растения имеют генотип $rr yy$ и продуцируют гаметы только одного типа - ry . Следовательно, в результате этих скрещиваний можно было ожидать появления организмов, которые будут давать круглые желтые семена (генотип $Rr Yy$), шероховатые желтые семена (генотип $rr Yy$), круглые зеленые семена (генотип $Rr yy$) и шероховатые зеленые семена (генотип $rr yy$), причем в отношении 1:1:1:1 (в равных количествах). Как показали анализирующие дигибридные скрещивания, возникавшие гибриды по своим свойствам соответствовали ожидаемым.

Независимый характер перераспределения генов был установлен Г. Менделем и в скрещиваниях растений, различающихся между собой по трем парам признаков (тригибридные скрещивания). Рассмотрим один из менделевских экспериментов, в котором скрещивали растения садового гороха, дающие желтые круглые семена и имеющие красные цветки, с растениями, дающими шероховатые зеленые семена и имеющими белые цветки. Если использовать символы R и r , Y и y для обозначения пар генов, детерминирующих форму и окраску семян, а символы C и c - для обозначения пары генов, детерминирующих окраску цветков, то тогда генотипы скрещиваемых растений двух линий можно обозначить как $RR YY CC$ и $rr yy cc$ соответственно. Имея в виду также генотипы скрещиваемых организмов, можно было полагать, что последние продуцируют гаметы, несущие гены RYC и ryc .

Тригибридные скрещивания дали начало гетерозиготным по всем трем парам генов тригибридам F_1 с генотипом $Rr Yy Cc$ и вследствие доминантности фенотипически характеризующимися тем, что их семена будут круглыми желтыми, а цветки - красными. Тригибриды F_1 отличались от дигибридов F_1 тем, что вследствие независимого перераспределения генов они продуцировали гаметы не четырех, а восьми типов: RYC , RYc , RyC , Ryc , rYC , rYc , ryC и ryc , где большинство гамет (кроме RYC и ryc) являлись рекомбинантными, т. е. несли новые (рекомбинантные) сочетания генов. Тригибриды F_1 отличались от дигибридов F_1 также и тем, что случайное объединение между теми или иными их гаметами (восьми типов) при оплодотворении приводило к формированию не 16, а 64 комбинаций гибридов F_2 . Эти гибриды по фенотипу можно было разделить на восемь групп, состоящих из разного количества растений, для которых характерны следующие свойства:

- круглые желтые семена, красные цветки - 27 растений;
- круглые желтые семена, белые цветки - 9 растений;
- круглые зеленые семена, красные цветки - 9 растений;
- шероховатые желтые семена, красные цветки - 9 растений;
- круглые зеленые семена, белые цветки - 3 растения;
- шероховатые желтые семена, белые цветки - 3 растения;

- шероховатые зеленые семена, красные цветки - 3 растения;
- шероховатые зеленые семена, белые цветки - 1 растение.

Как мы уже видели, часть фенотипически сходных моногибридов F_2 и дигибридов F_2 генотипически разнообразны. Аналогичная ситуация имела место и в случае части фенотипически сходных три-гибридов F_2 . То, что это действительно было так, экспериментально устанавливалось путем скрещиваний тригибридов F_2 между собой и изучения тригибридов F_3 .

Результаты, которые можно было бы ожидать при изучении три-гибридов F_2 и F_3 , приводятся в табл. 10.

Таблица 10. Генотипы и поведение в скрещиваниях организмов, которые можно ожидать в потомстве гибридов F_2^*

Количество организмов	Класс генотипов	Класс фенотипов	Соотношение между классами фенотипов	Поведение в скрещиваниях при самоопылении
1	RRYYCC	Круглые желтые семена, красные цветки	27	Расщепления нет
2	RrYYCC			Расщепление по форме семян 3:1
2	RRYyCC			Расщепление по окраске семян 3:1
2	RRYYCc			Расщепление по окраске цветков 3:1
4	RrYyCc			Расщепление по форме и окраске семян 9:3:3:1
4	RrYYCc			Расщепление по форме и окраске цветков 9:3:3:1
4	RRYyCc			Расщепление по окраске семян и цветков 9:3:3:1
8	RrYyCc			Расщепление по форме семян, окраске семян и цветков 27:9:9:9:3:3:3:1
1	RRYYcc	Круглые желтые семена, белые цветки	9	Расщепления нет
2	RRYycc			Расщепление по окраске семян 3:1
2	RrYYcc			Расщепление по форме семян 3:1
4	RrYycc			Расщепление по форме и окраске семян 9:3:3:1

1	RRyyCC	Круглые зеленые семена, красные цветки	9	Расщепления нет
2	RRyyCc			Расщепление по окраске цветков 3:1
2	RryyCC			Расщепление по форме семян 3:1
4	RryyCc			Расщепление по форме и окраске семян 9:3:3:1
1	rrYYCC	Шероховатые желтые семена, красные цветки	9	Расщепления нет
2	rrYyCC			Расщепление по окраске семян 3:1
2	rrYYCc			Расщепление по окраске цветков 3:1
4	rrYyCc			Расщепление по окраске семян и цветков 9:3:3:1

Окончание табл. 10

Количество организмов	Класс генотипов	Класс фенотипов	Соотношение между классами фенотипов	Поведение в скрещиваниях при самоопылении
1	rрууСС	Шероховатые зеленые семена, красные цветки	3	Расщепления нет
2	rрууСс			Расщепление по окраске цветков 3:1
1	rrYYсс	Шероховатые желтые семена, белые цветки	3	Расщепления нет
2	rrYyсс			Расщепление по окраске семян 3:1
1	RRуусс	Круглые зеленые семена, белые цветки	3	Расщепления нет
2	Rryусс			Расщепление по форме семян 3:1
2	rруусс	Шероховатые зеленые семена, белые цветки	1	Расщепления нет

* Эти гибриды были получены Г. Менделем в тригибридных скрещиваниях растений садового гороха, дающих круглые желтые семена и красные цветки с растениями, дающими шероховатые зеленые семена и белые цветки.

Заканчивая изложение экспериментов Г. Менделя, свидетельствующих о независимом характере перераспределения генов, остановимся кратко на

перераспределении генов при других полигибридных скрещиваниях. Количество генных комбинаций в полигибридных скрещиваниях (например, тетрагибридных) возрастает с вовлечением в наблюдения каждой новой пары генов, ибо каждая новая пара приводит к двойному увеличению типов гамет, продуцируемых гибридами F_1 , к тройному увеличению количества разных генотипов среди гибридов F_2 и увеличению в 4 раза количества возможных комбинаций при оплодотворении гамет, продуцируемых гибридами F_3 . В табл. 11 показана связь между количеством генов, вовлекаемых в скрещивание, и количеством фенотипических и генотипических групп среди гибридов.

Таблица 11. Генные комбинации в полигибридных скрещиваниях

Количество генов, вовлекаемых в скрещивание	Количество фенотипических групп среди гибридов F_2 (при полном доминировании)	Количество типов гамет, продуцируемых гибридами F_1	Количество генотипически различных комбинаций	Количество возможных комбинаций гамет, продуцируемых гибридами F_1
1	2	2	3	4
2	4	4	9	16
3	8	8	27	64
4	16	16	81	256
n	2^n	2^n	3^n	4^n

Одна из важнейших особенностей полигибридных скрещиваний заключается том, что увеличение количества генов, вовлекаемых в скрещивания, сопровождается снижением частоты появления среди гибридов F_2 организмов исходных родительских типов и увеличением количества организмов, несущих рекомбинантные сочетания генов. Например, с вовлечением в скрещивание одного гена (одной пары аллелей) встречается по одному организму, похожему на организмы каждого исходного родительского типа, среди 4 гибридов F_2 с вовлечением в скрещивание двух генов (двух пар аллелей) - среди 16 гибридов, с вовлечением в скрещивание трех генов (трех пар аллелей) - среди 64 гибридов и т. д. В тех случаях, когда количество генов (n), вовлекаемых в скрещивания, составляет десятки и даже сотни, общее количество генотипов (3^n), в том числе гомозиготных (2^n), которое может возникать в потомстве одного гетерозиготного организма, достигает огромных размеров. Благодаря независимому перераспределению генов (свободной рекомбинации генов) половой процесс создает огромное генетическое разнообразие организмов. Подведем итоги рассмотренных в этом разделе экспериментов Г. Менделя. По данным дигибридных скрещиваний, для передачи генов от одного поколения организмов к другому характерно их независимое расщепление и независимое перераспределение. Наряду с независимым расщеплением в дигибридных скрещиваниях выявляется и другая особенность. Растения F_1 , возникшие в результате слияния гамет RY и ry при скрещивании исходных линий, дающих круглые желтые и шероховатые зеленые семена, в свою очередь продуцируют не только комбинации родительских гамет RY и ry , но и гаметы нового типа, несущие рекомбинантные фракции генов rY и Ry , притом в равном количестве. Что касается растений F_1 , возникших после скрещивания линий, дающих шероховатые желтые и круглые зеленые семена в результате слияния их гамет Yr и yR , то они, кроме этих гамет, тоже дадут гаметы, несущие рекомбинантные гены YR и Yr , и тоже в равном количестве. Следовательно, образование

гибридами F_1 одинакового количества родительских и рекомбинантных гамет является неотъемлемой особенностью независимого расщепления и перераспределения двух пар генов.

Исследуя скрещивания, в которых исходные растения несли по три пары разных генов, Г. Мендель тоже обнаружил это явление, т. е. тригибриды F_1 , имея генотип $RrYyCc$, продуцировали гаметы восьми разных типов (RYC , RYc , RyC , Ryc , rYC , rYc , ryC , ryc), но в равных количествах.

Итак, генные пары двух скрещиваемых организмов расщепляются (сегрегируют) независимо одна от другой и перераспределяются, подвергаясь свободной рекомбинации между собой, причем гибридные организмы в процессе их гаметогенеза дают начало комбинациям родительских гамет и рекомбинациям гамет в равных количествах. Данное правило, установленное Г. Менделем, в настоящее время называют вторым законом наследственности (вторым законом Г. Менделя), законом независимого перераспределения генных аллелей или законом рекомбинации генов.

6.4 ХРОМОСОМНЫЕ ОСНОВЫ РАСЩЕПЛЕНИЯ И НЕЗАВИСИМОГО ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГЕНОВ

Цитологические основы расщепления генов (первого закона наследственности) определяются парностью хромосом, поведением хромосом диплоидных клеток при мейозе (спаривании и расхождении гомологичных хромосом) и последующим оплодотворением половых клеток, хромосомы которых несут по одному аллелю генных пар. У соматических клеток один аллель одной пары генов располагается на одном члене хромосомной пары, тогда как другой аллель представлен в другом члене хромосомной пары. Расщепление генов происходит при гаметогенезе во время мейотических делений. При мейозе хромосомы расходятся и проходят в разные гаметы, причем каждая гамета получает по одной хромосоме (гомологу) из пары хромосом. Независимое распределение генов также может быть объяснено поведением хромосом при мейозе (рис. 43).

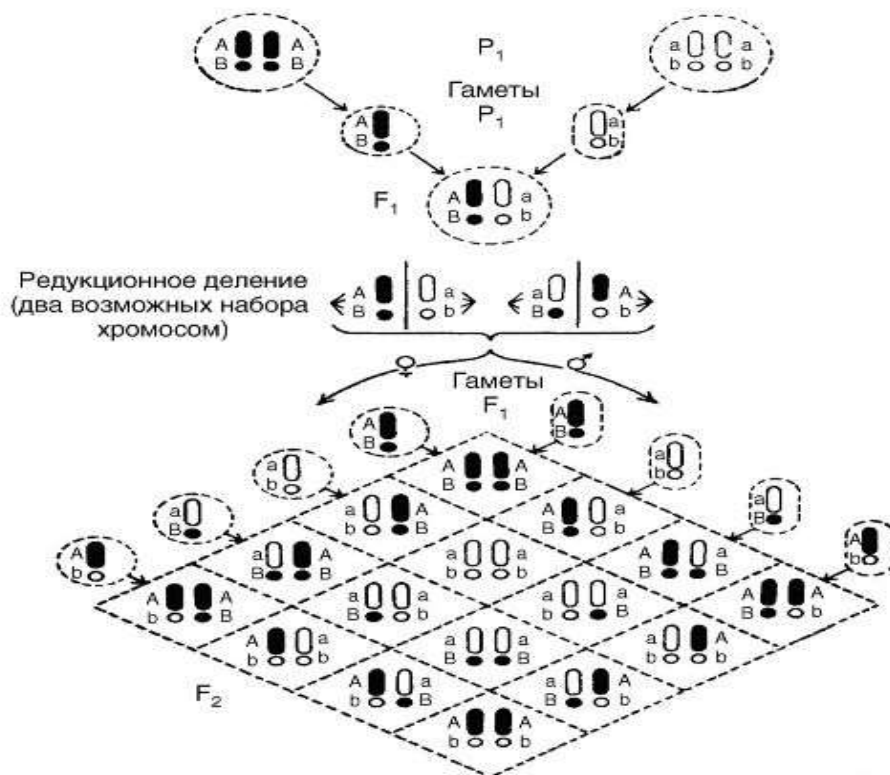


Рис. 43. Независимое распределение двух пар хромосом (Aa и Bb) при мейозе

Поскольку соматические клетки содержат по два набора хромосом, каждый из которых происходит от одного из родителей, то при мейозе расходуется каждая из хромосомных пар, а вместе с этим расходятся и генные пары. Важно то, что хромосомные гомологи затем перераспределяются и проходят в разные гаметы независимо один от другого. Но так как передвижение при редукционном делении двух отцовских или двух материнских хромосом к одному и тому же полюсу или одновременно прохождение в гаметы той или иной отцовской хромосомы вместе с какой-либо материнской хромосомой является делом случая, то гаметы несут отцовские и материнские хромосомы в самых различных сочетаниях. Следовательно, гаметы несут также разные сочетания отцовских и материнских генов. То, что аллели одной и той же хромосомной пары обязательно расходятся, определяется расположением их в одном месте (локусе) на хромосомной паре. Таким образом, закономерности расщепления и независимого перераспределения генов определяются передачей от поколений к поколениям хромосом.

6.5 НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ, СЦЕПЛЕННАЯ С ПОЛОМ

Половые различия раздельнополых организмов связаны с различиями между их хромосомами, однако они по-разному проявляются у организмов разных видов.

У насекомых рода *Protenor* различия между хромосомами мужских и женских особей заключаются в том, что у мужских особей хромосомы представлены нечетным (меньшим) количеством (13), тогда как у женских особей - четным (14), т. е. количеством, большим на одну хромосому, которая является добавочной. Эта добавочная хромосома и определяет пол унаследовавшей ее особи в результате оплодотворения яйцеклетки мужской половой клеткой.

Однако у многих раздельнополых растений, беспозвоночных животных, рыб, птиц и всех млекопитающих различия между хромосомами мужских и женских особей связаны не с количеством хромосом, а с их качественным составом. Например, соматические клетки мужских и женских особей *D. melanogaster* несут по четыре пары хромосом. Как у самцов, так и у самок три пары хромосом одинаковы и их называют аутосомами, но члены четвертой пары у самцов и самок неодинаковы по строению, ибо у самок оба члена этой пары являются прямыми палочковидными образованиями (X-хромосомы), тогда как у самцов один член пары является прямым палочковидным образованием (X-хромосома), а второй - изогнутым (Y-хромосома). Все одинаковые хромосомы у самцов и самок называются аутосомами (A), тогда как хромосомы X и Y получили название половых хромосом. Все яйцеклетки плодовой мушки несут четыре хромосомы (3A+X), из которых три являются аутосомами, четвертая - X-хромосомой. Напротив, сперматозоиды также обладают четырьмя хромосомами, но они наполовину несут X-хромосому (3A+X) и наполовину - X-хромосому (3A+Y). Оплодотворение любой яйцеклетки сперматозоидом, обладающим X-хромосомой, дает начало зиготе женского типа (6A+XX), тогда как оплодотворение любой яйцеклетки сперматозоидом, обладающим Y-хромосомой, дает начало зиготе мужского типа (6A+XY).

У птиц самцы в соматических клетках содержат хромосомы XX, самки - XY. Детерминирование пола у птиц сходно с этим явлением у *D. melanogaster*.

У человека хромосомы в соматических клетках женщин представлены 22 парами аутосом и парой половых хромосом XX (23AA+XX), тогда как в соматических клетках мужчин - 22 парами аутосом и парой половых хромосом XY (23AA+XY). Следовательно, каждая яйцеклетка несет 22 аутосомы и половую хромосому X, но сперматозоиды наполовину являются клетками, несущими 22 аутосомы и одну хромосому X, и наполовину клетками, несущими 22 аутосомы и одну хромосому Y. На хромосоме Y локализован ген длиной в 230 000 пар азотистых оснований, детерминирующий развитие

тестисов (ZF_Y - сексдетерминирующий район Y). С геном ZF_Y связан также Y-хромосомный ген SR_Y, который тоже вовлечен в контроль развития тестисов и, кроме того, в контроль формирования костей. Помимо этого, в дополнение к гену существует несколько аутосомных генов и один X-сцепленный генный локус. Эти гены связаны с дефектами в развитии тестисов.

У человека и млекопитающих пол потомства также зависит от вида сперматозоида, оплодотворяющего яйцеклетку. Проникновение в яйцеклетку ядерного содержимого сперматозоида, несущего Y-хромосому, даст зиготу женского типа. В соматических клетках женских индивидов синтез мРНК идет лишь на одной хромосоме X (в одних клетках на материнской хромосоме X, в других - на отцовской). Проникновение в яйцеклетку сперматозоида с Y-хромосомой даст зиготу мужского типа. Мужские индивиды являются гетерозиготными (гетерогаметными) по полу, тогда как женские - гомозиготными (гомогаметными). Таким образом, пол генетически контролируется.

Однако у животных ряда видов пресмыкающихся пол контролируется не генотипом, а средой. Например, у многих черепах пол детерминируется температурой инкубации отложенных яиц (женские особи развиваются при повышенных температурах инкубации, мужские - при пониженных). Напротив, у аллигаторов, крокодилов и ящериц отдельных видов мужской пол детерминируется повышенными температурами. Детерминирование пола средой у позвоночных является исключением из общего правила генетического контроля пола.

Еще в 1910 г. Т. Морган (1886-1945) установил, что половые хромосомы участвуют также в контроле и ряда признаков. В его экспериментах, заключающихся в скрещиваниях белоглазых дрозофил-самок с красноглазыми дрозофилами-самцами, оказалось, что гибридное потомство состояло из красноглазых самок и белоглазых самцов. Однако среди гибридов встречались отдельные красноглазые самцы и белоглазые самки, появление которых было неожиданным, исходя из особенностей передачи хромосомы X и нахождения на ней локуса гена, контролирующего белый цвет глаз. Анализируя этот случай в 1916 г., К. Бриджис (1889-1938) предположил, что «необычные» белоглазые самцы несут по две X-хромосомы, унаследовав их от своих «матерей», тогда как «необычные» красноглазые самцы имеют одну X-хромосому, унаследовав ее от «отцов». Объясняя это предположение, К. Бриджис допустил, что исходные белоглазые самки продуцировали «необычные» гаметы, содержащие либо две хромосомы XX, либо ни одной хромосомы X (наряду с гаметами, обычно содержащими по одной хромосоме X) в результате нерасхождения при мейозе их хромосом XX. Если такие «необычные» гаметы подвергались оплодотворению сперматозоидами красноглазых самцов, то это приводило к образованию зигот четырех типов: а) белоглазых самок; б) красноглазых самцов; в) особей с тремя хромосомами X (нежизнеспособных); г) особей без хромосомы X (также нежизнеспособных). Назвав это явление первичным нерасхождением хромосом (рис. 44), К. Бриджис затем цитологически показал, что в соматических клетках «необычных» белоглазых самок F_1 вместо хромосом XX присутствуют две хромосомы X и одна Y-хромосома (XXY).

«Необычные» красноглазые самцы, не имеющие хромосомы Y, т. е. моносомики X₀, оказались в дальнейших экспериментах стерильными, тогда как белоглазые самки XXY были плодовитыми. Скрещивая последних с нормальными красноглазыми самцами и анализируя их потомство F_1 , К. Бриджис открыл вторичное нерасхождение хромосом при мейозе у самок XXY (рис. 45), поскольку среди организмов F_1 96% самок имели красные глаза и 4% - белые, тогда как среди самцов 96% были белоглазыми и 4% - красноглазыми. В этом случае при мейозе самки XXY продуцируют гаметы четырех типов, в которых хромосомы X и Y распределяются неодинаково (яйцеклетки с хромосомой X: яйцеклетки, имеющие по одной хромосоме X и Y; яйцеклетки с двумя хромосомами X и яйцеклетки лишь с хромосомами Y).

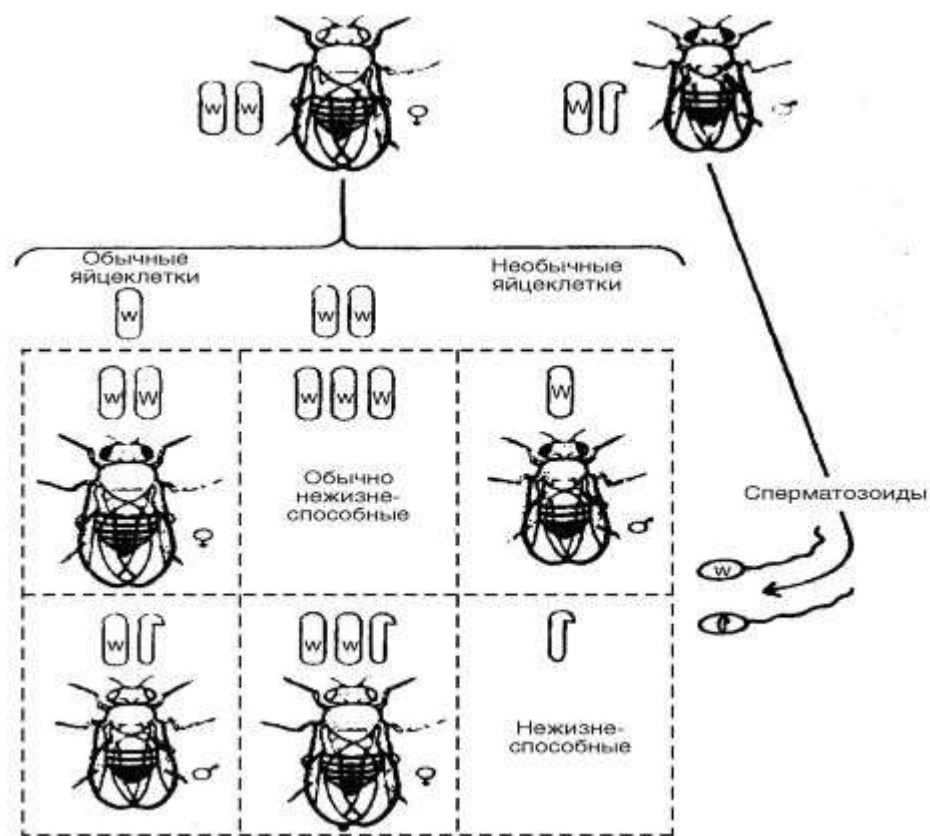


Рис. 44. Первичное нерасхождение X-хромосом у *D. melanogaster* (скрещивание красноглазого самца с белоглазой самкой)

Оплодотворение яйцеклеток каждого из этих типов сперматозоидами нормального красноглазого самца приводило к образованию зигот восьми типов, показанных на рис. 45. Однако эти зиготы будут формироваться не с одинаковой частотой, поскольку мейоз у самок XXУ связан с тем, что расхождение двух хромосом X имеет место лишь в 0,2% овоцитов.

Объясняя вторичное нерасхождение хромосом, К. Бриджис допустил, что все белоглазые и отдельные красноглазые самки должны обладать не только парой хромосом X, но и хромосомой Y, тогда как красноглазые самцы, в отличие от таких самцов, отмечаемых при первичном нерасхождении, должны иметь Y-хромосому и быть плодовитыми. Что касается отдельных белоглазых самцов, то они должны обладать одной хромосомой X и двумя хромосомами Y. Эти допущения К. Бриджис доказал цитологически, найдя в соматических клетках дрозофилы хромосомы во всех сочетаниях, приведенных выше.

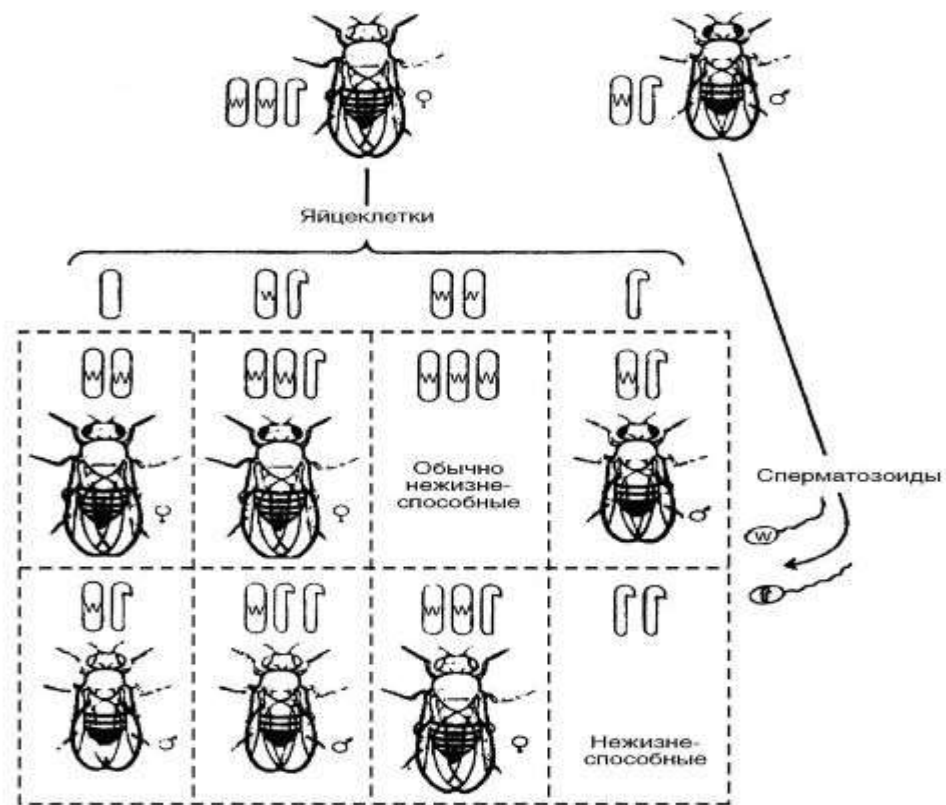


Рис. 45. Вторичное нерасхождение хромосом у *D. melanogaster*

Открытие нерасхождения хромосом явилось окончательным доказательством в начале XX в. того, что гены локализованы на хромосомах. Однако теперь, когда прошло много времени и к этому открытию возможен иной подход, можно сформулировать другое заключение. Фундаментальное значение открытия нерасхождения хромосом состоит в том, что оно положило начало изучению хромосомных мутаций и их механизмов. Можно добавить также, что оно означало объединение генетики и цитологии, т. е. формирование цитогенетики, оказавшейся в наше время исключительно плодотворной при изучении наследственности и наследственной патологии животных, растений и особенно человека (см. гл. VIII).

6.6 СЦЕПЛЕНИЕ И КРОССИНГОВЕР

Рассматривая второй закон наследственности, мы видели, что перераспределение генов имеет независимый характер и связано с прохождением отцовского и материнского членов каждой пары хромосом при мейозе в разные гаметы. Следовательно, в независимое перераспределение или рекомбинацию генов вовлекаются те наборы генов, которые располагаются на разных хромосомах. Такую рекомбинацию называют свободной рекомбинацией. Однако еще в 1910 г. Т. Морган установил, что гены, располагающиеся на одной хромосоме, сцеплены между собой, причем степень сцепления генов зависит от расстояния между ними. Следовательно, Т. Морган установил, что второму закону наследственности подчиняются лишь гены, локализованные на разных хромосомах. Однако значение этих наблюдений заключалось также и в том, что они послужили основой для формулирования в дальнейшем Т. Морганом и его сотрудниками представлений о линейном расположении генов на хромосомах. На основе этих представлений стали создавать генетические карты хромосом не только дрозофил, но и других организмов. Сцепление генов хорошо изучено в случаях многих видов животных и растений, причем показано, что оно присуще как женским, так и мужским особям. Чтобы

лучше понять природу сцепления, рассмотрим его на давно изученном шведским генетиком Хатчисоном сцеплении генов, детерминирующих форму и окраску семян кукурузы (рис. 46). Обозначим символом C доминантный аллель, детерминирующий окраску семян, символом c - рецессивный аллель, детерминирующий отсутствие окраски семян, символом S - доминантный аллель, детерминирующий нормальную форму семян, и символом s - рецессивный аллель, детерминирующий морщинистость семян. Если скрещивать растения CS/CS и cs/cs , то гибриды F_1 , обладая генотипом Cs/cs , будут давать окрашенные семена нормальной формы. В соответствии со вторым законом наследственности при независимом перераспределении генов C и s гибриды F_1 должны были продуцировать гаметы CS , Cs , cS и cs , причем в равных количествах, оплодотворение которых гаметами организмов $ccss$ (скрещивание гибридов F_1 с исходным родителем $ccss$) должно было дать потомство четырех фенотипических типов в отношении 1:1:1:1. Между тем скрещивание гибридов F_1 с исходными родительскими организмами $ccss$ в опытах Хатчисона приводило к получению организмов в совершенно иных количественных отношениях, а именно:

- растения CS/cs (окрашенные семена нормальной формы) - 4032;
- растения Cs/cs (окрашенные сморщенные семена) - 149;
- растения cS/cs (бесцветные семена нормальной формы) - 152;
- растения cs/cs (бесцветные сморщенные семена) - 4035.

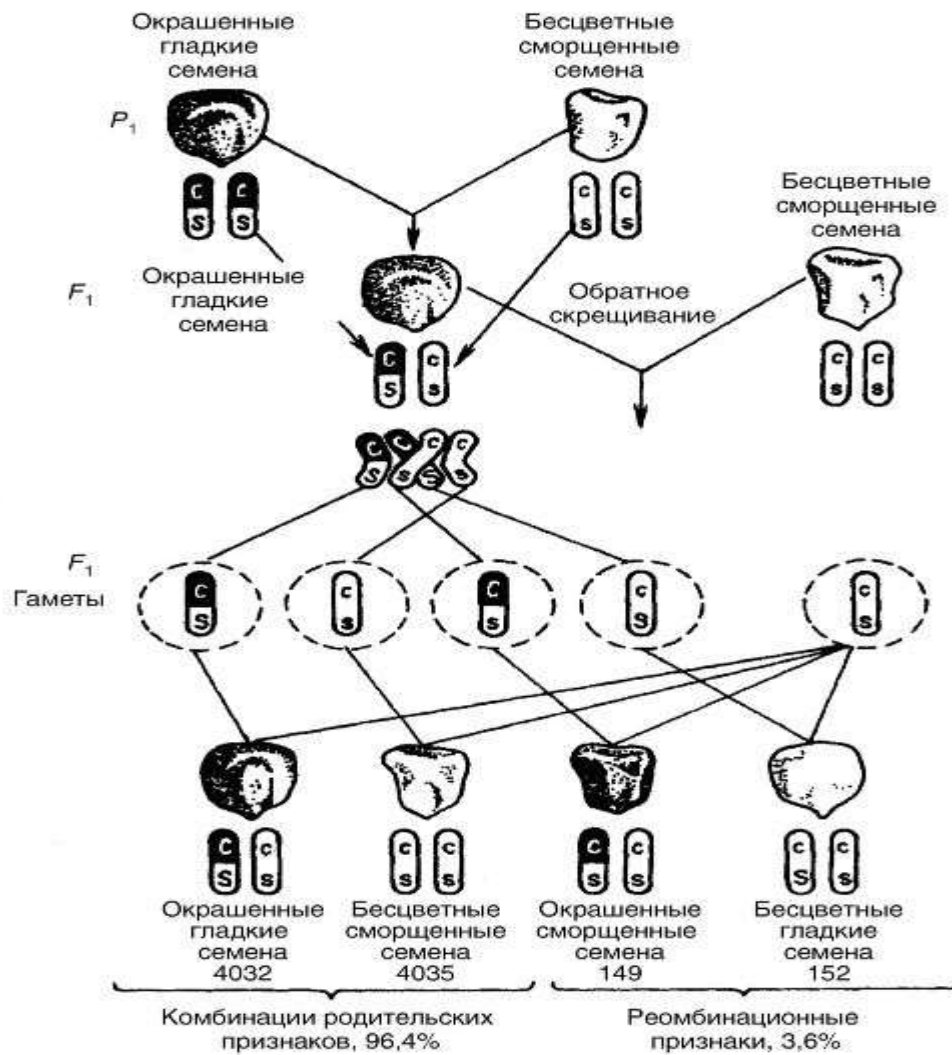


Рис. 46. Сцепление генов и кроссинговер

Легко видеть, что среди 8368 растений преобладали организмы, дающие окрашенные нормальные по форме и бесцветные сморщенные семена ($4032 + 4035 = 8067$, или 96,4%), т. е. характеризующиеся комбинациями родительских признаков. Что касается остальной части растений ($149 + 152 = 301$, или 3,6% от 8368), которые давали окрашенные сморщенные и бесцветные нормальной формы семена, то они обладали рекомбинантными признаками.

Если бы растения этих четырех типов встречались в равных количествах, то это означало бы независимое перераспределение (рекомбинацию) генных пар *C-e* и *S-s*. Между тем полученные результаты свидетельствовали о том, что перераспределение этих генных пар является зависимым, ибо комбинации родительских генов встречаются чаще чем в 50% случаев. Другими словами, последние сцеплены между собой в 96,4% случаев.

То, что данные две пары генов имеют зависимое распределение, нашло также подтверждение в экспериментах по скрещиванию растений кукурузы, одни из которых дают бесцветные нормальной формы семена, а другие - окрашенные сморщенные семена. Следовательно, любые родительские комбинации двух пар генов, локализованных на одной и той же хромосоме, благодаря сцеплению, оказываются вместе в одинаковом количестве гамет, продуцируемых гетерозиготами.

Рассмотренный пример сцепления двух генов является самым простым. Между тем можно предположить далее, что если ген *A* сцеплен с генами *B* и *C*, тогда последние также сцеплены между собой. Изучение сцепления генов у многих организмов путем скрещивания и определения независимого или зависимого (сцепленного) характера в распределении их генов позволило еще в XX в. установить, что сцепление встречается между многими генами, а сцепленные гены составляют группы сцепления. Следовательно, геномы состоят из групп сцепленных генов или просто групп сцепления, причем количество групп сцепления обычно соответствует количеству хромосомных пар. У дрозофилы, имеющей 4 пары хромосом, установлено 4 группы сцепления, у кукурузы - 10 хромосомных пар и 10 групп сцепления, у садового гороха - 7 пар хромосом и 7 групп сцепления.

В случае животных, у которых пол детерминируется генетически, следует рассматривать гены, расположенные на X- и Y-хромосомах, в качестве самостоятельных групп сцепления.

Как мы уже отмечали, в соответствии с заключением Т. Моргана гены сцеплены тогда, когда локализованы на одной хромосомной паре. Допуская, что хромосомы остаются интактными при вступлении их в гаметы, локализованные на них гены всегда наследуются вместе. В этом случае можно говорить об их полном сцеплении. Однако, рассматривая сцепление генов у кукурузы, мы видели, что полного сцепления генов не бывает, поскольку происходит формирование не только гамет двух родительских типов, но и гамет рекомбинантных типов (вследствие рекомбинации генов). Об отсутствии полного сцепления свидетельствуют также данные, полученные при изучении других организмов. Механизм этого явления заключается в том, что в процессе гаметогенеза хромосомы клеток могут подвергаться разрывам в одном или нескольких местах, а сегменты, образующиеся в результате разрыва одной хромосомы, могут смыкаться с сегментами гомологичной хромосомы при условии, что в последней тоже были разрывы, причем в аналогичных местах. Как мы видели, гены *C* и *S* у кукурузы в 97% случаев (гамет) остаются сцепленными в родительских комбинациях, и примерно в 3% случаев (гамет) они не связаны между собой и находятся в рекомбинантных сочетаниях. Обмен между хромосомными сегментами гомологичных хромосом, сопровождаемый рекомбинацией сцепленных генов, получил название кроссинговера (Т. Морган), а явление, обусловленное этим механизмом, называют генетической рекомбинацией. В

результате рекомбинации из двух исходных комбинаций генов создается новая комбинация. Возвращаясь к случаю рекомбинации генов у кукурузы, можно сказать, что кроссинговер произошел в сегменте хромосомы между локусами (местами), занимаемыми генами *C* и *S*, вследствие двух разрывов в этих участках хромосомы у отдельных клеток.

Кроссинговер начинается с того, что гомологичные хромосомы спариваются. После этого каждый гомолог спаренных хромосом расщепляется на две хроматиды, удерживаемые центромерой, причем между двумя хроматидами из четырех устанавливаются так называемые хиазмы (X-образные фигуры, или перекресты). В дальнейшем в этих двух хроматидах происходят разрывы, за которыми наступает воссоединение концов разорванных хроматид. Благодаря разрыву и воссоединению сегментов происходит формирование новых хроматид (рис. 47). Можно подчеркнуть, что хиазмы обуславливают перекресты лишь двух хроматид из четырех, не нарушая при этом структуры остальных двух хроматид, вследствие чего кроссинговер захватывает только две хроматиды. Поэтому сформированные в процессе мейоза хроматиды несут гены, располагавшиеся до мейоза на разных членах пар гомологичных хромосом.

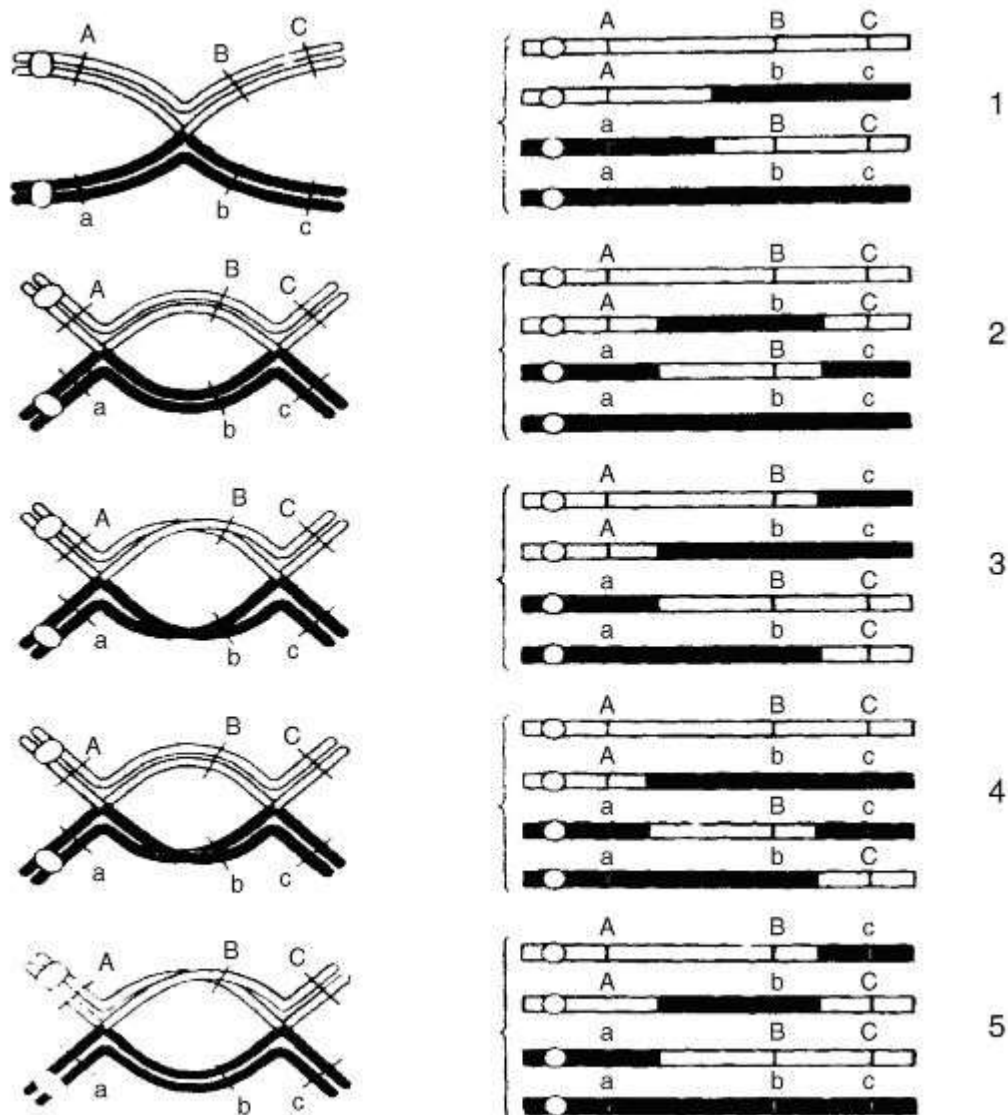


Рис. 47. Кроссинговер: 1 - одиночная хиазма; 2 - двухцепочечные двойные перекресты; 3 - четырехцепочечные двойные перекресты; 4, 5 - трехцепочечные двойные перекресты

Классическая методика измерения сцепления заключается в скрещивании организмов, различающихся между собой по двух- и более сцепленным генам, в получении гетерозиготных по этим генам гибридов F_1 (например, AB/ab или Aa/bB), в обратных скрещиваниях гибридов F_1 с гомозиготными по этим генам организмами (ab/ab) и в учете особенностей их потомства, полученного после обратных скрещиваний. Установив количество особей с родительскими комбинациями генов и особей с рекомбинациями генов, определяют частоту рекомбинации (в процентах к общему количеству организмов, полученных после обратных скрещиваний). У человека методы измерения сцепления основаны на результатах гибридизации соматических клеток, секвенирования генов или результатах клонирования генов.

На степень сцепления генов влияют различные факторы. Известно, что частота кроссинговера снижается с возрастом организмов, под воздействием ионизирующей радиации и других сильнодействующих факторов.

Кроссинговер, как уже отмечено, имеет место лишь в процессе гаметогенеза при мейозе. Однако он может происходить и в соматических клетках. Соматический кроссинговер установлен у растений и животных многих видов. У организмов, размножающихся только половым путем, результаты соматического кроссинговера не наследуются, например у человека.

6.7 МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ РЕКОМБИНАЦИИ

Изучение генетического материала на молекулярном уровне привело к выводу, что рекомбинация сцепленных генов представляет собой взаимодействие между гомологичными молекулами ДНК, конечным результатом которого является формирование структуры, построенной из частей каждого родительского гомолога. Представления о молекулярных механизмах генетической рекомбинации отражены в моделях «копирующего выбора» (*copying-choice*) и «разрыва-воссоединения» (*break-reunion*).

Модель «копирующего выбора» была сформулирована еще в 1931 г. и в первоначальном варианте сводилась к допущению связи между репликацией и рекомбинацией генов. В последующем на основе этой модели стали считать, что рекомбинантные молекулы ДНК не содержат нуклеотидов, происходящих от ДНК родителей, они формируются заново, причем таким образом, что после спаривания гомологичных хромосом в качестве шаблона вначале используется ДНК одного родителя, а затем - ДНК другого. Следовательно, после репликации рекомбинантные цепи ДНК представляют собой, по существу, реплики определенного района одной родительской цепи и реплики определенного района другой родительской цепи ДНК.

Модель «разрыв-воссоединение» окончательно была сформулирована почти тогда же, но ее содержание определилось благодаря данным о месте и времени осуществления кроссинговера, т. е. о поведении гомологичных хромосом при мейозе. В соответствии с этой моделью на молекулярном уровне рекомбинантная молекула ДНК строится прямым образом из сегментов родительских ДНК, причем ее построение осуществляется в результате разрыва цепей рекомбинирующих родительских молекул ДНК и последующего воссоединения образующихся сегментов двухцепочечных молекул ДНК.

Каждая из моделей имеет фактические обоснования, но модель «копирующего выбора» не совсем согласуется с моделью строения и полуконсервативной репликации ДНК. Напротив, модель рекомбинации «разрыв-воссоединение» согласуется с представлениями о полуконсервативной репликации ДНК. Рекомбинация молекул ДНК состоит из ряда последовательных стадий в виде разрыва, синтеза и воссоединения

родительских цепей. Причем известны данные, позволяющие предполагать полярный характер рекомбинации в пределах малых районов хромосом (поляронов), равных по длине одному или нескольким генетическим локусам. На основе этого предполагают, что хромосома разделена на несколько сегментов (поляронов), концы которых (любой из двух) определяют начало разделения полинуклеотидных цепей ДНК. Разделение исходных молекул ДНК, предшествуя синтезу и формированию гибридных молекул ДНК, может происходить как в одном направлении (т. е. брать начало от одного конца полярона), так и в двух направлениях (с обоих концов полярона). Более того, предполагают даже, что рекомбинация очень сходна по своему механизму с процессом транскрипции генетической информации (образования мРНК) в смысле определения конца гена, с которого начинается разделение ДНК, и что в рекомбинации также работает ген-оператор, сходный с оператором оперона.

Анализ всех известных генотипических различий в генетической рекомбинации у организмов-эукариотов свидетельствует о том, что они обусловлены инбридингом, межвидовыми скрещиваниями, видовыми, популяционными и индивидуальными особенностями. Видовые, индивидуальные и другие особенности касаются уровня рекомбинации. В то же время известны специфические гены, мутации которых поражают способность к рекомбинации. Такие гены у эукариот влияют на спаривание хромосом в мейозе, вследствие чего последние теряют способность к формированию пар в первой фазе мейоза, или на формирование хиазм. У бактерий известно несколько генов *rec*, продукты которых контролируют генетическую рекомбинацию бактерий. У фагов также обнаружены генетические системы, контролирующие их рекомбинацию. В совокупности все эти данные свидетельствуют о подверженности рекомбинации генетическому контролю. Генетические рекомбинации детерминируют рекомбинативную (комбинативную) изменчивость организмов.

6.8 ЛИНЕЙНЫЙ ПОРЯДОК И ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ГЕНОВ

Представления о расположении генов на хромосомах (в группах сцепления) сводятся к тому, что они располагаются в линейном порядке, причем, чем больше расстояния между генными локусами, тем выше частота кроссинговера между ними, и наоборот. Линейный порядок генов характерен для групп сцепления всех организмов, включая человека, и определяет принципы построения генетических карт хромосом, которые представляют собой графическое изображение расстояний между генами в группах сцепления. Эти расстояния выражают в процентах рекомбинации, поэтому они являются генетическими. Однако их измеряют и в единицах длины ДНК. На основе представлений о линейном расположении генов строят также цитологические карты хромосом, которые позволяют представить локализацию многих генов в физических районах хромосом. В последние годы эти классические методы построения генетических и цитологических карт дополнены секвенированием генов и составлением физических карт.

В конце 20-х годов XX в. в нашей стране в коллективе А.С. Серебровского (1892-1948) возникла идея о дробимости гена. Тогда же Н.П. Дубинин открыл у дрозофилы явление ступенчатого аллелизма и на основе результатов изучения этого явления сформулировал представления о сложном строении генов. Эти представления указывали на то, что линейный порядок характерен не только для расположения генов на хромосомах, но и для организации генетического материала внутри генов. В 50-е годы в Англии Г. Понтекорво и его сотрудники установили, что у аспергилл ген состоит из многих мутационных мест (сайтов), разделяемых рекомбинацией. Тогда же С. Бензер (США) показал, что у фага Т4 функциональной единицей генетического материала

является наименьший сегмент ДНК (8001200 пар оснований), мутация которого сопровождается мутантным фенотипом. Этот сегмент был назван цистроном.

Приведенные выше данные показали, что наименьшей генетической единицей является цистрон, который, как стали считать, детерминирует синтез одного полипептида. У прокариот гены функционально активны на всем протяжении. Однако у эукариот сегменты ДНК, соответствующие индивидуальным генам, характеризуются мозаичностью. Эта мозаичность определяется наличием в генах экзо-нов, кодирующих белки, и интронов, лишь переписываемых в мРНК, но не транслируемых. Во многих генах обнаружено по несколько интронов.

6.9 СОВРЕМЕННАЯ КОНЦЕПЦИЯ ГЕНОВ

Как отмечено выше, термин «ген» впервые для обозначения единиц наследственности был введен в литературу в 1909 г. английским генетиком У. Бэтсоном. С самого начала развития хромосомной теории наследственности представления о генах сводились к тому, что последние являются не только единицами наследственности, но и физическими единицами, располагающимися в линейном порядке на хромосомах. В рамках этих представлений в 1950 г. всеобщее признание имели следующие положения.

Ген является крайней единицей структуры. В соответствии с этим положением признавали, что ген нельзя разделить на субъединицы разрывом хромосом или рекомбинацией.

Ген является крайней единицей функции (фенотипического различия). Это положение означало, что ген детерминирует одиночную специфическую функцию в метаболизме или развитии организмов, причем любая специфическая функция не может быть «разделена» на субфункции.

На основе этих положений в то время была сформулирована гипотеза «один ген - один фермент». Между тем позднее оказалось, что белки имеют сложную полипептидную природу. В частности, известны белки, полипептидные цепи которых различны. Например, фермент *E. coli* триптофансинтетаза, которая катализирует накопление индола и серина, являющихся предшественниками триптофана, сформирован таким образом, что одна часть молекулы имеет участок (называемый А), который соединяется с индоловым компонентом индоглицерофосфат, тогда как другая часть имеет участок (называемый В), соединяющийся с сериновым компонентом (серии + пиридоксилфосфат). Синтез частей А и В триптофансинтетазы детерминирован различными генами.

Данные о тонком строении генов свидетельствуют, что гипотеза «один ген - один фермент» сохраняет свое содержание и остается справедливой, но лишь в случае ферментов, представляющих собой одиночный полипептид. Данные о тонком строении генов лучше всего укладываются в постулаты «один ген - РНК одного типа, одно семейство родственных полипептидов» или «один ген - одна мРНК, один полипептид». Однако этот постулат имеет исключение, связанное с особенностями фенотипического проявления некоторых генных мутаций. В частности, недавно установлено, что мутации в тирозинкиназном протоонкогене человека сопровождаются одновременными изменениями четырех фенотипических функций, т. е. одновременным развитием четырех болезней (семейной мозговой тироидной карциномы, множественной эндокринной неоплазмы типа 2А, более острой множественной эндокринной неоплазии типа 2В и болезнью Гиршенранга, характеризующейся отсутствием парасимпатической иннервации толстого кишечника). Следовательно, эти данные могут укладываться в положение «один ген - несколько признаков».

Как было отмечено, большинство эукариотических генов является однокопийными. Тем не менее известны гены, представленные множественными копиями. Например, гены, кодирующие белки-гистоны, у организмов ряда видов существуют почти в сотнях копий, что объясняется необходимостью очень быстрого синтеза гистонов в период эмбрионального развития этих организмов. В большом количестве копий существуют гены, кодирующие синтез белка кератина (основного строительного материала перьев) у кур. Наконец, у всех исследованных позвоночных отмечено наличие значительного количества генов, кодирующих синтез четырех рибосомных РНК.

Размеры (длину) генов измеряют количеством входящих в его состав пар азотистых оснований или в единицах длины. Они весьма различны, но в среднем составляют примерно 1000-1050 пар азотистых оснований, или около 357 нм [если исходить из расстояния в 0,34 нм между парами оснований в двойной спирали ДНК ($0,34 \cdot 1050 = 357$ нм)]. Ген возможно охарактеризовать и в плане его массы. Поскольку молекулярная масса одной нуклеотидной пары в среднем равна 650 дальтон, то масса среднего по размерам гена будет составлять $650 \cdot 1050 = 680\,000$ дальтон. Однако у отдельных организмов известны и очень малые гены, размеры которых составляют всего лишь несколько десятков пар азотистых оснований. Например, у *E. faecalis* длина отдельных генов составляет всего лишь 66 пар азотистых оснований, а у *S. aureus* - 78 азотистых оснований. Заметим, что средние размеры генов у *E. coli* составляют примерно 1000-1100 пар азотистых оснований. Таким образом, в молекулярном плане ген представляет собой сегмент ДНК (последовательность азотистых оснований) определенной длины и массы, который контролирует синтез одного полипептида.

Таблица 12. Некоторые признаки, характерные для детей в семье

Имя	Способность ощущать вкус фенилтио-карбамида	Группа крови по антигенам	Группа крови по антигенам АВ, А, В, 0	Рост, см
Иван	+	MN	AB	170
Наталья	-	MN	0	160
Елена	+	N	AB	150
Ирина	+	MN	A	170
Валерий	+	N	B	180
Владимир	+	M	A	170
Андрей	-	MN	B	190
Петр	-	N	0	180
Николай	+	MN	0	180
Клавдия	+	MN	AB	160
Павел	+	M	B	180
Людмила	+	N	A	170
Галина	-	N	0	160

Виктор	+	MN	AB	170
Василий	+	MN	B	170
Федор	+	M	A	165

7. Что такое группы сцепления и как гены располагаются на хромосомах?

8. В 1952 г. в одном из районов Индии был пойман белый тигр (самец), которого затем скрестили с желтым тигром. Потомство от этого скрещивания представлено на рис. 48. Руководствуясь этой родословной, дайте ответы на следующие вопросы:

а) Если допустить, что окраска шерсти контролируется парой аллелей, то является ли этот признак доминантным или доминантность отсутствует?

б) Если окраска шерсти является примером наследования доминантности, то какая окраска (белая или желтая) является доминантным признаком?

в) Определите и запишите, используя какие-либо символы, генотипы тигров Мохана, Самсона, Мохини, Малини и Кришны (см. рис. 48).

г) Каково ожидаемое отношение потомства с желтым шерстным покровом к потомству с белой шерстью, полученного после скрещивания Самсона и Мохини?

д) Какова вероятность рождения четырех желтых и одного белого тигрят в скрещиваниях Самсона и Мохини?

9. В семье N родилось и выросло 16 детей. В табл. 12 приведены некоторые признаки, характерные для каждого из детей, когда они стали взрослыми. Используя эту таблицу, проделайте следующую работу:

а) Установите для каждого из четырех признаков тип наследования (доминантный, рецессивный, полудоминантный, отсутствие доминантности, множественность аллелей, полигенность и т. д.).

б) Определите возможные генотипы и фенотипы по каждому признаку родителей N (отца и матери).

в) Определите вероятность, с которой родились девочки и мальчики в этой семье.

10. Сформулируйте современную концепцию гена. Существует ли разница между геном и цистроном?

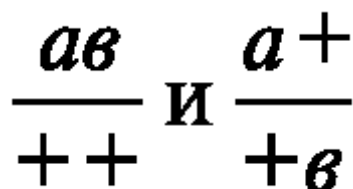
11. Что представляет собой мозаичность генов?

12. Гриб *Phytophthora castorium*, который паразитирует на растениях многих видов, размножается бесполом путем с помощью подвижных зооспор, формируемых в спорангиях на мицелии и половым путем благодаря ооспорам, которые формируются слиянием женских и мужских гамет, тоже формируемых на мицелии. Было найдено, что ооспоры, сформированные в культуре этого гриба после обработки его нитрозогуанидом, неодинаковы по своим свойствам. Одна четверть ооспор давала метионинзависимые колонии, тогда как другие три четверти ооспор напоминали родительский метиониннезависимый штамм. Анализ дальнейших поколений зооспор показал, что все метионинзависимые культуры продуцировали лишь метиониннезависимые зооспоры, тогда как метиониннезависимые культуры первой генерации распадались на два класса. Около 2/3 культур характеризовались отношением примерно 3:1 метиониннезависимых и метионинзависимых зооспор, тогда как остающаяся треть вела себя в дальнейших скрещиваниях как фракция метиониннезависимых культур. Зооспоры в каждом случае давали начало колониям, напоминающим колонии тех культур, в которых они были

сформированы, независимо от того, нуждались они в метионине или нет. Каково ваше заключение о гаплоидном/диплоидном статусе жизненного цикла грибов? В какое время развития у грибов происходит мейоз?

13. Что вы понимаете под кроссинговером и генетической рекомбинацией? Каково происхождение кроссинговера?

14. Когда две рецессивных мутации *a* и *v* сцеплены с реком-бинантной фракцией генов, будут формироваться два вида двойных



гетерозигот: цис

транс.

Сформулируйте предсказание относительно фенотипических отношений между потомством, полученным самоопылением или сиб-скрещиванием по каждому из этих видов двойных гетерозигот.

Глава VII. Экспрессия генов

Под действием генов (экспрессией, выражением генов) понимают способность их контролировать свойства организмов или, точнее, синтез белков. Для действия генов характерен ряд особенностей, важнейшая из которых - их экспрессивность. Под экспрессивностью понимают степень фенотипической выраженности генов, т. е. «силу» действия генов, проявляющуюся в степени развития контролируемых ими признаков. Термин предложен Н.В. Тимофеевым-Ресовским (1900-1981). Экспрессивность генов не является постоянным свойством наследственности, ибо она очень вариабельна у растений, животных и у человека. Например, у людей проявляется по-разному такой признак, как способность ощущать вкус фенилтиокарбамида. Для одних это вещество является слишком горьким, для других его горечь кажется меньшей, что является результатом разной степени экспрессивности гена, контролирующего способность ощущать вкус этого соединения. Примером вариабельности экспрессивности генов является также экспрессивность доминантного гена, контролирующего ювенильную катаракту глаз человека. Экспрессия этого гена у разных индивидуумов варьируется от слабого помутнения хрусталика глаз до его полной непрозрачности.

С другой стороны, для действия генов у млекопитающих характерен так называемый геномный импринтинг, заключающийся в том, что два аллеля гена экспрессируются дифференциально, т. е. экс-прессируется только один аллель из двух аллелей (отцовского и материнского), унаследованный от родителей. Например, у человека ген инсулиноподобного фактора 2 нормально экспрессируется только из аллеля, унаследованного от отца, тогда как соседний с ним ген, кодирующий нетранслируемую РНК, экспрессируется только из аллеля, унаследованного от матери.

Важнейшей особенностью действия генов является также их пене-трантность, впервые описанная тоже Н.В. Тимофеевым-Ресовским. Под ней понимают частоту проявления того или иного гена, измеряемую частотой встречаемости признака в популяции. Это объясняют либо модифицирующим влиянием других генов, либо среды, либо совместным действием этих факторов. Учет природы экспрессивности и пенетрантности генов имеет большое практическое значение, особенно в медицинской генетике.

Организмы наследуют от своих родителей не признаки и не свойства, они наследуют гены. В соответствии с существующими представлениями действие генов через РНК приводит к образованию белков. Следовательно, белки являются конечными продуктами действия генов, результатом экспрессии генов. Другими словами, гены контролируют синтез белков. Поскольку гены представляют собой ДНК, то вопрос сводится к следующему: каким образом ДНК осуществляют свои функции в контроле синтеза белков? Ответ на этот вопрос состоит в том, что в ДНК заключена генетическая информация о синтезе белков, т. е. содержится генетический код, под которым понимают систему записи генетической информации о синтезе белков в молекулах ДНК. Реализация генетического кода происходит в два этапа, один из которых называют транскрипцией, второй - трансляцией. Поток информации идет по схеме ДНК -- РНК -- белок. Эта схема получила название центральной догмы биологии.

7.1 СТРУКТУРА И СВОЙСТВА ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОДА

Структура генетического кода характеризуется тем, что он является триплетным, т. е. состоит из триплетов (троек) азотистых оснований, получивших название кодонов. Один кодон кодирует место одной аминокислоты в полипептидной цепи (табл. 13). Что касается свойств генетического кода, то он является неперекрывающимся, линейным, не имеющим пунктуации («запятых»), обеспечивающей свободные пространства между кодонами, и вырожденным.

Неперекрываемость генетического кода означает, что любое азотистое основание является членом только одного кодона. Ни одно азотистое основание не входит одновременно в два кодона. Например, в последовательности ААГАУАГЦА имеется три кодона ААГ, АУА, ГЦА, но не ААГ, АГА, ГАУ и т. д. (рис. 49).

Кодоны в виде триплетов азотистых оснований следуют без перерывов. Между кодонами нет свободных пространств.

Вырожденность кода связана с тем, что одна и та же аминокислота может кодироваться одновременно несколькими кодонами. Это распространяется на все аминокислоты, кроме метионина и триптофана, которым соответствуют одиночные кодоны. Наконец, транскрипция гена (считывание триплетов азотистых оснований) начинается с фиксированного пункта гена и заканчивается также в фиксированном пункте.

Таблица 13. Генетический код

Кодон	Антикодон	Аминокислота	Кодон	Антикодон	Аминокислота		
УУУ УУЦ	ААГ ААГ	Фенилаланин	АЦУ АЦЦ АЦА АЦГ	У УГУ	Треонин		
УУА УУГ ЦУЦ ЦУУ ЦУА ЦУГ	ААД ААЦ ГАГ ГАУ ГАЦ		Лейцин	ГЦУ ГЦЦ ГЦА ГЦГ		ЦГ ЦГ ЦГV	Аланин
АУУ АУЦ АУА АУГ	УАГ УАЦ	Изолейцин		УАУ УАЦ	АРГ	Тирозин	
ГУУ ГУЦ ГУА ГУГ УЦЦ	ЦАГ ЦАУ АГГ	Валин		УАА УАГ УГА	стоп	Метионин	
УЦУ УЦА УЦГ ЦЦУ ЦЦЦ ЦЦА ЦЦГ ГАА ГАГ	ЦАУ АГГ АГV ГГГ ГГV ЦУЕ ЦУS		Серин	ЦАУ ЦАЦ ЦАА ЦАГ	ГУД ГУЕ		Гистидин Глютамин
УГУ УГЦ УГГ	АЦГ АЦЦ	Пролин		ААУ ААЦ ААА ААГ	УУГ УУS УУЦ	Аспарагин Лизин	
			Глютаминовая кислота	ГАУ ГАЦ ЦГУ ЦГЦ ЦГА	ЦУГ ЦУД ГЦ	Аспарагиновая кислота	
		Цистеин		ЦГГ АГА АГГ	ГЦЦ УЦУ	Аргинин	
			Триптофан	ГГУ ГГЦ ГГА ГГТ	ЦЦГ ЦЦУ ЦЦЦ	Глицин	

Примечание. I - инозин (гипоксантиновый нуклеозид); R - псевдоуридин; V - 5-карбоксиметоксиуридин; Д - неидентифицированный дериват гуанозина; Е - 5-метолаланинометил-2-тиоуридин; S - 5-метоксикарбонилметил-2-тиоуридин; А - аденин; Ц - цитозин; Г - гуанин.

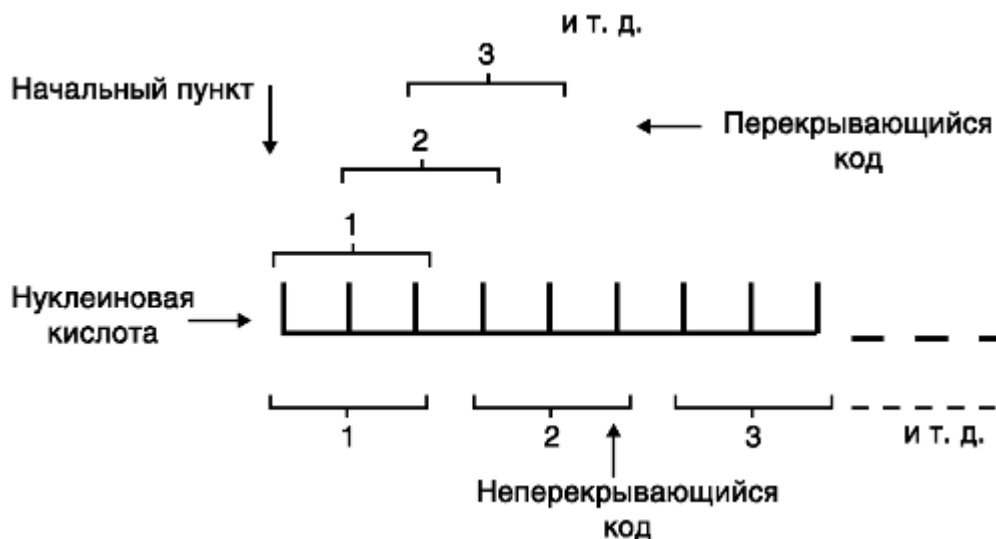


Рис. 49. Свойства генетического кода

7.2 ТРАНСКРИПЦИЯ

Мост между геном (кодонами) и белком обеспечивается РНК. Точнее, информация, закодированная в последовательности азотистых оснований ДНК, вначале переносится от ДНК к матричной РНК (мРНК). Этот этап переноса информации носит название транскрипции и происходит у прокариотов в нуклеоиде, а у эукариотов - в ядре.

Транскрипция - первый этап в передаче генетической информации, сущность которого заключается в синтезе мРНК, т. е. в «переписывании» генетической информации в молекулы мРНК. Основными структурами, которые участвуют в транскрипции, являются ДНК-матрица (цепь ДНК), РНК-полимераза и хромосомные белки (гисто-новые и негистоновые).

Однако наряду с молекулами мРНК с ДНК транскрибируются молекулы РНК и других видов (рибосомная и транспортная), также имеющие важное значение в реализации генетической информации. Все эти РНК называются еще ядерными. Размеры транскрибируемых молекул РНК зависят от посылаемых с цепи ДНК-шаблона сигналов начала и остановки синтеза (кодонов инициации и терминации).

Наиболее обильными РНК в клетках всех видов являются молекулы рибосомной РНК (рРНК), которые выполняют роль структурных компонентов рибосом. У эукариот синтез рРНК контролируется огромным количеством генов (сотни копий) и происходит в ядрышке. В клетках человека гены для рРНК локализованы на 13, 14, 15, 21 и 22-й парах хромосом. Молекулы рРНК являются продуктами процессинга первичных транскриптов (про-рРНК). В меньших количествах в клетках обнаруживаются молекулы транспортных РНК (тРНК), которые участвуют в декодировании информации (трасля-ции).

Молекулы мРНК составляют около 3% общей клеточной РНК, они очень нестабильны. Период их полужизни необычайно краток у прокариотов, составляя 2-10 минут. У эукариотов время полужизни молекул мРНК составляет несколько часов или даже несколько недель. У прокариотов молекулы мРНК - непосредственные продукты транскрипции. Напротив, у эукариотов они являются продуктами процессинга первичных РНК-транскриптов.

Синтез молекул мРНК происходит в ядре клетки, откуда через ядерную мембрану они проходят в цитоплазму к рибосомам. Он очень сходен с репликацией ДНК. Отличие заключается лишь в том, что в качестве матрицы (шаблона) для копирования цепи мРНК используется только одна цепь ДНК. При этом копирование мРНК может начаться с

любого пункта одиночной цепи ДНК. Важно подчеркнуть, что какой-либо ген транскрибируется лишь с одной цепи. В то же время два даже соседних гена могут транскрибироваться с разных цепей. Таким образом, для транскрипции может использоваться любая из двух цепей ДНК. Одна из цепей транскрибируется одними РНК-полимеразами, другая - другими РНК-полимеразами. Поскольку обе цепи ДНК имеют противоположную полярность, то транскрипция на каждой из цепей проходит в противоположных направлениях. Цепь, которая содержит те же последовательности, что и мРНК, называют кодирующей, а цепь, обеспечивающую синтез мРНК (на основе комплементарного спаривания), - антикодирующей. Из-за считывания кода с мРНК для его записи используют основания А, Г, У, Ц.

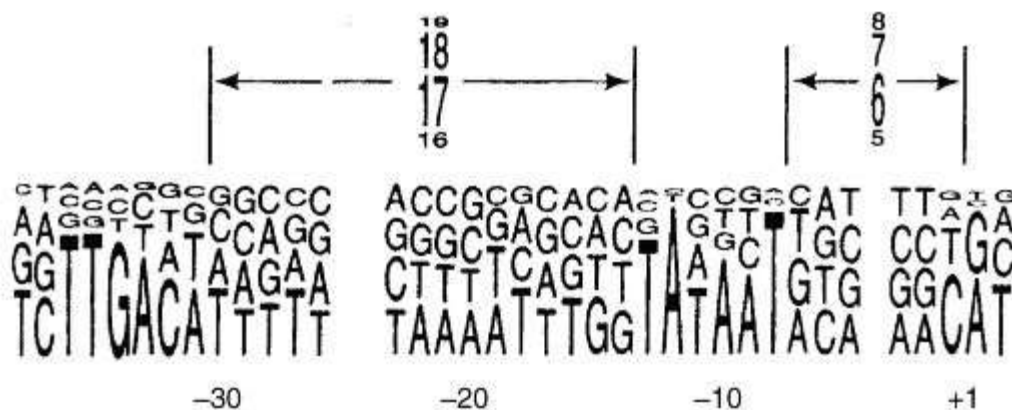


Рис. 52. Выбор промоторов

Эукариотические РНК-полимеразы также характеризуются сложным строением. РНК-полимераза II многих организмов построена из 12 различных полипептидов, три из которых гомологичны субъединицам β' , β и α РНК-полимеразы из *E. coli*, РНК-полимеразы I и III обладают 5 субъединицами, сходными с субъединицами РНК-полимеразы II. РНК-полимераза II инициирует транскрипцию, причем для этого требуется белок ДНК-геликаза, детерминируемая у дрожжей геном RA 25, а у человека - геном XRB.

Как отмечено выше, транскрипция у эукариот - более сложный процесс по сравнению с прокариотами. мРНК эукариотов образуется в ядре из первичных генных транскриптов длиной 1000-500 000 пар оснований в результате процессинга (рис. 53). Другими словами, формируемые первичные транскрипты (про-мРНК) не на всем протяжении способны к трансляции. Для того чтобы про-мРНК стала «зрелой» мРНК, которая полностью транслируется, она еще в ядре вовлекается в процессинг, который заключается в том, что из про-мРНК «вырезают» нетранслируемые участки (интроны), после чего транслируемые участки (эксоны) воссоединяются (сплайсинг - процессинг). В результате образуются непрерывные последовательности, т. е. молекулы «зрелой» мРНК, которые по своим размерам значительно меньше молекул про-мРНК. Биологические механизмы сплайсинга определяются участием в этом процессе малых ядерных рибонуклеопротеиновых частиц, которые концентрируются в интерфазном ядре совместно с рибонуклеопротеидными факторами сплайсинга. Внутриклеточное распределение факторов сплайсинга контролируется одной из киназ. Четыре реакции процессинга РНК катализируются РНК-энзимами (рибозимами).

Помимо модификации ядерной про-мРНК путем «вырезания» и сплайсинга ее сегментов, изредко имеет место так называемое «редактирование» РНК, которое заключается в конверсии одного основания в другое. Например, в клетках печени синтезируемый белок аполидопротеин имеет молекулярную массу порядка 242 000 дальтон. Это результат конверсии в кодирующем гене цитозина в урацил (в клетках

кишечника), что ведет к образованию стоп-кодона и, следовательно, более короткого белка. Наконец, возможна модификация РНК и путем посттранскрипционного добавления

ТРАНСЛЯЦИЯ

Трансляция - важная составная часть общего метаболизма, и ее сущность заключается в переводе генетической информации с мРНК, являющейся первичным продуктом действия генов, в аминокислотную последовательность белков (рис. 54). Трансляция происходит в цитоплазме на рибосомах и представляет собой очень сложный, но центральный процесс в синтезе белков, в котором помимо рибосом участвуют мРНК, 3-5 молекул рРНК, 40-60 молекул разных тРНК, аминокислоты, около 20 ферментов (аминоацил-тРНК синтетаз), активирующих аминокислоты, растворимые белки, вовлекаемые в инициацию, элонгацию и терминацию полипептидной цепи.

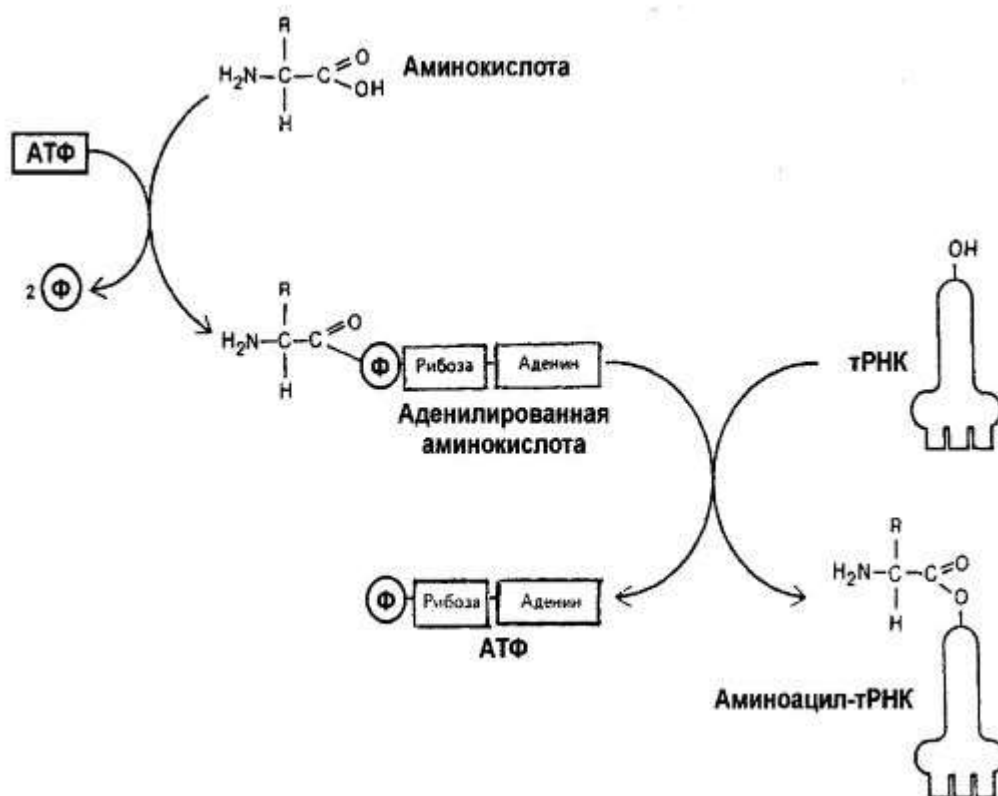


Рис. 54. Трансляция

Рибосомы состоят наполовину из белка и наполовину из рРНК (по 3-5 молекул на каждую рибосому). Размеры рибосом выражают в единицах скорости седиментации при центрифугировании (S). У прокариотов размеры рибосом составляют 70 S, у эукариотов - 80 S. Рибосомы построены из пары субъединиц (большой и малой), которые диссоциируют по завершении трансляции мРНК. У *E. coli* большая субъединица (50 S) содержит две молекулы рРНК (5 S и 23 S) и 30 полипептидов, тогда как малая субъединица (30 S) - одну молекулу рРНК (16 S) и 19 полипептидов. У эукариотов большая субъединица содержит три разные молекулы рРНК (5 S, 5,8 S и 28 S) тогда как малая субъединица - одну молекулу рРНК (18 S).

Транспортные (адапторные, растворимые) РНК являются малыми (5 S) молекулами длиной 75-80 нуклеотидов. Нуклеотиды тРНК построены из остатка фосфорной кислоты, углеродной части (рибо-зы) и основания. Основные нуклеотиды тРНК - адениловый, гуаниловый, цитидиловый и уридиловый. Вместе с тем одна из особенностей структуры тРНК заключается в том, что все они содержат по несколько необычных, так называемых минорных нуклеотидов, причем последние являются химическими модификациями аде-

нилового, гуанилового, цитидилового и уридиллового нуклеотидов (в основном в виде метилированных птуринов или нуклеотидов, обладающих метилированной рибозой). Некоторые из этих минорных нуклеотидов находятся в одном и том же районе у разных тРНК. тРНК присоединяют к себе свободные аминокислоты и переносят (включают) их в формирующиеся цепи полипептидов. Каждая тРНК способна присоединять и переносить только одну аминокислоту, но на каждую аминокислоту приходится 1-4 молекулы тРНК.

Все тРНК характеризуются специфической последовательностью нуклеотидов. Они содержат триплеты нуклеотидов, называемые анти-кодонами, которые комплементарны кодонам мРНК. Антикодоны располагаются в центре тРНК. Известно 55 антикодонов. Первый этап трансляции происходит в цитоплазме и заключается в комбинировании каждой аминокислоты с АТФ и специфическим ферментом аминоксил-тРНК-синтетазой. В результате этого устанавливается связь между фосфатом и карбоксильной группой аминокислоты (-P-O-C), которая приводит к образованию комплексов, состоящих из аминокислоты, АМФ и специфического фермента. Пирофосфаты в процессе образования этих комплексов удаляются (рис. 55).

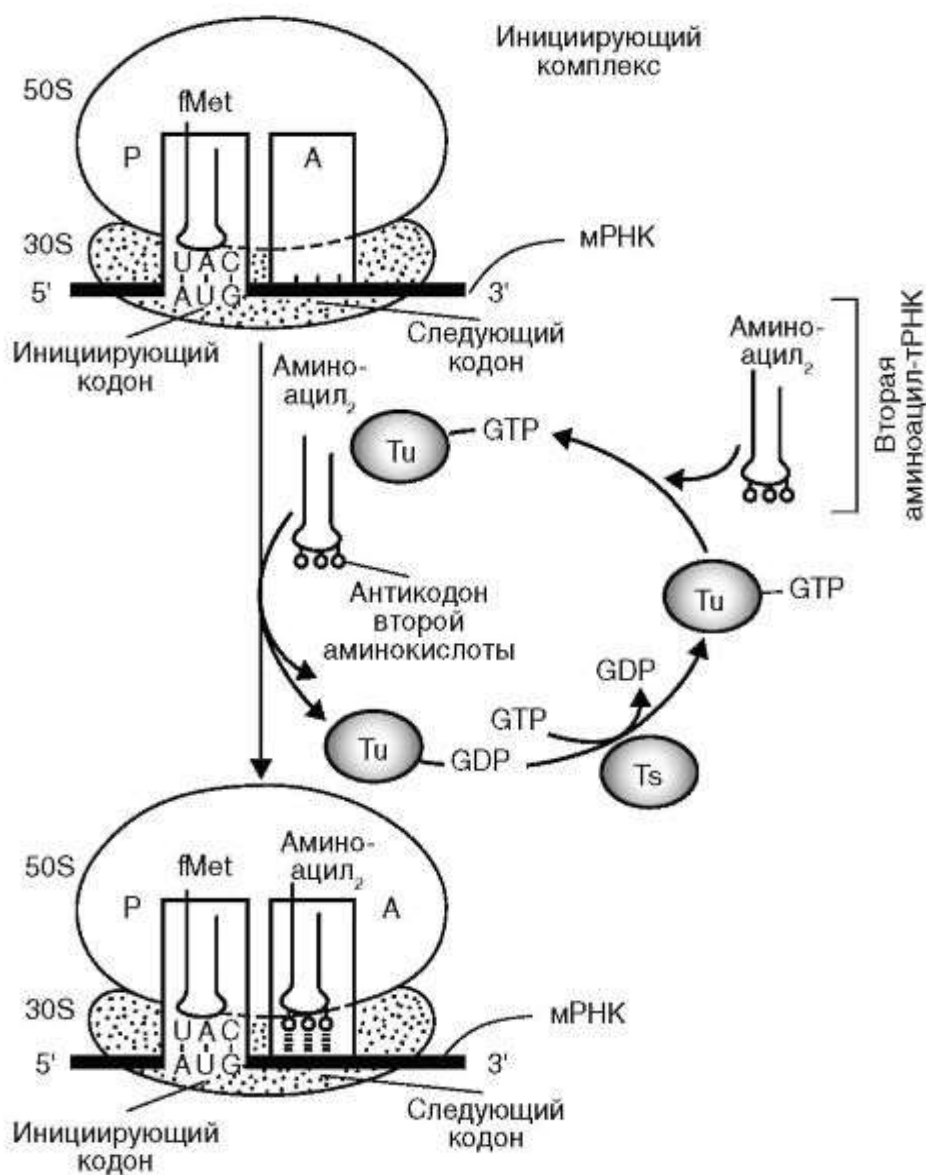


Рис. 55. Продолжение трансляции

Второй этап трансляции осуществляется также в цитоплазме. Поскольку аминоксил-тРНК-синтетазы распознают аминокислоты и их тРНК, то второй этап состоит

во взаимодействии образованных комплексов аминокислота-АМФ-специфический фермент (аминоацил-тРНК-синтетаза) со специфическими тРНК (один комплекс - одна тРНК). Поскольку цепи всех тРНК имеют одинаковую структуру концов (конечное основание - аденин, а два предыдущих - цитозин и цитозин), то связывание одной аминокислоты со специфической тРНК происходит путем установления связи между рибозой конечного нуклеотида (адениловой кислоты) и карбоксильной группой аминокислоты (-С-О-С-). Вследствие этого взаимодействия происходит формирование так называемых аминоацил-тРНК, представляющих собой комплексы аминокислоты со специфической тРНК, и освобождение в процессе образования этих комплексов АМФ и фермента (аминоацил-тРНК-синтетазы). Следовательно, аминоацил-тРНК являются прямыми предшественниками полипептидного синтеза на рибосомах.

Осуществление этих двух этапов приводит к активации аминокислот. Одни синтетазы активируют 2' -гидроксил конечного основания тРНК, тогда как другие активируют 3' -гидроксил, а некоторые активируют и 2'- и 3'-гидроксилы. Однако эти различия не имеют значения, поскольку после освобождения аминокислотная группа на тРНК мигрирует в зад и вперед.

Третий этап трансляции и заключается в декодировании мРНК. Он осуществляется на рибосомах и в нем участвуют как мРНК, так и различные аминоацил-тРНК. После того как мРНК отошла от ДНК и прошла через ядерную мембрану в цитоплазму, она прикрепляется к РНК-последовательности, меньшей 30 S-субъединицы рибосомы. Последовательность мРНК, которая связывается с последовательностью рРНК рибосомной субъединицы 30 S, получила название рибосомосвязывающего сайта или последовательности Шайно - Дальгарно. Между тем каждая рибосома имеет два сайта, связывающих тРНК. Сайт *A*, или аминокислотный (акцепторный) сайт, связывает приходящую аминокислот-тРНК, которая несет аминокислоту, предназначенную для добавления в растущую полипептидную цепь рядом с ранее добавленной аминокислотой. Сайт *P*, или пептидный (донорный) сайт, связывает пептидил-тРНК, к которой прикреплен растущий полипептид. Специфичность связывания аминокислот-тРНК в этих сайтах обеспечивается кодонами мРНК, которые составляют часть сайтов *A* и *P*. Это связывание происходит благодаря водородным связям, устанавливаемым между определенными основаниями (антикодоном) каждой аминокислот-тРНК и основанием (кодоном) соответствующей последовательности мРНК. Первое и второе основания кодона всегда спариваются с третьим и вторым (соответственно) основаниями антикодона, тогда как третье основание кодона, если оно является урацилом, спаривается с гуанином или гипоксан-тином антикодона, если же оно является аденином - то с гипоксан-тином антикодона, а если гуанином - то с урацилом антикодона. Как уже отмечено, в обеспечении взаимодействия мРНК с тРНК участвует рРНК 16 S.

После связывания с мРНК аминокислот-тРНК помещают (включают) аминокислоты вдоль молекулы мРНК и последовательности, соответствующей последовательности триплетов азотистых оснований в мРНК. Нарастание полипептидной цепи обеспечивается тем, что при синтезе белка рибосомы (полисомы) движутся вдоль цепи мРНК. Одновременно происходит формирование пептидных связей, обеспечиваемое несколькими ферментами-трансферазами, один из которых катализирует одновременно связывание аминокислот-тРНК с рибосомой, происходящее в присутствии ГТФ как кофактора. Каждая пептидная связь образуется ковалентным связыванием атома углерода карбоксильной группы первой аминокислоты с аминогруппой второй аминокислоты. При этом в процессе связывания происходит открепление тРНК первой аминокислоты от углерода карбоксильной группы своей аминокислоты. Каждая вновь добавляемая аминокислота встает на место, следующее за аминокислотой, добавленной ранее. Как видно, полипептидная цепь нарастает с карбоксильного конца, а аминокислоты

добавляются последовательно. Трансляция осуществляется в направлении от 5' - к 3' - концу полипептидного типа.

РНК характеризуются исключительно высокой специфичностью, что проявляется в их антикодоновых последовательностях, соответствующих кодонам, доступности для распознавания нужной аминоксил-тРНК-синтетазой и в точности связывания с сайтами *A* и *P* на рибосомах.

Инициация, элонгация и терминация полипептидного синтеза находятся под генетическим контролем.

Наряду с кодонами, детерминирующими последовательность аминокислот, существуют кодоны, определяющие начало и конец чтения мРНК. В синтезе белка существенная роль принадлежит N-концевой аминокислоте формилметионину и его тРНК. N-формилметионин-тРНК [СНС NH СН (СН₂ СН₂ SCH₃)-СО-О-тРНК] образуется в результате формилирования α-аминогруппы метионина NH₂ СН (СН₂ СН₂ СН₃ СО) ОН в метионил-тРНК. Поскольку формилирование характерно только для метионина и катализируется ферментом трансформилазой, то считают, что формилметионин-тРНК - инициатор синтеза полипептида. Это означает, что все полипептиды в процессе синтеза начинаются с метионина. N-формилметионин является N-концевой аминокислотой всех белков.

Инициация полипептидной цепи начинается с образования комплекса между мРНК, формилметионин-тРНК и рибосомной единицей 30 S, которое обеспечивается факторами (белками) инициации *IF1*, *IF2* и *IF3*, а также ГТФ. Этот комплекс вступает в комбинацию с 50S-рибосомной единицей, в результате чего формилметионин-тРНК становится связанной с пептидиловым сайтом. Энергия для этого обеспечивается гидролизом одной молекулы ГТФ. Кодоны АУГ, ГУА и ГУГ на 5' -конце или рядом с ним направляют включение V-формилметионина в качестве V-концевой аминокислоты белка. Можно сказать, что эти кодоны являются специфическими инициаторами белкового синтеза. Наиболее активен кодон АУГ.

Элонгация (удлинение) полипептидной цепи обеспечивается факторами элонгации *ef-ts* и *EF-Tu*, а также гидролизом одной молекулы АТФ, а движение молекулы мРНК с одного сайта рибосомы на другой обеспечивается фактором элонгации *EF-G* и гидролизом одной молекулы ГТФ. Каждый раз мРНК движется на три нуклеотида. У бактерий частота элонгации составляет 16 аминокислот в секунду. Это означает, что рибосомы движутся вдоль мРНК со скоростью 48 нуклеотидов в секунду.

Терминация (окончание) синтеза детерминируется стоп-кодонами УАГ, УАА и УГА. Когда один из этих кодонов подойдет к А-сайту рибосомы, то полипептид, тРНК в Р-сайте и мРНК освободятся, а рибосомные субъединицы диссоциируют. Окончание синтеза белка связано с активностью белковых факторов - освобождения *RF1* и *RF2*. Диссоциировав, рибосомные субъединицы начинают трансляцию другой молекулы мРНК. Большинство мРНК симультанно транслируется несколькими рибосомами (полисомами).

Например, цепь гемоглобина из 150 аминокислот синтезируется на пентарибосомном комплексе. У прокариотов синтез и трансляция мРНК происходят в направлении от 5'-конца к 3'-концу. Далее, у них нет ядерной мембраны. Поэтому трансляция мРНК начинается еще до завершения ее синтеза. Напротив, у эукариотов транскрипция и трансляция разделены во времени, поскольку требуется время для перехода мРНК из ядра через ядерную мембрану в цитоплазму.

7.3 МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОД

Помимо генетического кода, который содержится в ядерной ДНК, существует генетический код, находящийся в ДНК митохондрий. Можно сказать, что в результате наличия в митохондриальной ДНК кода в митохондриях существует самостоятельный аппарат синтеза белков.

Для митохондриального генетического кода характерны те же структура и свойства и механизмы транскрипции и трансляции, что и в случае ядерного генетического кода. Однако известны и специфические отличия. Митохондриальная ДНК человека и других млекопитающих содержит 64 кодона, из которых 4 являются стоп-кодонами. Размеры митохондриальных рибосом очень варьируют.

В частности, размеры митохондриальных рибосом человека составляют 60 S. Изучение трансляции митохондриального генетического кода позволило выявить антикодоны для 22 тРНК, количество которых в 2,5 раза меньше по сравнению с ядерным кодом (табл. 14). Однако каждый антикодон в случае митохондриального генетического кода способен спариваться с несколькими кодонами. Например, антикодон УАГ спаривается с кодонами ЦУУ, ЦУЦ, ЦУА и ЦУГ, кодирующими лейцин. 22 антикодона тРНК спариваются с 60 кодонами мРНК.

Таблица 14. Антикодоны в митохондриальном генетическом коде млекопитающих*

ГАА	Фенилаланин	ГУА Тирозин	
УАА	Лейцин	-	
УАГ	Лейцин	ГУГ	Гистидин
ГАУ	Изолейцин	УУГ	Глютамин
ЦАУ	Метионин	ГУУ	Аспарагин
УАЦ	Валин	УУУ	Лизин
УГА	Серин	ГУЦ	Аспарагиновая кислота
УГГ	Пролин	УУЦ	Глютаминовая кислота
УГУ	Треонин	ГЦА	Цистеин
УГЦ	Аланин	УЦА	Триптофан
		УЦГ	Аргинин
		ГЦУ	Серин
		-	
		УЦЦ Глицин	

* Антикодон ГАА спаривается с кодоном УУУ и УУЦ, антикодон УАА - с кодонами УУА и УУГ, антикодон УАГ - с кодонами ЦУУ, ЦУЦ, ЦУА и ЦУГ и т. д. за исключением того, что антикодон ЦАУ спаривается с кодонами АУА и АУГ.

7.4 УНИВЕРСАЛЬНОСТЬ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОДА

Генетический код ядерной ДНК универсален, так как он одинаков у всех живых существ, т. е. у всех живых существ используются одинаковые наборы кодонов. Признание универсального характера генетического кода является выдающимся современным доказательством единства происхождения органических форм.

С тех пор как были определены основные черты структуры генетического кода, стали формулировать также гипотезы относительно его эволюции, причем к настоящему времени известно несколько таких гипотез. В соответствии с одной гипотезой первоначальный код (в примитивной клетке) состоял из очень большого количества двусмысленных кодонов, что исключало правильную трансляцию генетической информации. Поэтому в процессе эволюции организмов развитие генетического кода шло по линии сокращения ошибок в трансляции, что привело к коду в его современном виде. Напротив, по другой гипотезе код возник в результате сведения до минимума летальных эффектов мутаций в процессе эволюции, причем селективное давление вело к устранению бессмысленных кодонов и к ограничению частоты мутаций в кодонах, изменения которых не сопровождались изменениями в последовательности аминокислот либо сопровождались заменами лишь одной аминокислоты на другую, но функционально связанную. Развившись в процессе эволюции, код однажды стал «замороженным», т. е. таким, каким мы видим его сейчас.

В соответствии с третьей гипотезой предполагают, что ранний архетиповый код был дуплетным, состоял из 16 кодонов-дуплетов. Каждый из 15 дуплетов кодировал каждую из 15 аминокислот, из которых, вероятно, состояли белки примитивной клетки, тогда как оставшийся свободным 16-й дуплет обеспечивал свободное пространство («брешь») между генами. Триплетный код появился тогда, когда в процессе эволюции образовались остальные 5 аминокислот, причем его возникновение связано с добавлением третьего основания в каждый кодон.

Предполагают, что современный генетический код является результатом длительной эволюции примитивного кода, кодировавшего лишь несколько аминокислот, причем только несколькими триплетами, составленными из азотистых оснований двух типов. В последующем эволюция кода заключалась в уменьшении количества бессмысленных триплетов и увеличении количества смысловых. Это привело к тому, что большинство триплетов стали «читаться». Завершающая стадия в эволюции кода была связана с увеличением количества аминокислот, подверженных «опознанию» соответствующими нуклеотидами (триплетами), а также с синтезом клетками соответствующих тРНК и активирующих ферментов. Когда количество и структура белков стали такими, что уже ни одна новая аминокислота не могла улучшить селективные преимущества организмов, код «заморозился» в его современном виде.

Что касается митохондриального кода, то его считают более примитивным по сравнению с ядерным. Предполагают, что, например, антикодон УАА в современном митохондриальном коде мог быть также и антикодоном архетипового кода для кодонов, в которых первые два основания являются У, а третье могло быть У, Ц, А или Г. Но можно предполагать, что митохондриальный код возник в результате упрощения в связи с происхождением митохондрий, особенностями белкового синтеза в последних.

Как видно, современные взгляды на происхождение и эволюцию кода пока противоречивы, ибо еще нет экспериментальных данных, которые можно было бы использовать для достаточного обоснования той или иной гипотезы.

7.5 МУТАЦИИ

Мутации (от лат. *mutatio* - перемена) - это изменения генов и хромосом, фенотипически проявляющиеся в изменении свойств и признаков организмов. Мутагенез - процесс образования мутаций во времени и пространстве.

Мутации характерны для всех живых существ, включая человека, у которого они сопровождаются наследственными болезнями. Мутантные организмы могут отличаться от исходных (организмов дикого типа) по самым различным свойствам - морфологическим, физиологическим, биохимическим и др. Например, у микроорганизмов мутации сопровождаются изменением формы колоний, питательных потребностей, отношения к лекарственным веществам и т. д. У насекомых мутанты отличаются от исходных организмов по форме и окраске тела, крыльев, конечностей, глаз, реакции на свет, серологическими свойствами и т. д. У человека мутации приводят к различным отклонениям от нормы и сопровождаются наследственной патологией (см. гл. VIII). Но важно помнить, что мутанты остаются организмом того же вида, что и организм дикого типа, из которого они произошли.

Мутации следует отличать от фенкопий, которые продуцируются факторами среды. Мимикрируя действие генов, они не передаются по наследству. Например, если беременных мышей экспонировать к пониженному атмосферному давлению, то некоторые из особей в пометах таких мышей будут иметь повреждения в мочеполовом тракте, но не передающиеся, однако, по наследству. В случае человека фенкопиями можно считать, например, ненаследуемые повреждения скелета и слепоту, вызываемые ядами и другими вредными факторами воздействия.

Мутации возникают на всех стадиях индивидуального развития организмов и поражают гены и хромосомы как в половых клетках, причем до оплодотворения и после оплодотворения (после первого деления оплодотворенных яйцеклеток), так и в соматических, причем в любой фазе клеточного цикла. Поэтому по типу клеток, в которых возникают мутации, различают генеративные и соматические мутации (соответственно).

Генеративные мутации происходят в генитальных и половых клетках. Если мутация (генеративная) осуществляется в генитальных клетках, то мутантный ген могут получить сразу несколько гамет, что увеличит потенциальную способность наследования этой мутации несколькими особями (индивидуумами) в потомстве. Если мутация произошла в гамете, то, вероятно, лишь одна особь (индивидуум) в потомстве получит этот ген. На частоту мутаций в половых клетках оказывает влияние возраст организма.

Соматические мутации встречаются в соматических клетках организмов. У животных и человека мутационные изменения будут сохраняться только в этих клетках. Но у растений из-за их способности к вегетативному размножению мутация может выйти за пределы соматических тканей. Например, знаменитый зимний сорт яблок «делишес» берет начало от мутации в соматической клетке, которая в результате деления привела к образованию ветки, имевшей характеристики мутантного типа. Затем следовало вегетативное размножение, позволившее получить растения со свойствами этого сорта.

По типу наследования различают доминантные, полудоминантные, кодоминантные и рецессивные мутации. Доминантные мутации характеризуются непосредственным влиянием на организм, полудоминантные мутации заключаются в том, что гетерозиготная форма по фенотипу является промежуточной между формами AA и aa, а для кодоминантных мутаций характерно то, что у гетерозигот A₁A₂ проявляются признаки обоих аллелей. Рецессивные мутации отсутствуют у гетерозигот.

Если доминантная мутация встречается в гаметах, ее эффекты выражаются непосредственно в потомстве. Многие мутации у человека являются доминантными. Они часты у животных и растений.

Например, генеративная доминантная мутация дала начало анкон-ской породе коротконогих овец.

Примером полудоминантной мутации может служить мутационное образование гетерозиготной формы Aa , промежуточной по фенотипу между организмами AA и aa . Это имеет место в случае биохимических признаков, когда вклад в признак обеих аллелей одинаков.

Примером кодоминантной мутации являются аллели 1^A и 1^B , детерминирующие группу крови IV у человека.

В случае рецессивных мутаций их эффекты скрыты в диплоидах. Они проявляются лишь в гомозиготном состоянии. Примером служат рецессивные мутации, детерминирующие генные болезни человека.

Таким образом, к главным факторам в детерминировании вероятности проявления мутантного аллеля в организме и популяции относится не только стадия репродуктивного цикла, но и доминантность мутантного аллеля.

В зависимости от локализации в клетках различают генные (точечные) и хромосомные мутации (рис. 56).

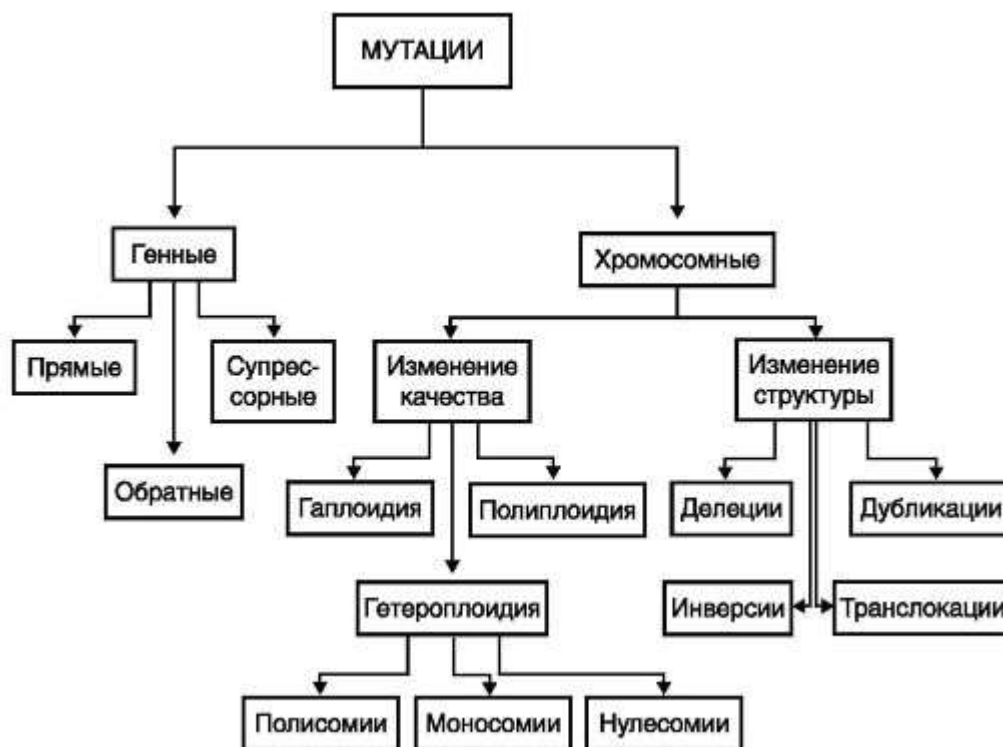


Рис. 56. Классификация мутаций

Генные мутации заключаются в изменениях индивидуальных генов. Поэтому их еще называют точечными мутациями и классифицируют на односайтовые и многосайтовые. Односайтовая мутация затрагивает один сайт, многосайтовая - несколько сайтов генного локуса. Некоторые сайты являются «горячими точками», так как в них происходят концентрированные мутации, что связано с наличием в нуклеотидных последовательностях модифицированных оснований. Последние подвергаются частому дезаминированию, а это ведет к изменениям в последовательностях оснований (см. ниже).

Генные мутации классифицируют также на прямые и обратные (реверсивные), которые одинаково встречаются у организмов всех систематических групп.

Прямые мутации - это те, что инактивируют гены дикого типа, т. е. мутации, которые изменяют информацию, закодированную в ДНК, прямым образом, в результате чего изменение от организма исходного (дикого) типа идет к организму мутантного типа.

Обратные мутации представляют собой реверсии к исходным (диким) типам от мутантных. Эти реверсии бывают двух типов. Первые обусловлены повторными мутациями аналогичного сайта или локуса и их называют истинными обратимыми мутациями. Вторые реверсии представляют собой мутации в каком-то другом гене, которые изменяют выражение мутантного гена в сторону исходного типа, т. е. повреждение в мутантном гене сохраняется, но он как бы восстанавливает свою функцию. Такое восстановление (полное или частичное) фенотипа, вопреки сохранению первоначального генетического повреждения (мутации), получило название супрессии, а обратные мутации называются супрессорными (внегенными). Как правило, супрессия происходит в результате мутаций генов, кодирующих синтез тРНК и рибосом.

Большинство генов довольно устойчивы к мутациям, однако известны гены, которые мутируют очень часто.

Спонтанные замены азотистых оснований возникают в ДНК в результате «ошибок», совершаемых ДНК-полимеразой и сопровождающихся неправильным спариванием оснований. Одно из объяснений этой «ошибочности» было дано Д. Уотсоном и Ф. Криком еще в 1953 г. и сводится к признанию в ошибочном спаривании роли аутомерных форм (структур, в которых протон перешел на место, противоположное обычной водородной связи) естественных оснований. Следовательно, структурные основы для мутаций в виде замен оснований обеспечивают таутомеры естественных оснований.

Хромосомные мутации связаны с изменениями числа и структуры хромосом.

Изменения в числе хромосом определяются добавлением или уменьшением всего набора хромосом, ведущим к полиплоидии или гаплоидии (соответственно), а также добавлением или удалением одной или больше хромосом из набора, что ведет к гетероплоидии или анеуплоидии (моносомии, трисомии и другим полисомиям), тогда как изменения в структуре хромосом определяются перестройками (абберациями) их структуры.

Полиплоидия - это хромосомная мутация в виде увеличения числа полных гаплоидных наборов хромосом. У полиплоидов каждая хромосома представлена более чем двумя гомологами. Известны три-плоидия ($3n$), тетраплоидия ($4n$), пентаплоидия ($5n$) и т. д. Наиболее часто полиплоидия встречается у растений, поскольку для них характерны гермафродитизм и апомиксис. Почти третья часть всех видов диких цветковых растений это полиплоиды. Типичными являются полиплоиды различных видов пшениц, у которых соматические числа $2n$ - 14, 28 и 42 при основном гаметном числе $n = 7$. К полиплоидам относят картофель, табак, белый клевер, люцерну и другие растения. Родственные виды, наборы хромосом которых представляют ряд возрастающего увеличения (кратного) основного числа хромосом, составляют полиплоидные ряды.

Полиплоиды, происходящие от диплоидных организмов аналогичного вида, называют автополиплоидами. Искусственные полиплоиды, полученные из гибридов диплоидных растений, относящихся к далеко отстоящим друг от друга видам, называют аллополиплоидами. В природе встречаются как автополиплоиды, так и аллополиплоиды, однако географическое распределение полиплоидов обычно отличается от распределения их диплоидных «родственников». Например, флора острова Шпицберген содержит очень высокий процент полиплоидных рядов, тогда как в других местах количество их меньше

по сравнению с диплоидами. Полиплоидия растений имеет хозяйственную ценность (увеличенный размер плодов, большая сахаристость, лучшая сохранность и др.).

У животных полиплоидия очень редка. Она встречается у земляных червей, размножающихся партеногенетически (обнаружены полиплоидные ряды с основными числами 11, 16, 17, 18 и 19 хромосом), у некоторых членистоногих, рыб и земноводных. В частности, она описана у морских креветок. Женские особи саламандр отдельных видов, которые имеют крупные эритроциты с ядрами, продуцируют триплоидные личинки с 42 хромосомами, тогда как саламандры с малыми ядерными эритроцитами продуцируют диплоидные личинки с 28 хромосомами. Все тихоокеанские лососевые рыбы являются полиплоидами.

Сирийский хомячок (*Mesocricetus awantus*), у которого $2n = 44$, является аллополиплоидом, возникшим в результате естественной гибридизации между европейским хомяком (*Cricetus 2n = 22*), и хомяком, принадлежащим к одному из азиатских видов (*Cricetus griseus, 2n = 24*).

Полиплоидия встречается также у человека в пренатальном периоде развития. В частности, известно много сообщений об обнаружении триплоидии и тетраплоидии в клетках абортусов. Имеющиеся данные позволяют считать, что триплоидия встречается у 20% абортусов, а тетраплоидия - у 6% абортусов.

Редкость полиплоидии у раздельнополых животных, по-видимому, определяется тем, что она нарушает нормальные соотношения ауто-сом и половых хромосом в зиготах.

Кроме авто- и аллополиплоидии в соматических клетках ряда многоклеточных организмов установлена эндополиплоидия, характеризующаяся увеличением числа хромосом в покоящемся ядре (при отсутствии митоза). От полиплоидии следует отличать псевдополиплоидию отдельных растений и насекомых, возникающую в результате однократного или многократного деления компонентов генома, когда центромеры имеют диффузный характер.

Гаплоидия - это мутация в виде уменьшения всего набора хромосом. Свыше 800 видов найдена также в основном у растений (пшеница, кукуруза и др.). У животных она очень редка, у человека неизвестна.

Мутацию в виде нарушений нормального количества хромосом из-за добавления или удаления одной или больше хромосом в какой-то хромосомной паре называют *гетероплоидией* или *ане-уплоидией*. Среди гетероплоидов известны полисомии, когда какая-либо пара хромосом становится триплектом или более моно-сомии, когда хромосомная пара теряет один гомолог, и нулесомии, когда теряется вся хромосомная пара. Эти мутации широко распространены как у животных, так и у растений. В частности, трисомии и моносомии обнаружены у человека, собак и других животных, а также у многих плодовых, зерновых и овощных растений. Часто трисомии, как и моносомии, обнаруживают в клетках абортусов.

Мутации, поражающие структуры хромосом, называют хромосомными перестройками или чаще абберациями. Среди мутаций, затрагивающих структуры хромосом, различают делеции, дубликации, инверсии и транслокации (рис. 57).

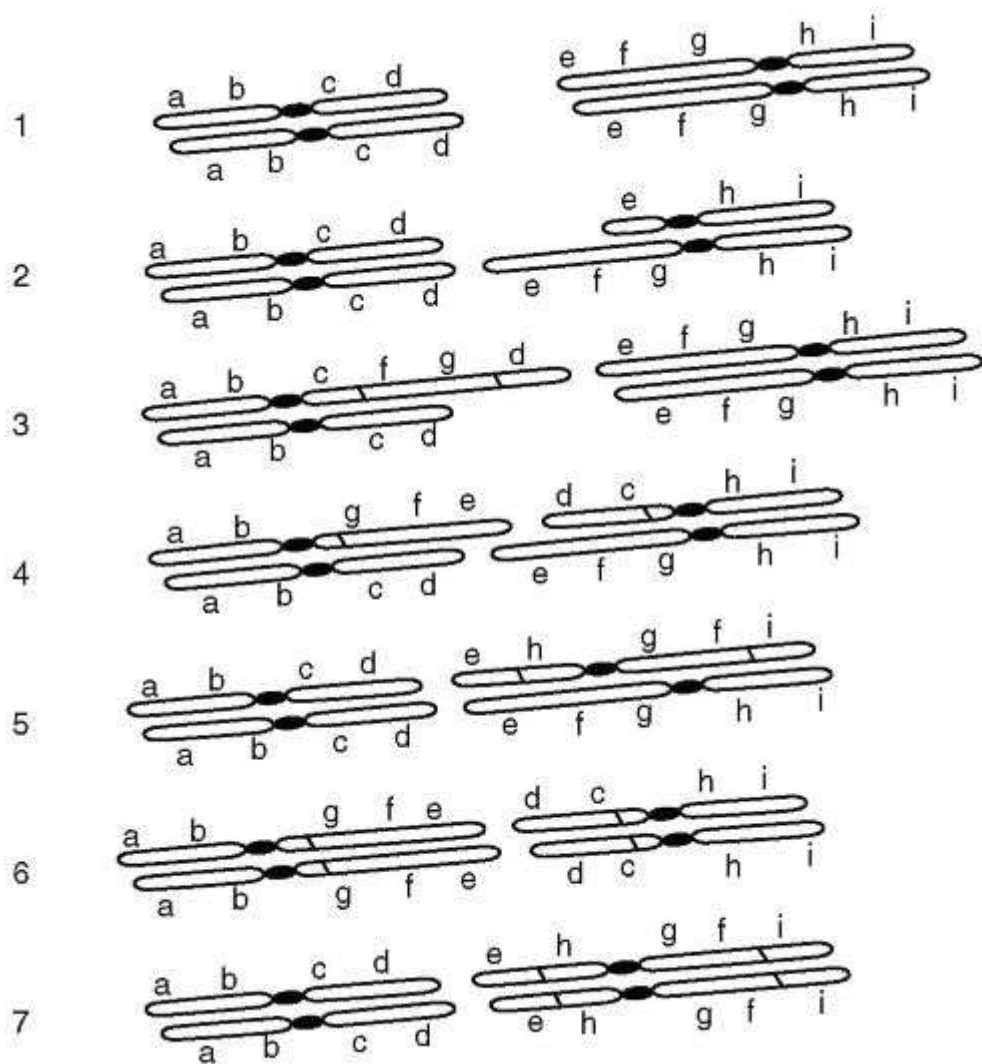


Рис. 57. Хромосомные aberrации: 1 - нормальная хромосома; 2 - делеция; 3 - дубликации; 4 - гетерозиготные транслокации; 5 - гетерозиготные инверсии; 6 - гомозиготные транслокации; 7 - гомозиготные инверсии. Центромеры показаны крупными темными зонами

Делеции представляют собой потери сегмента хромосомы, несущего один или несколько генов. Они являются наиболее частой и опасной для человека формой генетических макроповреждений. Большие делеции заключаются в потере одного или нескольких генов и даже блоков генов. У гаплоидных организмов крупные делеции летальны. Эффект делеции у диплоидных организмов зависит от числа деле-тированных генов, количественных потребностей в продуктах пораженных генов, позиции генов среди функционально координированных генных групп и др. В диплоидных клетках или в организмах, гомозиготных по данной делеции, последняя летальна.

Дубликации (добавления) представляют собой добавления (удлинения) какого-либо сегмента хромосомы, несущего один или несколько генов, в результате того, что один и тот же сегмент хромосомы может быть повторен несколько раз. Это повтор может быть малым, касаясь одиночного гена, или большим, затрагивая большое количество генов. Дубликации часто безвредны для их носителей. Предполагают, что они способствуют формированию полигенов или являются способом введения новых генов в геномы. Некоторые дубликации, однако, вредны и даже летальны (см. гл. VIII).

Инверсии заключаются в поворотах на 180° сегментов, освобождающихся в результате парных разрывов в хромосомах. Если инвертированный сегмент не содержит

центромеру, эту мутацию называют парацентрической инверсией, если же такой сегмент содержит центромеру, такую мутацию называют перицентрической. Инверсии оказывают влияние на мейоз, что приводит к пониженной фер-тильности гибридов. Описаны отдельные наследственные аномалии, вызываемые этой мутацией (см. гл. VIII).

Транслокация - это обмен частями (сегментами) гомологичной и негомологичной хромосом, образованными разрывами по длине последних. Транслоцируемые сегменты могут иметь разные размеры - от небольших до значительных.

В зависимости от происхождения различают спонтанные и индуцированные генные и хромосомные мутации.

Спонтанными называют генные и хромосомные мутации, возникающие в нормальных (природных) условиях, на первый взгляд, без видимых причин, тогда как индуцированными называют те мутации, которые возникают в результате экспонирования клеток (организмов) к мутагенным факторам.

Спонтанные мутации возникают самопроизвольно и имеют случайный (ненаправленный) характер во времени и пространстве. Индуцированными являются те мутации, которые возникают после обработки клеток (организмов) мутагенными факторами - физическими, химическими и биологическими. Большинство этих факторов либо прямо реагирует с азотистыми основаниями в молекулах ДНК, либо включается в нуклеотидные последовательности.

Среди физических мутагенов различают ионизирующую радиацию и ультрафиолетовое излучение (УФ), входящие в ту часть электромагнитного спектра, который содержит волны более короткие и с большей энергией, чем видимый свет (ниже 0,1 нм).

Таблица 15. Частоты мутаций разных организмов

Организм	Количество пар оснований на геном	Частота мутаций на репликацию оснований пары	Общая частота мутаций
ФагТ4	$1,8 \cdot 10^6$	$1,7 \cdot 10^{-3}$	$3,0 \cdot 10^{-3}$
<i>E. coli</i>	$4,5 \cdot 10^6$	$2,0 \cdot 10^{-10}$	$0,9 \cdot 10^{-3}$
<i>N. crassa</i>	$4,5 \cdot 10^7$	$0,7 \cdot 10^{-11}$	$2,9 \cdot 10^{-4}$
<i>D. melanogaster</i>	$2,0 \cdot 10^8$	$7,0 \cdot 10^{-11}$	0,8

Ионизирующие излучения - это рентгеновское излучение (X-лучи), протоны и нейтроны, а также α , β и γ -лучи, освобождаемые радиоактивными элементами изотопов (^{32}P , ^{14}C , ^3H , кобальт-90 и др.). Они обладают высокой энергией и могут проникать в ткани, в которых сталкиваются с атомами и вызывают освобождение электронов, оставляя позитивно заряженные свободные радикалы или ионы. В свою очередь эти ионы сталкиваются с другими молекулами, вызывая освобождение дальнейших электронов. Поэтому вдоль трека каждого высокоэнергетического луча формируется стержень ионов, проходящий в живые ткани.

Мутагенный эффект ионизирующей радиации вызывается повышенной реактивностью атомов, присутствующих в ДНК. Ионизирующие излучения индуцируют генные мутации (транзиции, трансверсии, делеции, включения), а также хромосомные разрывы, сопровождающиеся транслокациями и другими абберациями. В случае острого облучения человека погибает большинство сперма-тогоний, но сперматоциты выживают,

в результате чего в первые 6 недель после облучения происходит снижение фертильности, за которым следует бесплодие (2-3 месяца). Должна быть обеспечена защита в течение нескольких недель до и после зачатия.

Большую опасность представляют рентгенодиагностика и рентгенотерапия брюшной полости и области таза. Поэтому зачатие в течение нескольких недель до и после облучения должно быть исключено.

Для человека удваивающаяся доза ионизирующего излучения по генным мутациям составляет 1 грей, по хромосомным aberrациям (транслокациям) - 0,15 грея. Характерной особенностью ионизирующего излучения является также то, что для него отсутствует пороговость в дозе, а также то, что оно обладает коммулятивным эффектом.

Ультрафиолетовое излучение характеризуется меньшей энергией, проникает только через поверхностные слои клеток животных и растений и не вызывает ионизации тканей. Мутагенные эффекты УФ-излучения также вызваны повышенной реактивностью атомов, присутствующих в молекулах ДНК. Оно не опасно для половых клеток человека, так как поглощается кожей. УФ-излучение способствует образованию в клетках кожи тиминовых димеров, мутагенный эффект которых заключается в том, что они вызывают мутации не прямо, а нарушением точности репликации ДНК.

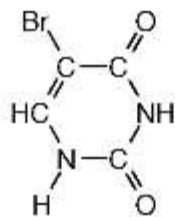
Химическими мутагенами являются органические и неорганические кислоты, щелочи, перекиси, соли металлов, этиленамины, формальдегиды, фенолы, акридиновые красители, алкилирующие соединения, аналоги пуриновых и пиримидиновых оснований и др. В частности, известны аналоги оснований (5-бромурацил, 2-аминопурин), химические факторы которых изменяют структуру и спаривание оснований (азотистая кислота, нитрозогуанидин, метилметансульфат, этилметансульфанат, интеркалирующие агенты (акридин оранжевый, профлавин, этидиум бромид), агенты, изменяющие структуру ДНК (псорален, пероксиды) (форм. 9). Считают, что для действия химических мутагенов характерна поро-говость. Одни химические мутагены действуют как на реплицирующуюся, так и на покоящуюся ДНК, тогда как другие только на реплицирующуюся ДНК. Примером мутагенов, вызывающих изменения и в реплицирующейся, и в покоящейся ДНК, являются алкилирующие соединения (метилметансульфонат, этилметансульфонат, нитрозогуанидин) и азотистая кислота. К мутагенам, действующим на реплицирующуюся ДНК, относят аналоги азотистых оснований и акридиновые красители.

Многие химические мутагены нарушают мейоз, что приводит к нерасхождению хромосом, а также вызывают разрывы хромосом и генные мутации. Например, трипфлавин действует на все стадии развития половых клеток, нитрозогуанидин - перед мейозом, а тре-нинон - после мейоза.

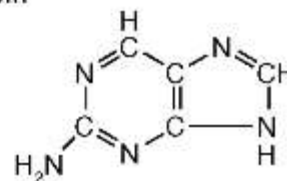
Некоторые из химических немутагенных соединений становятся мутагенами, попав в организм, как, например, циклофосфамид.

Заслуживают внимания химические вещества, используемые в качестве лекарственных соединений. Так, после лечения алкилирующими соединениями необходимо избегать зачатия в первые 3 месяца. Известны указания на мутагенность оральных химических контрацептивов, а также некоторых соединений, входящих в косметические средства и в консерванты продуктов питания.

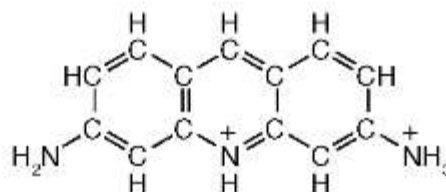
5-бромурацил



2-аминопури́н



Профлавин



Формула 9

Биологическими мутагенами называются вирусы, которые вызывают хромосомные aberrации, а также транспозлируемые генетические элементы, которые вызывают генные и хромосомные мутации.

В экспериментальной работе используют разные способы получения сайтонаправленных индуцированных мутаций. В частности, широко распространен мутагенез *in vitro* клонируемой ДНК. Для этого последнюю обрабатывают нуклеазами или химическими мутагенами. Кроме того, известны методы мутагенеза химически синтезируемой ДНК. Наконец, возможно получение в стволовых клетках хромосомных aberrаций генно-инженерным методом.

От мутаций существенно отличается генетический импринтинг, при котором экспрессия гена зависит от родительского происхождения. Импринтинговые гены встречаются в районах хромосом с различиями в аллелях. В отличие от мутаций генетический импринтинг изменяет регуляцию генов.

7.6 МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ МУТАЦИЙ

Механизмы полиплоидии заключаются в том, что она является результатом извращений одного или более митотических делений, сопровождающихся удвоением хромосом, или результатом нерасхождения всего набора хромосом, ведущего к диплоидным гаметам. Нерасхождение у женщин отмечается в 80% случаев, а у мужчин - в 20% случаев, причем как в первом, так и во втором мейотическом делении.

Механизмы гетероплоидии связаны с разрывами хромосом или хроматид и заключаются в изменениях последовательности генных локусов на хромосомах. У человека трисомии объясняются нерасхождением хромосом как в первом, так и во втором мейотическом делении.

Молекулярные механизмы хромосомных мутаций нуждаются в дополнительных исследованиях.

Молекулярные механизмы генных мутаций заключаются в изменениях последовательности азотистых оснований в молекулах ДНК. Эти изменения происходят в результате замен, делеций (выпадений), включений и дупликаций оснований.

Изменения, связанные с заменой оснований, классифицируют на простые и перекрестные замены (табл. 16).

Таблица 16. Типы замен оснований

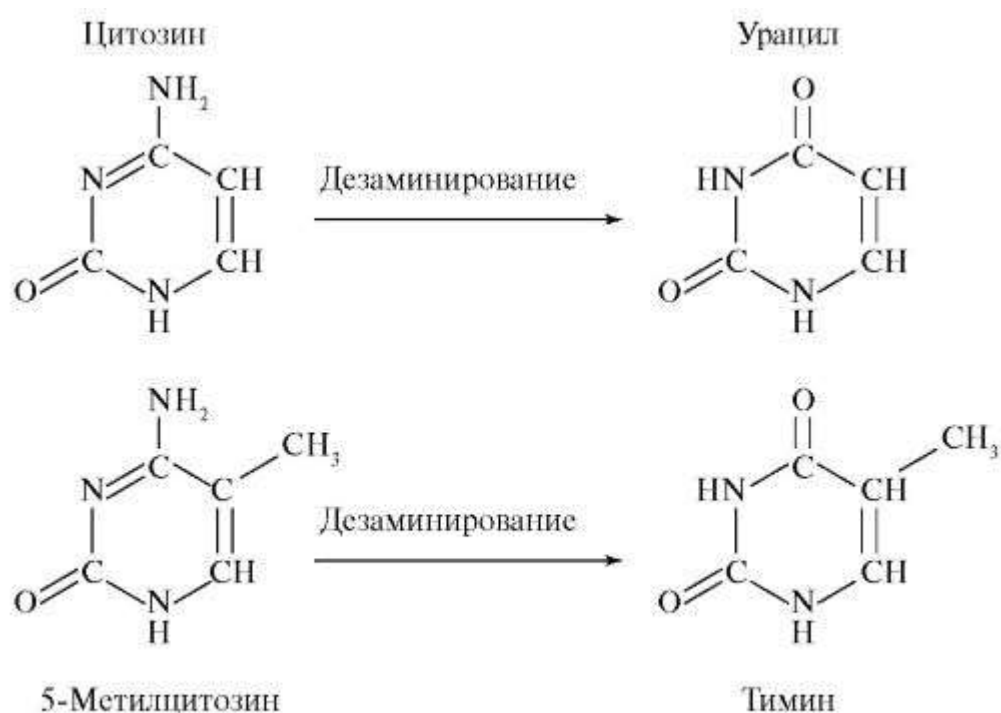
Исходное основание	Основание, занявшее место исходного	Тип замены
Пурин	Другой пурин	Простая замена (транзиция)
Пиримидин	Другой пиримидин	То же
Пурин	Любой пиримидин	Перекрестная замена (трансверсия)
Пиримидин	Любой пурин	То же

Простые замены, или транзиции, заключаются в замене пурина на пурин и наоборот, а в двухцепочечной молекуле ДНК-пары А-Т на пару Г-Ц и наоборот. Транзиции осуществляются при репликации ДНК без изменения ориентации пурин-пиримидин в двухцепочечной молекуле.

Перекрестные замены, или трансверсии, связаны заменой в ДНК пурина на пиримидин и наоборот. Замещающий пиримидин спаривается с пурином, так что в двухцепочечной молекуле ДНК оказывается пара пиримидин-пурин вместо пары пурин-пиримидин. Следовательно, трансверсии приводят к новым ориентациям пар пурин-пиримидин и заключаются в замене в двухцепочечной молекуле ДНК пары А-Т на пару Ц-Г и наоборот; пары А-Т на пару Т-А и наоборот; пары Т-А на пару Г-Ц и наоборот, а также пары Г-Ц на пару Ц-Г и наоборот.

Спонтанные замены азотистых оснований происходят очень редко. Например, в соответствии с существующими расчетами у человека за год случается около 10-20 спонтанных замен оснований, причем одна замена может быть повторена на каждые 10 тыс. генов лишь 50 раз на протяжении времени в 1 млн лет. Можно полагать, что такая чрезвычайно низкая частота замен оснований в ДНК присуща как животным (млекопитающим), так и человеку.

Эти «ошибки» спаривания происходят либо при включении 5-бром урацила в ДНК («ошибки» включения), либо при репликации ДНК после его включения («ошибки» репликации). Следовательно, время «ошибок» определяет характер транзиции. «Ошибки» спаривания, индуцируемые 5-бром урацилом, ведут к транзициям от пары Г-Ц к паре А-Т и наоборот (от А-Т к Г-Ц). Подобные транзиции индуцируются также 2-аминопурином.



Формула 11

Замены оснований приводят к изменениям смысла кодонов, вследствие чего они приобретают способность кодировать другую аминокислоту (миссенс-мутации). Например, замена в триплексе ГУА, содержащаяся в гене β-гемоглобина, урацила на аденин (транспозиция), сопровождается тем, что в цепи β-гемоглобина вместо валина оказывается глутаминовая кислота. Это ведет к превращению гемоглобина в новый вариант мутантного гемоглобина (например, типа Бристоль). В результате замен оснований возникают также нонсенс-мутации, когда на измененных кодонах обрывается чтение информации гена (как правило, такими кодонами являются триплексы УАГ, УАА и УГА). Одновременно в результате замен образуются кодоны, сохраняющие исходный смысл.

Замены могут встречаться в интронах или в районах регуляции транскрипции, трансляции и сплайсинга.

Делеции и включения одного или нескольких азотистых оснований в нуклеотидных последовательностях ДНК могут быть ошибками репликации ДНК или индуцироваться акридиновыми красителями. Такие изменения называют мутациями сдвига рамки, ибо они приводят к сдвигу «рамки чтения» кода гена. Включаясь между соседними основаниями, акридин оранжевый заставляет их «раздвигаться» на расстояние 6-8 А. Если акридин оранжевый присутствует в поли-нуклеотидной цепи-шаблоне, то результатом будет добавление основания в новую цепь в процессе репликации ДНК. Если же акридин оранжевый присутствует во время репликации, он может включиться в новую цепь вместо основания, маскируя противоположное основание в цепи-шаблоне, и затем выйти. Это приводит к тому, что вновь реплицированной цепи будет не хватать основания, т. е. она будет реплицирована с делецией по основанию. Делеции могут затрагивать несколько оснований. Например, делеции 15 нуклеотидов ведут к утрате в белке 5 аминокислот.

Дубликации (добавление) 1-2 оснований могут приводить также к мутациям со сдвигом «рамки чтения». Если дубликации происходят внутри гена, то «рамка считывания» кода нарушается на большом протяжении.

Особую форму молекулярных механизмов генных мутаций представляют повторы триплетных азотистых оснований. Наличие в молекулах ДНК повторов триплетов оснований сопровождается нарушениями нормального цикла репликации ДНК, с одной стороны, и аномальным синтезом белка (из-за повторов аминокислоты, кодируемой повторяющимся триплетом). Например, мутации гена, контролирующего белок хантингтон, недостаток которого у человека сопровождается болезнью Хантингтона, заключаются в резком увеличении повторов триплета ЦАГ.

Делеции и дубликации азотистых оснований представляют собой молекулярный механизм и мутации митохондриальной ДНК человека. Установлено, что из мтДНК могут быть делетированы сегменты длиной около 5000 пар оснований.

Мутации могут изменять нормальный импринтинг. Импринтинг встречается во многих районах хромосом.

7.7 ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОВРЕЖДЕНИЙ ДНК

Мутагенные и летальные эффекты мутагенов обусловлены структурными повреждениями, которые они вызывают в молекулах

ДНК. Однако эти повреждения часто подвержены восстановлению. Процесс реконструкции повреждений ДНК называют восстановлением или репарацией ДНК.

Будучи чувствительными к тому или иному виду излучения, клетки реагируют на УФ-облучение тем, что в их ДНК образуются повреждения, главные из которых представляют собой фотохимические изменения в пиримидиновых основаниях, переходящие в пиримидиновые димеры, в частности в тиминовые. Последние образуются за счет ковалентно связанных соседних тиминовых оснований в одной и той же цепи молекулы посредством присоединения углерода к углероду. Помимо тиминовых димеров, в ДНК облученных клеток происходит формирование также цитозин-тиминовых и цитозин-цитозиновых димеров, однако частота их является меньшей. Димеризация фланкирующих оснований в гене сопровождается затруднением транскрипции. Она ведет также к мутациям. В результате этого клетка может погибнуть или подвергнуться малигнизации.

Один из механизмов восстановления повреждений ДНК действует у многих видов организмов, включая человека, и состоит в том, что экспонирование в видимом свете клеток, предварительно обработанных УФ-излучением, приводит к снижению летального эффекта в несколько раз, т. е. к реактивации функций облученных клеток. Это реактивирующее действие видимого света связано с расщеплением (мономеризацией) пиримидиновых димеров, причем этот процесс обеспечивается светозависимым фотореактивирующим ферментом (рис. 58).

Другой механизм удаления димеров пиримидиновых оснований из ДНК облученных клеток получил название темновой репарации или вырезания - восстановления. Так же как и фотореактивация, он представляет собой ферментативный процесс, но более сложный, притом проходящий в темноте (рис. 59). Этот механизм заключается в том, что тиминовые димеры подвергаются «вырезанию» из цепи ДНК, в которой остаются «бреши», «залатываемые» восстановительным синтезом ДНК при участии ДНК-полимеразы и использовании противоположной цепи в качестве шаблона. Конечный этап в удалении пиримидиновых димеров из ДНК-облученных клеток путем «вырезания» и «залатывания» «брешей» состоит в смыкании вновь реплицированного участка ДНК с соседними поврежденными участками и «замазывании» сахарофосфатных скелетных связей посредством фермента ДНК-лигазы.

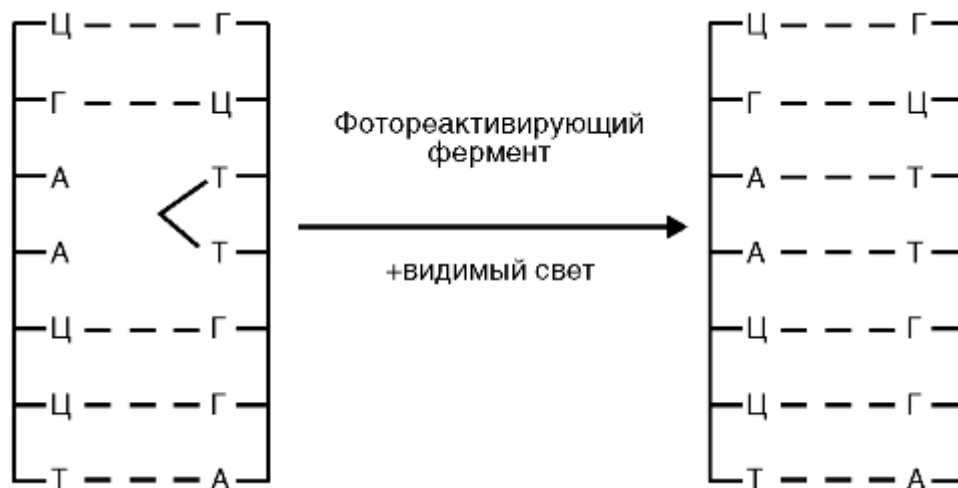


Рис. 58. Фотореактивация индуцированных УФ-излучением пиримидино-вых димеров в присутствии видимого света

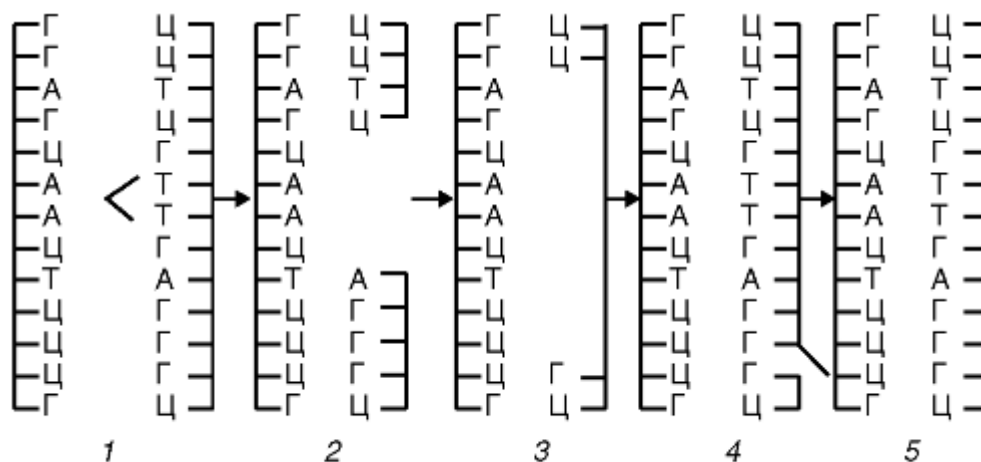


Рис. 59. Вырезание из ДНК пиримидиновых димеров, индуцированных УФ-излучением:

1 - тиминный димер; 2 - «бреши» в цепи; 3 - расширение «бреши»; 4 - заполнение «бреши» восстановительным синтезом; 5 - «замазывание» одноцепочечного разрыва Третий механизм восстановления повреждений ДНК называют пострепликационным или рекомбинационным восстановлением (рис. 60). Он заключается в том, что синтез ДНК в УФ-облученных клетках идет с нормальной скоростью вдоль хромосомы лишь до димера, перед которым замедляется на несколько секунд, после чего начинается вновь, но на другой стороне димера. Поскольку ДНК-полимераза перескакивает через димер, то в дочерней цепи образуется «бреши». Вследствие этого район, содержащий димер в одном дуплексе, будет интактным в сестринском дуплексе, т. е. в дочерних молекулах ДНК одна цепь содержит пиримидиновые димеры, тогда как в другой присутствуют бреши, которые фактически являются вторичными повреждениями. Следовательно, район, содержащий димеры в одном дуплексе, полностью сохраняется в сестринском дуплексе. Этот процесс заканчивается рекомбинацией вдоль молекулы ДНК после ее репликации, при которой дочерняя цепь, несущая в каком-либо участке «бреши», спаривается с другой дочерней цепью (комплементарной), несущей «бреши» в другом месте. Это спаривание позволяет провести восстановительный синтез, чтобы обеспечить восстановление правильной последовательности района в каждой бреши. В качестве шаблона используется соответствующий интактный район другой дочерней цепи.

Рекомбинационные события на уровне каждой «брешы» приводят к реконструкции интактной молекулы ДНК, способной к дальнейшей репликации.

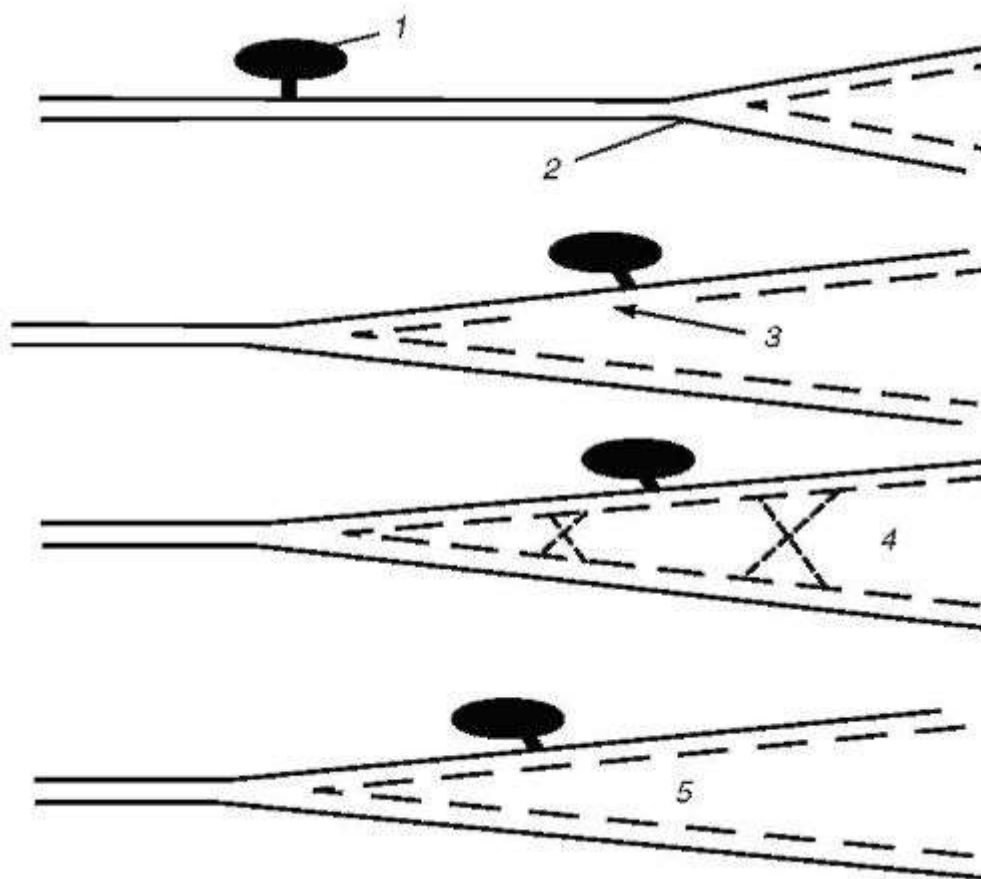


Рис. 60. Пострепликационное восстановление ДНК: 1 - поврежденное основание; 2 - точка репликации ДНК; 3 - «брешь»; 4-рекомбинация между дочерними хромосомами; 5 - полное восстановление ДНК (но поврежденное основание сохраняется)

У человека известен синдром «ксеродерма пигментозум», который характеризуется чрезвычайной чувствительностью кожи к солнечному свету, в результате чего она подвергается избыточной пигментации, а затем часто происходит и малигнизация кожных клеток. Возникновение этого синдрома связано с дефектом способности вырезать тиминные димеры из ДНК. Известен также синдром Блума, заключающийся в повышенной чувствительности индивидов к солнечному свету и связанный с повышением сестринских хрома-тидных обменов в их геномах. Этот синдром также связан с дефектом восстановления ДНК.

Нормально повреждения ДНК, индуцированные солнечным светом (УФ-компонентом), восстанавливаются «вырезанием-восстановлением».

Некоторые из потенциально летальных или вторичных повреждений, индуцируемых рентгеновским излучением, могут быть восстанавливаемыми посредством рекомбинации или какого-либо другого механизма, в котором участвуют ферменты-рекомбиназы. Предполагается также, что в отличие от повреждений ДНК, индуцированных УФ-излучением, повреждения, индуцированные рентгеновским излучением, подвержены восстановлению (через рекомбинацию) еще до первой постлучевой репликации. Повреждения, вызываемые в ДНК химическими мутагенами, также восстанавливаются с помощью того или иного механизма. Каждый из механизмов восстановления ДНК является, по существу, системой защиты ДНК. В то же время восстановление ДНК часто сопровождается ошибками, проявляющимися в форме мутаций.

Вопреки тому что ДНК является хранителем генетической информации, она обладает ограниченной химической стабильностью. В клетках с довольно высокой частотой встречаются гидролиз, окисление и неэнзиматическое метилирование ДНК. Эти реакции взаимодействуют с восстановлением ДНК. Предполагают, что спонтанный распад ДНК - главный фактор в спонтанном мутагенезе, карциногенезе и старости.

Вероятно, ДНК кодирует коррекцию собственных ошибок.

7.8 ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ

Сведения о регуляторных механизмах экспрессии генов по большей части получены в результате изучения самого простейшего образца контроля активности генов, каким является контроль, распространяемый на последовательность реакции в биосинтезе, осуществляемом микроорганизмами. Известно два механизма, один из которых контролирует активность ферментов, тогда как второй - синтезирует ферменты (синтез специфических белков).

Сущность контроля (регуляции) активности ферментов иллюстрируется примером биосинтеза изолейцина, ранним предшественником которого является треонин и превращение которого в изолейцин осуществляется в результате пяти последовательных реакций с участием ферментов. Если к культуре бактерий, обладающих самостоятельной способностью синтезировать аминокислоты, в том числе изолейцин, прибавить изолейцин, это приведет к прекращению клетками синтеза данной аминокислоты. Ростовые потребности клеток в это время обеспечиваются лишь экзогенным изолейцином. Механизм этого явления заключается в ингибировании (подавлении) активности фермента, катализирующего превращение треонина в последующий предшественник изолейцина. Синтез восстанавливается лишь тогда, когда экзогенный изолейцин истощается в среде.

Уникальность этого явления связана с тем, что ингибитор (конечный продукт) и нормальный субстрат имеют различную структуру и не конкурируют за один и тот же сайт связывания на ферменте. Можно сказать, что фермент несет два сайта связывания, один из которых специфичен для субстрата, другой - для ингибитора. Нормально субстрат прикрепляется к активному сайту фермента. Однако если к этому специфическому сайту прикрепляется ингибитор, то наступает структурное превращение (транзигция) в ферменте, вследствие чего нормальный субстрат больше не прикрепляется, что блокирует активность фермента, катализирующего конец биосинтеза, либо одну из его стадий. Это явление получило название *аллостерической транзигции* (рис. 61).

В основе аллостерического взаимодействия лежит любое изменение в активности фермента, вызываемое избирательным связыванием на втором сайте фермента, причем этот сайт не перекрывает сайта на ферменте для связывания субстрата. Фермент, по существу, становится химическим трансдуктором, позволяющим взаимодействие между двумя молекулами - ингибитором и субстратом, которое другим способом исключено. Определенные ферменты чувствительны к активированию при соединении их с эффекторной молекулой, отличной от каталитического субстрата. Кроме того, определенные ферменты чувствительны к активированию одним метаболитом и подавлению другим. Поскольку возможны мутации, которые могут поражать один ингибиторный сайт, не затрагивая другого, фенотипически они проявляются в резистентности клеток к ингибированию конечным продуктом и в выработке ими больших количеств конечного продукта. Таким образом, аллостерическая транзигция обеспечивает исключительно гибкую систему регуляции активности ферментов.

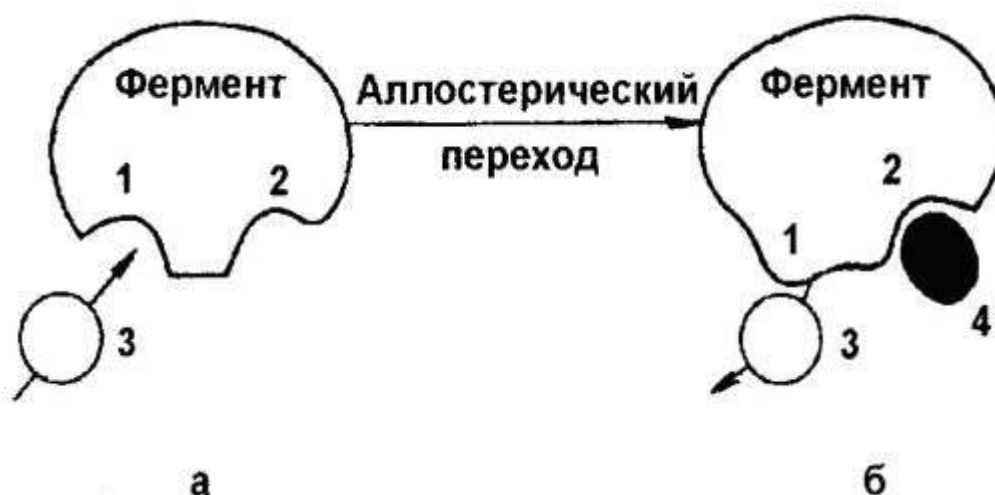


Рис. 61. Аллостерический переход: *а* - активный фермент:

1 - активный центр фермента, к которому присоединяется субстрат *3*;

2 - активный центр фермента, к которому присоединяется ингибитор *4*;

б - неактивный фермент: *1* - измененный активный центр

Синтез ферментов регулируется с помощью индукции и репрессии ферментов, заключающихся в стимуляции или подавлении синтеза специфических ферментов как ответной реакции на добавление в среду компонента, повышающего концентрацию эффектора в клетке.

Примером индукции ферментов является случай с ферментами бактерий, обеспечивающих утилизацию лактозы. Бактерии приобретают способность сбраживать лактозу после некоторого культивирования в присутствии этого углевода. Это определяется синтезом ими β -галактозидазы, которая расщепляет лактозу или другой β -галактозид, а также β -галактозидпермеазы и β -галактозидтрансацилазы, обеспечивающих проникновение субстрата в клетку. Следовательно, лактоза индуцирует синтез ферментов, причем этот синтез является координированным.

Примером репрессии ферментов может служить синтез триптофана, который образуется из анраниловой кислоты с участием анранилатсинтетазы. Если бактерии посеять в среду, в которой в качестве источника азота и углерода содержатся NH_4Cl и глюкоза соответственно, то они очень хорошо растут и самостоятельно синтезируют триптофан (как и другие аминокислоты). Но если в среду добавить экзогенный триптофан, то бактерии перестают синтезировать эту аминокислоту. Важно заметить, что добавление триптофана останавливает синтез всех ферментов, участвующих в его биосинтезе. Таким образом, конечный продукт подавляет весь биосинтез.

Опираясь на данные об индукции и репрессии белков, французские ученые Ф. Жакоб и Ж. Моно (1961) сформулировали модель генетического контроля синтеза белков; ее компонентами являются гены структуры, регуляции и операторные гены, а также цитоплазматический репрессор. По этой модели молекулярная структура белков определяется генами структуры, первичный продукт которых - мРНК. Синтез мРНК может быть начат лишь на определенном пункте цепи ДНК (оператора), от которого может зависеть и транскрипция нескольких сцепленных структурных генов. Группа генов, транскрипционная активность которых координируется одиночным оператором, представляет собой оперон, являющийся единицей первичной транскрипции и единицей координированной экспрессии генов. Существуют также гены-регуляторы. Под контролем того или иного гена-регулятора продуцируется цитоплазматический фактор-репрессор, который обладает реверсивной способностью связываться со специфическим

оператором. Благодаря этому связыванию комбинация репрессора и оператора блокирует начало транскрипции всего оперона (формирование мРНК), контролируемой оператором, и, следовательно, предотвращает синтез белков, управляемый структурными генами, принадлежащими оперону.

Репрессор обладает свойством специфически связываться (реагировать) с малыми молекулами (эффекторами). В случае индуцибельных ферментных систем репрессор связывается с оператором и блокирует транскрипцию оперона. Присутствие эффектора (индуктора) связывает (инактивирует) репрессор, и это приводит к тому, что происходит транскрипция и трансляция генов оперона. Другими словами, репрессор, соединенный с эффектором, теряет родство к оператору и не связывается с ним, а это сопровождается активацией оперона. В случае репрессибельных ферментов репрессор сам по себе неактивен, т. е. не имеет родства к оператору и не блокирует транскрипцию оперона. Он активируется лишь в результате комбинации (соединения) с конечным продуктом в биосинтезе, в результате чего блокирует транскрипцию оперона. Следовательно, транскрипция оперона происходит в отсутствие эффектора (конечного продукта), тогда как присутствие эффектора сопровождается ингибированием оперона.

Регуляторные механизмы в случае индуцибельных и репрессибельных систем имеют негативный характер, так как подавляют синтез специфических белков. Регуляторный механизм оперирует на генетическом уровне, контролируя частоту синтеза мРНК.

Опероны классифицируют на *катаболизирующие (индуцибельные)* и *синтезирующие (репрессибельные)*. Примером катаболизирующих оперонов является лактозный оперон (рис. 62), в состав которого входят структурные гены *z*, *y* и *a*, кодирующие β -галактозидазу, β -пермеазу и β -транс ацетилазу соответственно, ген-регулятор *i*, кодирующий синтез репрессора (белок молекулярной массой 37 200, состоящий из четырех идентичных единиц, содержащих по 347 аминокислотных остатков), протомотр, к которому присоединяется РНК-полимераза, и ген-оператор, управляющий функционированием структурных генов. Механизм регуляции лактозного оперона заключается в том, что в отсутствие индуктора (лактозы) репрессор активен, т. е. связан с оператором, и это блокирует транскрипцию полигенной мРНК. При наличии в среде индуктора репрессор теряет активность, т. е. связывается с индуктором, в результате чего оператор становится свободным (деблокируется) и происходит транскрипция мРНК. Следовательно, лактозный оперон контролируется негативно путем контроля частоты синтеза мРНК.

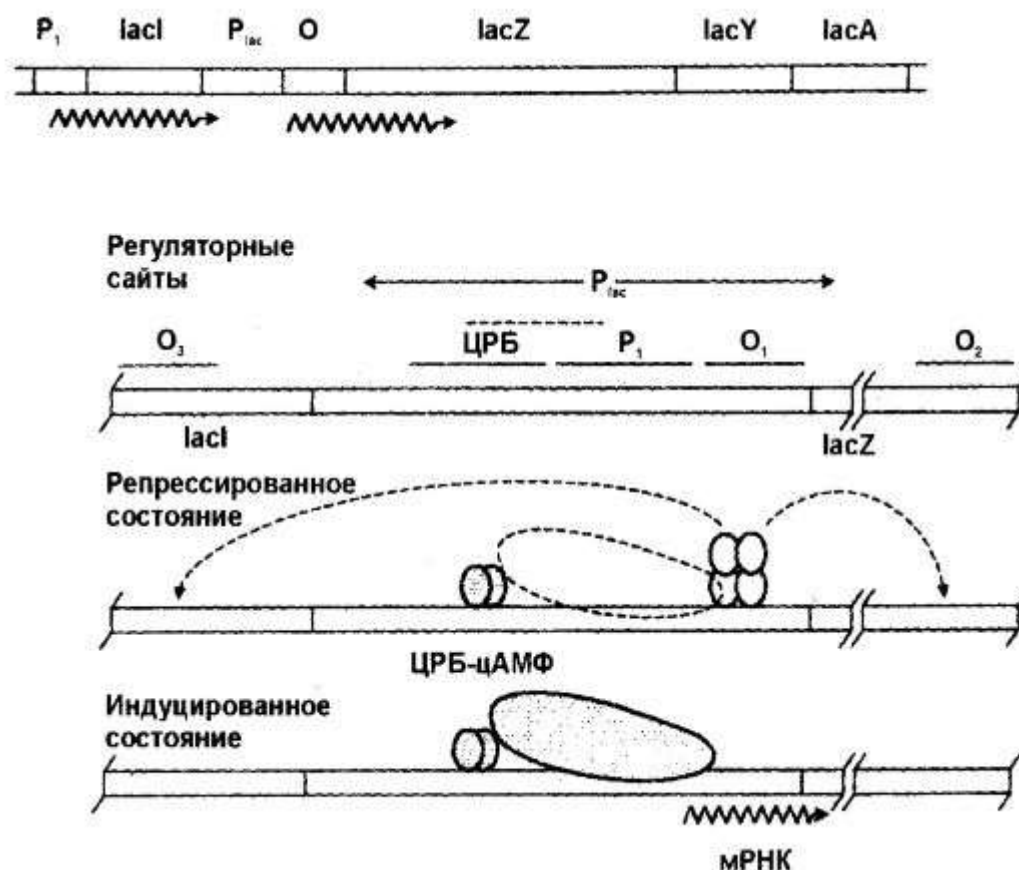


Рис. 62. Лактозный оперон и его регуляция

Однако возможна и позитивная регуляция лактозного оперона. Если вслед за индуктором в среду, где выращены бактерии, прибавить глюкозу, то наступает катаболитная репрессия β -галактозидазы, сопровождающаяся снижением уровня циклического АМФ. Если же в культуру прибавить экзогенный цАМФ, то катаболитная репрессия снимается и лактозный оперон будет функционировать нормально. Таким образом, цАМФ - это позитивный регулятор (регуляция происходит в присутствии индуктора).

Примером биосинтезирующего оперона является триптофановый оперон (рис. 63), экспрессия которого находится под негативным контролем репрессора - продукта гена *trp R*. Репрессия конечным продуктом заключается в том, что неактивный в свободном состоянии репрессор не мешает транскрипции мРНК. Репрессор становится активным в результате связывания с конечным продуктом. Когда комплекс *репрессор + конечный продукт* связывает оператор, то это сопровождается подавлением синтеза мРНК.

Генетический контроль синтеза белков у прокариотов происходит на уровне как транскрипции, так и трансляции и затрагивает процессы начиная с синтеза мРНК и заканчивая элонгацией полипептидных цепей (рис. 64).

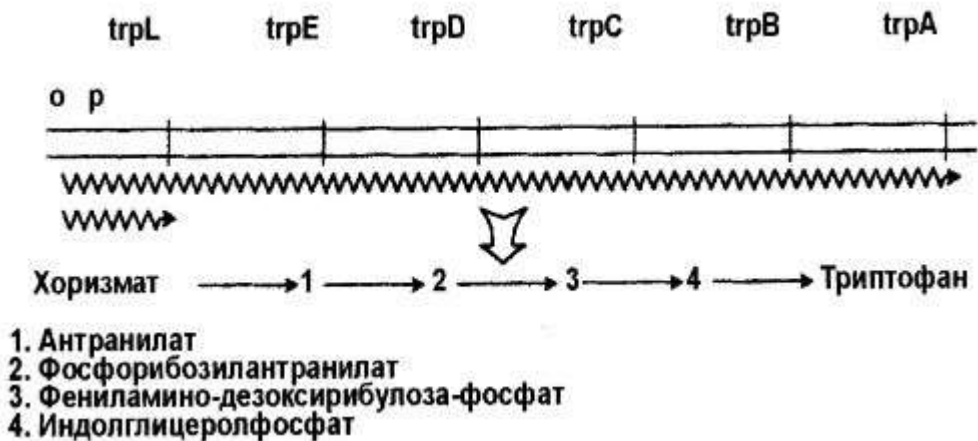


Рис. 63. Триптофановый оперон

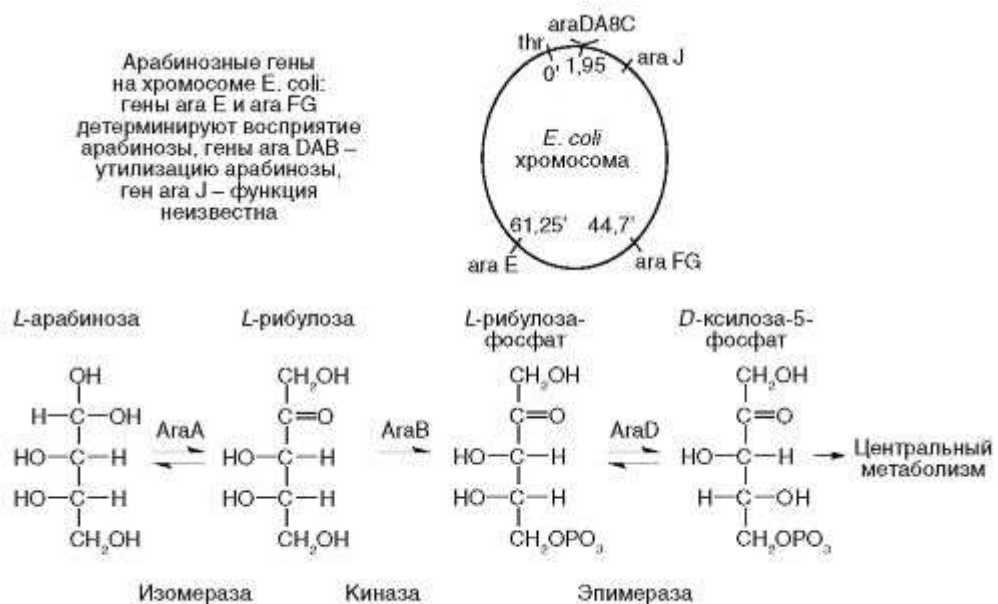


Рис. 64. Катаболизм арабинозы

В геноме эукариотических клеток содержится очень много генов-регуляторов. Регулирующие белки, синтезируемые под контролем этих генов, связываются со специфической последовательностью ДНК вблизи регулируемых генов.

Для некоторых организмов - эукариотов (например, микроскопических грибов) - также характерна опероновая организация функционально связанных генов, однако в случае большинства эукариотов считают, что либо у них оперонов нет, т. е. эукариотические гены регулируются индивидуально, транскрибируясь в моноцистронные мРНК, либо эукариотические гены регулируются частично полицистронно, частично моноцистронно. В пользу второго предположения свидетельствуют данные об обнаружении у нематоды *C.elegans* генов, организованных в оперонах. У организмов этого вида процессинг полицистронной мРНК в моноцистронную мРНК происходит до трансляции.

Считают, что генетический контроль синтеза белков у высших эукариотов осуществляется как на уровне транскрипции (частота синтеза мРНК, процессинг мРНК, транспорт мРНК из ядра, стабильность мРНК), так и на уровне трансляции (частота трансляции, регуляция синтеза белковых факторов, ответственных за инициацию,

элонгацию и терминацию полипептидной цепи). Полагают также, что в генетической регуляции имеет значение структура хроматина, которая блокирует доступ специфических активирующих белков (активаторов) к промоторам. Установлен в клетках эукариотов специфический комплекс, который обеспечивает АТФ-зависимое разрушение нуклеосом, позволяя при этом активаторам связываться с нуклеосомным стернжем, что ведет к транскрипции.

7.9 ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНОВ

В историческом плане вопрос об эволюции генов является важнейшим, так как эволюция генов связана с истоками жизни вообще и ее совершенствованием в частности. Поскольку выявлена изначальная роль в происхождении жизни РНК, то предполагают, что начало эволюции генов датируется 3,5-3,8 млрд лет назад, когда сформировались первые молекулы РНК, которые каким-то образом детерминировали синтез белков, т. е. были первыми хранителями генетической информации. Однако, когда выявилась необходимость в повышении эффективности синтеза белков, способность кодирования генетической информации перешла к ДНК, которая стала главным хранителем генетической информации. Что касается РНК, то она оказалась между ДНК и белками, став «переносчиком» информации. Конечно, эта гипотеза не имеет доказательств. Тем не менее многие считают, что появление ДНК связано с усложнением структуры клеток и, следовательно, необходимостью кодирования большого количества информации по сравнению с РНК. Другими словами, с началом участия ДНК в хранении генетической информации стал развиваться генетический код.

В последнее время большое внимание приобрела гипотеза, в соответствии с которой источником новых генов является рекомбинация экзонов, а также транспозоны, поступающие в геномы организмов.

Особый интерес в эволюционном плане представляет ДНК, которая не транскрибируется (эгоистическая ДНК). Казалось, должны быть какие-то факторы контрелекции, которые обеспечивают поддержание этой ДНК в клетках. Между тем такие факторы неизвестны. Тем не менее очень популярно предположение, что эгоистическая ДНК тоже является источником образования новых генов.

В обсуждении направления эволюции геномов известно два объяснения. Одни ученые предполагают, что увеличение геномов клеток в процессе эволюции организмов шло путем включения в ядерные структуры дополнительных копий генов, в то время как другие считают, что в эволюции шла дупликация уже образованных генов с последующей их дивергенцией. Доказательства включения генов в геномы отсутствуют, тогда как предположение о дупликации и дивергенции генов имеет существенные обоснования, причем эти обоснования исходят из данных о том, что многочисленные семейства белков кодируются наборами родственных генов.

Установлено, например, что в кодировании яичного альбумина цыплят участвует несколько генов. Лейкоцитарный интерферон человека кодируется девятью неаллельными генами, а δ -кристаллин цыплят - двумя генами. Белок актин у насекомых и морских ежей контролируется тоже несколькими генами, причем для каждого актина в разных сократительных клетках существует свой ген. Белки хориона контролируются тоже несколькими генами, причем объединенными в сложный кластер. Идентифицировано несколько генов, кодирующих родопсины, обеспечивающие восприятие разных цветов. Наконец, иммуноглобулины также кодируются многими генами, например у мышей - тремя генами. Известны и другие примеры. Поэтому можно сказать, что синтез лишь нескольких белков контролируется одиночными генами. Например, одним геном кодируется синтез инсулина человека и кур. В подтверждение предположения о

дупликации и дивергенции генов и, следовательно, о механизмах увеличения геномов наиболее показательны данные об эволюции мультисемейства генов, кодирующих гемоглобин.

У морских червей, некоторых насекомых и рыб размеры глобиновой молекулы, переносящей кислород, составляют всего лишь 150 аминокислотных остатков. У человека каждая молекула гемоглобина состоит из двух аполипептидных цепей и двух α -полипептидных цепей. Синтез гемоглобинов кодируется двумя несцепленными кластерами генов. Кластер α -глобиновых генов локализован на 16-й хромосоме и содержит два эмбриональных, а также два почти идентичных фетальных глобиновых гена. Второй кластер, располагающийся на хромосоме 11, кодирует β -глобины. Он состоит из β -глобинового гена, одного эмбрионального β -гена, двух фетальных генов, а также гена β -глобина.

Исходя из сведений о генетическом контроле глобинов и данных секвенирования глобиновых генов предполагают, что самая первая дупликация гена, контролирующего синтез белка, являющегося предшественником гемоглобина, произошла 1 млрд лет назад, дав начало паре генов. Один ген из этой пары в ходе эволюции стал геном, контролирующим синтез миоглобина, другой развился в ген, контролирующий синтез гемоглобина. В последующем (около 500 млн лет назад) ген гемоглобина вновь подвергся дупликации, в результате чего возникли гены, контролирующие синтез гемоглобиновых цепей α и β . Через некоторое время дальнейшей дупликации подвергся ген β -цепи, что дало начало гену гемоглобина, синтезируемого только в эмбриональном периоде. Далее ген эмбрионального гемоглобина подвергся тоже дупликации, что дало начало уже гемоглобинам ϵ и γ . Еще одна дупликация гена β -цепи дала ген, кодирующий синтез β -глобина. Таким образом, в результате серии тандемных дупликаций исходный глобиновый ген стал на одной из стадий развития кластерами генов α - и β -глобинов.

Эволюция генов ускоряется транспозируемыми элементами, которые обладают способностью наращивать геномы. Наконец, увеличению геномов способствует генетическая рекомбинация.

Один из принципиальных вопросов связан с познанием механизмов, предупреждающих гены от дупликации в результате транскрипционной активации генов-«соседей». В последнее время на примере *D. melanogaster* показано существование пограничных сегментов (последовательностей) ДНК, функционально изолирующих соседние гены. Длина последовательностей-изоляторов составляет около 340 пар оснований. Не исключено, что такие последовательности существуют и у других организмов.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. На чем основаны представления о том, что генетическим материалом являются нуклеиновые кислоты? Каково значение в перечне доказательств генетической роли ДНК генной инженерии?
2. Существует ли связь между размерами генома (в количестве нуклеотидных пар) и видовой принадлежностью организма? Приведите примеры в обоснование вашей точки зрения.
3. Что вы знаете о путях увеличения генома клеток в процессе развития организмов от низших форм к высшим?
4. Определите в сантиметрах общую длину ДНК в клетках человека.
5. ДНК стабильна при pH 11, но РНК деградирует до нуклеотидов при щелочной реакции. Используя учебники по биохимии, объясните причину этого явления.

6. Если субъединицы β и β' РНК-полимеразы составляют 0,005 доли от массы общего белка в клетках *E. coli*, то сколько будет в клетке молекул РНК-полимеразы при условии, что каждая субъединица β и β' представляет цельную молекулу этого фермента?

7. Почему мочевина денатурирует РНК?

8. Состав оснований (фракция $\Gamma + \Psi$) двухцепочечной молекулы ДНК отражается на показателях плавучей плотности в хлориде цезия и температуры плавления (T_1), при которой половина молекул «плавится» на отдельные цепи. Было найдено, что плавучая плотность равна $1,660 + (0,098 \times \text{фракция } \Gamma + \Psi)$, фракция $\Gamma + \Psi = 2,44 (T_n - 69,3)$, причем T_n определена в стандартном солевом растворе. Плавучая плотность ДНК крысы составляет 1,702, *D. melanogaster* - 1,698 и дрожжей - 1,699. Определите фракцию $\Gamma + \Psi$ и температуру плавления ДНК для каждого вида.

9. Каково значение митохондриальной ДНК человека?

10. Что представляют собой транспозируемые генетические элементы? Как их классифицируют?

11. Что представляют собой плазмиды?

12. Что представляют собой повторяющиеся последовательности ДНК и как часто они повторяются в геноме человека?

13. В чем заключается полуконсервативный способ репликации ДНК и каково биологическое значение такого способа репликации?

14. Какова роль ферментов в репликации ДНК?

15. Есть ли разница между репликацией ДНК и репликацией хромосом?

16. Что такое нуклеосома и каковы ее размеры? Какова роль белков в упаковке ДНК в хромосомы?

17. Вычислите число нуклеотидных пар в 1 мегадальтоне двух-цепочечной ДНК.

18. Как вы думаете, сколько генов имеется в одной клетке человека при условии, что длина одного гена составляет около 900 пар нуклеотидов?

19. По данным кислотного гидролиза, препарат ДНК, выделенной из клеток мертворожденного плода человека, характеризовался следующим составом, %: аденин - 25, тимин - 32, гуанин - 22, цитозин - 21. Каким образом можно объяснить этот необычный результат исследования, руководствуясь данными о структуре ДНК?

20. Какой будет длина и суммарная масса ДНК, если в ней объединить молекулы ДНК из всех клеток новорожденного ребенка, организм которого состоит из $2,5 \cdot 10^{12}$ клеток?

21. Что представляют собой фрагменты Оказаки и какова их роль в репликации ДНК?

22. Можете ли вы назвать экспериментальные данные, подтверждающие антипараллельную ориентацию цепей в молекуле ДНК?

23. После денатурации ДНК ренатурировали, позволив региб-ридизацию цепей до 1% их последовательностей. Затем эту ДНК подвергли обработке нуклеазой 1 до полного переваривания молекул, после чего ее «разогнали» путем электрофореза в агарозном геле. Каковы результаты электрофореза?

24. Каким образом можно определить генетическую локализацию ISI-последовательностей в геноме *E. coli*?

25. В чем заключаются молекулярные механизмы генных мутаций?

26. Опишите механизм действия физических и химических мутагенов.

27. Могут ли восстанавливаться повреждения ДНК и с помощью каких механизмов? Какова роль восстановительных механизмов повреждений ДНК в мутагенезе?

28. Какова разница между индукцией и репрессией ферментов?

29. В чем заключается концепция оперона и каково ее значение в понимании механизмов действия генов?

30. На каких уровнях реализации генетической информации осуществляется генетический контроль экспрессии генов?

31. Чем определяются трудности в изучении генетической регуляции действия генов у эукариот?

32. Сколько типов РНК участвует в биосинтезе белков и что известно о нуклеотидном составе, химических и физических свойствах РНК каждого типа?

33. В научной литературе имеются данные о том, что 7-метилгуанозин-5-монофосфат ингибирует синтез белков в бесклеточной системе, происходящей из ретикулоцитов. Известно также, что на 5'-конце многих молекул мРНК эукариотических клеток имеется 7-метилгуанозин. Если удалить эту группу из мРНК (химическим путем) вируса везикулярного стоматита, то это не предотвращает трансляцию в бесклеточной ретикулоцитарной системе. Можете ли вы объяснить значение этих данных?

34. Как вы понимаете механизм генетического импринтинга и каково его биологическое значение?

Глава VIII. Нормальная и патологическая наследственность человека

Анализируя родословные, можно обнаружить различия между близким сцеплением и аллелизмом. На рис. 66 приводится в качестве примера родословная с доминантным наследованием, а на рис. 67 - родословная, демонстрирующая независимое распределение неаллельных генов. Метод характеризуется относительно большой разрешающей способностью. Однако он имеет и недостаток, связанный с трудностями сбора сведений о проявлении того или иного признака у родственников пробанда, поскольку люди плохо знают свою родословную.

Цитогенетический метод. Этот метод заключается в цитологическом анализе кариотипа человека в норме и патологии. С его помощью исследуют нарушения, изменяющие количество и структуру хромосом.

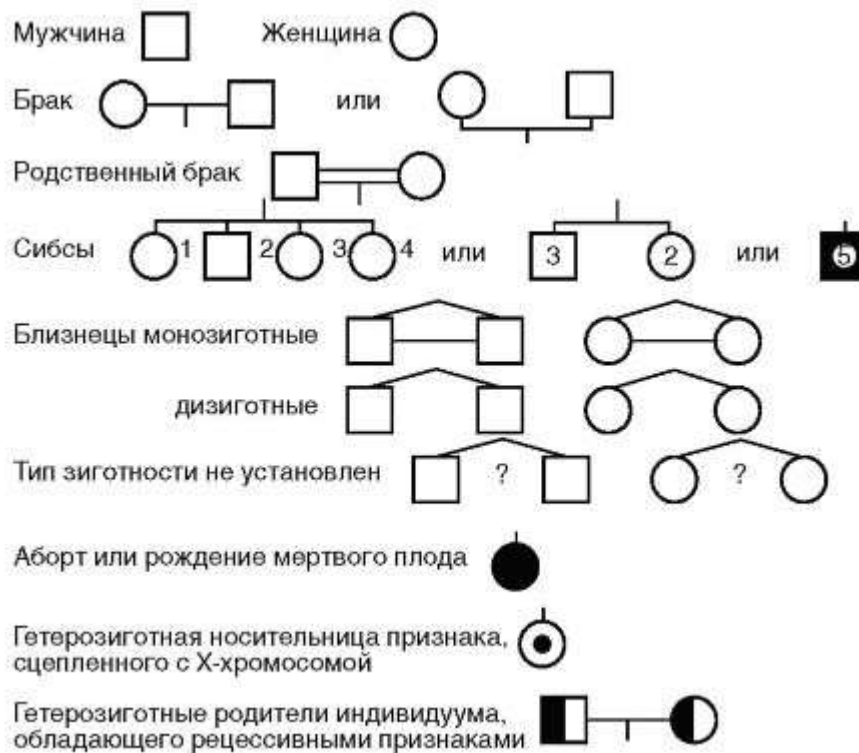


Рис. 65. Символы, используемые при составлении родословных человека

Цитогенетический метод основывается на данных о хромосомах. В соответствии с денверовской классификацией хромосомы обозначают номерами, увеличивающимися по мере уменьшения размеров хромосом. В соответствии с рекомендациями IV Международного конгресса по генетике человека в Париже (1971) при описании добавочных хромосом их число помещают после общего числа хромосом и половых хромосом со знаком «+» или «-» перед номером вовлеченной аутосомы. Например, запись (формула) 47,XX+21 означает кариотип женщины с трисомией по 21-й паре.

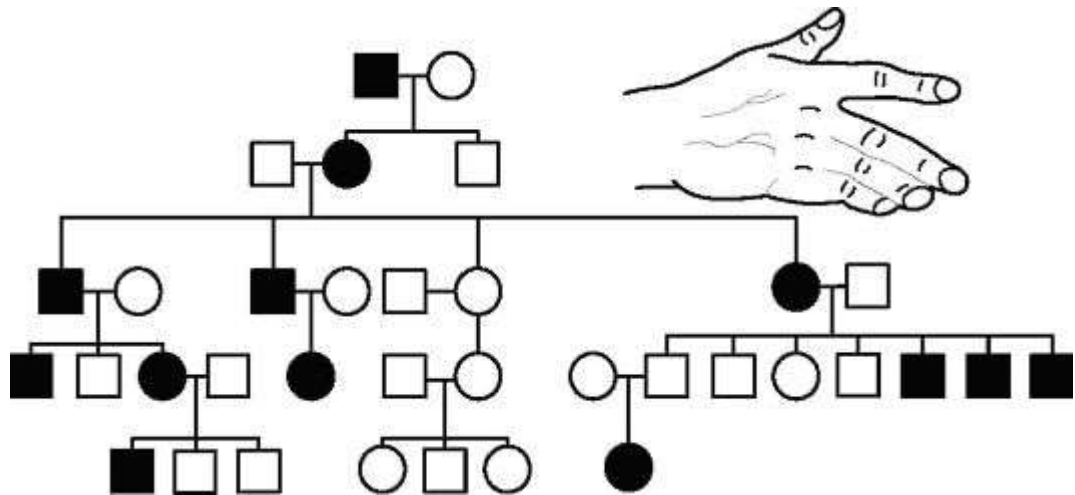


Рис. 66. Родословная, позволяющая проследить доминантное наследование синдактилии

Напротив, кариотип мужчины с экстрахромосомой X обозначают как 47,XXY. Знак плюс или минус помещают, сопровождая хромосомный символ, чтобы указать удлинение или укорочение хромосомного плеча. Буква q символизирует длинное плечо, а p - короткое. Например, запись 46,XY, 1 q+ указывает на увеличение длины длинного плеча хромосомы № 1. Кариотип 47,XY, +14p+ символизирует мужчину с 47 хромосомами, включая дополнительную хромосому (№ 14) с повышением в длине ее короткого плеча.

Сокращения *def* (дефишенс), *dup* (дупликация), *r* (кольцо, возникающее после воссоединения двух разрывов в хромосоме), *inv* (инверсия) и *t* (транслокация) обозначают аберрации хромосом. Номера хромосомы или хромосом помещают после сокращения в скобках. Например, запись 46,XX, *r* (18) означает кариотип женщины с 46 хромосомами, включая г-хромосому № 18. Формула 46,X, *inv* (X q) есть кариотип женщины с 46 хромосомами, включая одну нормальную X-хромосому и изохромосому X (с двумя генетически идентичными плечами) для длинного плеча хромосомы X. Банды помечают числами в порядке от центромеры вдоль короткого плеча (p) и длинного плеча (q) хромосомы.

Главная ценность цитогенетического метода заключается в том, что он позволяет установить связь между нарушениями кариотипа и изменениями фенотипа, т. е. связь между нарушениями в определенной хромосомной паре и определенным наследственным дефектом. Это в свою очередь помогает найти принадлежность гена к определенной группе сцепления. Основное преимущество этого метода заключается в его простоте. Однако данный подход имеет существенные ограничения. Прежде всего с его помощью могут быть исследованы только крупные нарушения в структуре хромосом, видимые с помощью светового микроскопа. Следовательно, это ограничивает количество анализируемых генетических детерминантов. Далее, этот подход может обеспечить изучение генотипов лишь на уровне групп сцепления.

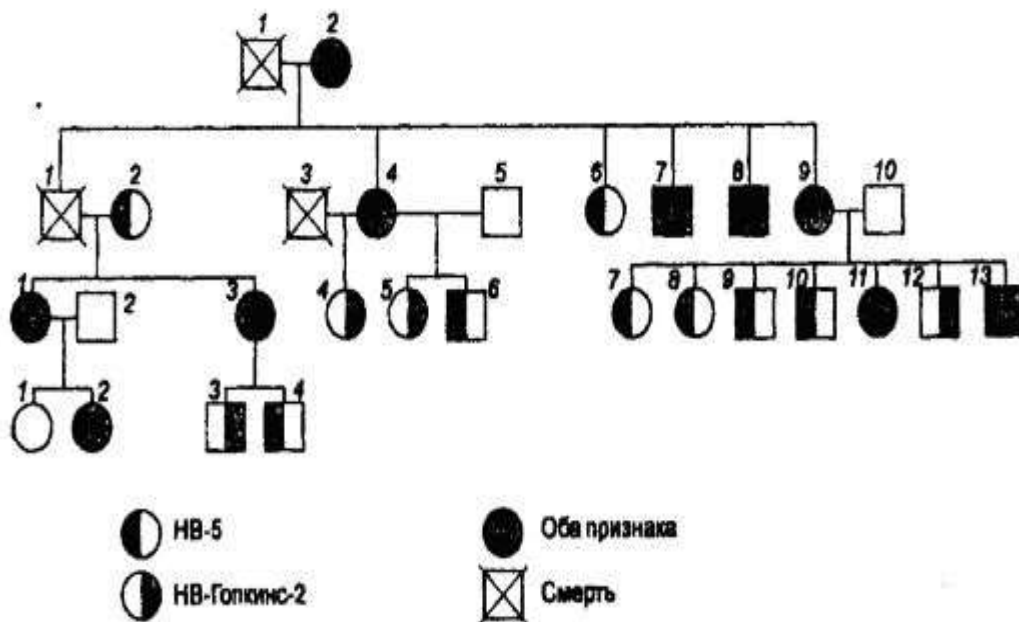


Рис. 67. Родословная, демонстрирующая независимое распределение хромосом

Популяционный метод. Этот метод основан на законе Харди-Вайнберга и заключается в изучении распространения генов в популяциях человека. В условиях свободного скрещивания частота, с которой возможна встреча двух аллелей в диплоидном организме, равна произведению частот каждого аллеля. Если относительную частоту доминантного аллеля А в двухаллельной системе обозначить p , относительную частоту рецессивного аллеля a обозначить q и если $p + q = 1$, то при свободном скрещивании частота трех генотипов составляет значения: $AA = p^2$, $Aa = 2pq$ и $aa = q^2$. Следовательно, зная о равновесии по Харди-Вайнбергу, можно определить влияние названных выше факторов на относительные частоты этих трех генотипов в поколениях. Как видно, данный метод позволяет изучать не только географическое распространение и частоту тех или иных генов, но и влияние на эти показатели разных факторов.

Близнецовый метод. Этот метод заключается в изучении генетических закономерностей, присущих однойцевым (монозиготным) и разнocyцевым (дизиготным) близнецам. Обычно сопоставляют монозиготных партнеров с дизиготными, а результаты анализа близнецовой выборки сравнивают с результатами анализа общей популяции. Метод позволяет выяснить наследственную предрасположенность в проявлении ряда признаков и заболеваний, установить коэффициент наследуемости и степень влияния факторов внешней среды на проявление признаков. Успех в использовании этого метода чаще связан с изучением тех признаков, которые не подвержены резкому влиянию со стороны внешних факторов, например группа крови, пигментация глаз и др. Недостаток метода связан с неполнотой сведений о пренатальном и постнатальном развитии близнецов.

Перенос генов. Под этим названием различают группу методов, позволяющих перенос генов от одних клеток к другим.

Гибридизация соматических клеток - это метод, основанный на том, что соматические клетки животных способны к гибридизации, при которой образуются гибриды клеток, в ядрах которых содержится набор хромосом обеих сходных клеточных линий, т. е. гибриды являются полиплоидами. В процессе роста гибриды могут терять отдельные хромосомы. Для гибридов, полученных из скрещиваний соматических клеток человека с соматическими клетками млекопитающих, характерно то, что преимущественно теряются человеческие хромосомы. Следовательно, наблюдение одновременной потери той или иной хромосомы и признака указывают на локализацию гена, контролирующего признак в данной хромосоме. В исходных скрещиваниях можно использовать также клетки человека с частично удаленными из них хромосомами. Метод имеет ограничения, определяемые невозможностью экспрессии чужеродных генов в гибридах.

Перенос хромосом - это метод, позволяющий выделение хромосом и трансформацию ими клеток.

Перенос ДНК - это метод трансформации клеток очищенной ДНК, позволяющий переносить одновременно около 50 генов.

Молекулярно-генетические методы. Эти методы связаны с выделением ДНК, рестрикционным картированием, клонированием сегментов длиной до 50 000 пар оснований и секвенированием отдельных генов. Надежно вошли в практику методы выделения кДНК и полимеразная цепная реакция (ПЦР).

Кроме того, ряд молекулярно-генетических методов направлен на разделение, идентификацию и измерение генных продуктов (белков). Подсчитано, что в клетках человека синтезируется около 30 000 разных белков. Поэтому ставится задача создать каталог белков и построить карту белков человека.

Моделирование наследственных болезней. Этот метод основан на законе Н.И. Вавилова о сходных рядах наследственности и заключается в моделировании наследственных болезней на животных, у которых встречаются отдельные из этих болезней, например гемофилии на собаках. Кроме того, используют «сконструированные» линии лабораторных животных, обладающих теми или иными мутантными генами. Например, для изучения болезни Леша-Найяна используют белых мышей, полученных введением в их эмбрионы культивируемых клеток с дефектом по гипоксантин-фосфорибозилтрансферазе.

На основе результатов изучения наследственности человека создают генетические, молекулярные и белковые карты. В ходе реализации проекта «Геном человека» (1990-2003) был расшифрован весь геном человека.

8.1 НОРМАЛЬНАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

У человека ДНК локализована в хромосомах и митохондриях. Количество ДНК в соматических клетках составляет несколько миллиардов нуклеотидных пар.

Кариотип человека показан на рис. 68 и 69. Нормальное диплоидное число хромосом у человека равно 23, из которых 22 пары хромосом являются аутосомами, а 23-я пара у мужчин представлена половыми хромосомами XY (см. рис. 68), у женщин - XX (см. рис. 69). Обычно хромосомы человека распределяют по группам, что зависит от положения центромеры, определяющей длину отрезков (плеч) по обеим сторонам центромеры. Как уже отмечено, различают тело-центрические, акроцентрические, субметацентрические и метацентрические типы хромосом.

Расшифрован генетический код человека. Количество генных локусов в геноме человека составляет примерно 32 000, из которых идентифицировано около 2200 и картировано около 1000. Установлено 24 группы сцепления, из которых 22 соответствуют аутосомам, а две - хромосомам X и Y. Около 40% наших генов не имеют видимых эффектов. Некоторые гены кодируют больше чем один протеин. Основное количество идентифицированных генов локализовано на аутосомах, меньшее - на X- и Y-хромосомах. В частности, наиболее «заселенными» генами являются хромосомные пары 1, 6, 7, 11, 16 и X-хромосома, длина которой составляет около 100 млн пар оснований. У человека имеется около 100 импринтинговых генов, располагающихся на хромосомах 7, 18, 15. Предполагается существование генов долголетия.

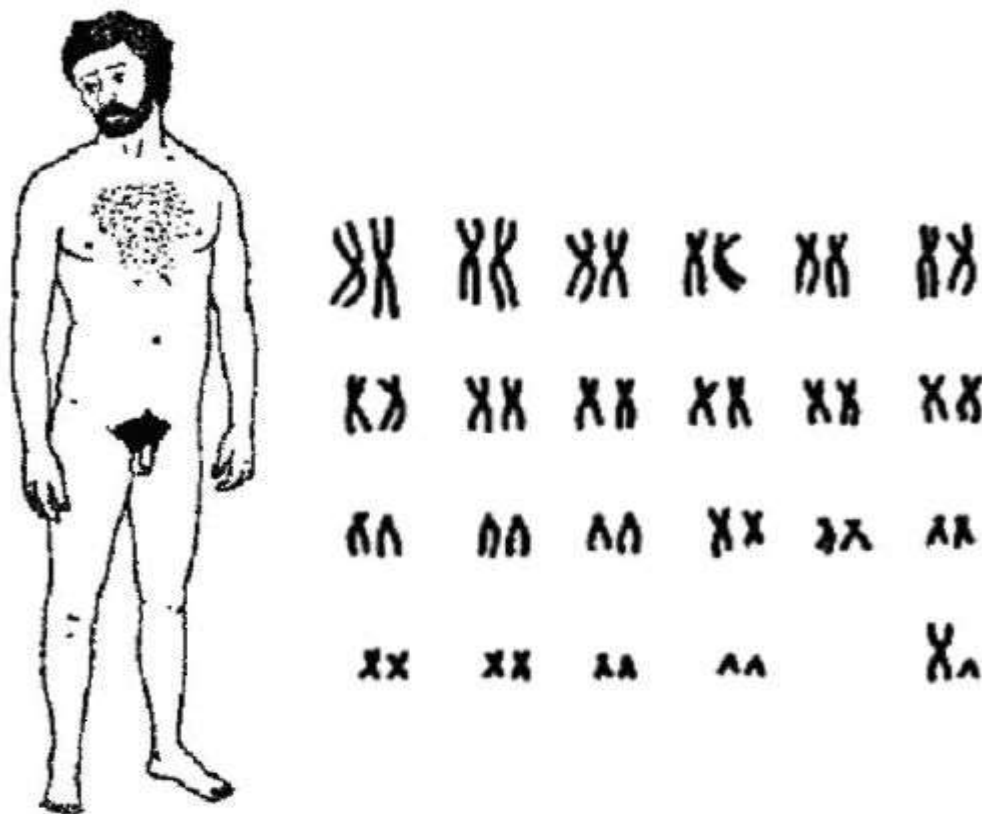


Рис. 68. Кариотип нормального мужчины

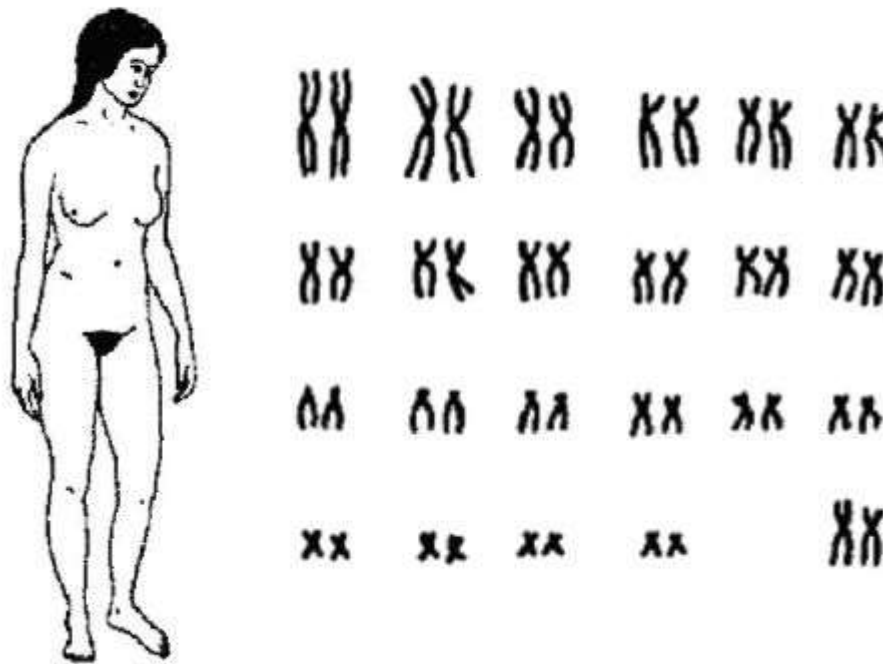


Рис. 69. Кариотип нормальной женщины

Гены определяют физическое и психическое здоровье человека. Поэтому человек наследует все признаки, которые характерны для него как для живого существа. Любой индивид наследует от своих родителей телосложение, рост, массу тела, форму головы, овал лица, особенности скелета, строение, цвет кожи и волос, восприимчивость или устойчивость к тем или иным болезням, походку, манеру держаться, способность к тем или иным наукам, музыке, группу крови, способность клеток к биохимической активности и т. д. Следовательно, каждый признак, каждая структура, каждая функция человеческого организма детерминирована генами. Так же как и в случае других живых существ, у человека одни гены начинают действовать еще на ранних этапах онтогенеза, другие - на поздних (рис. 70, табл. 17).

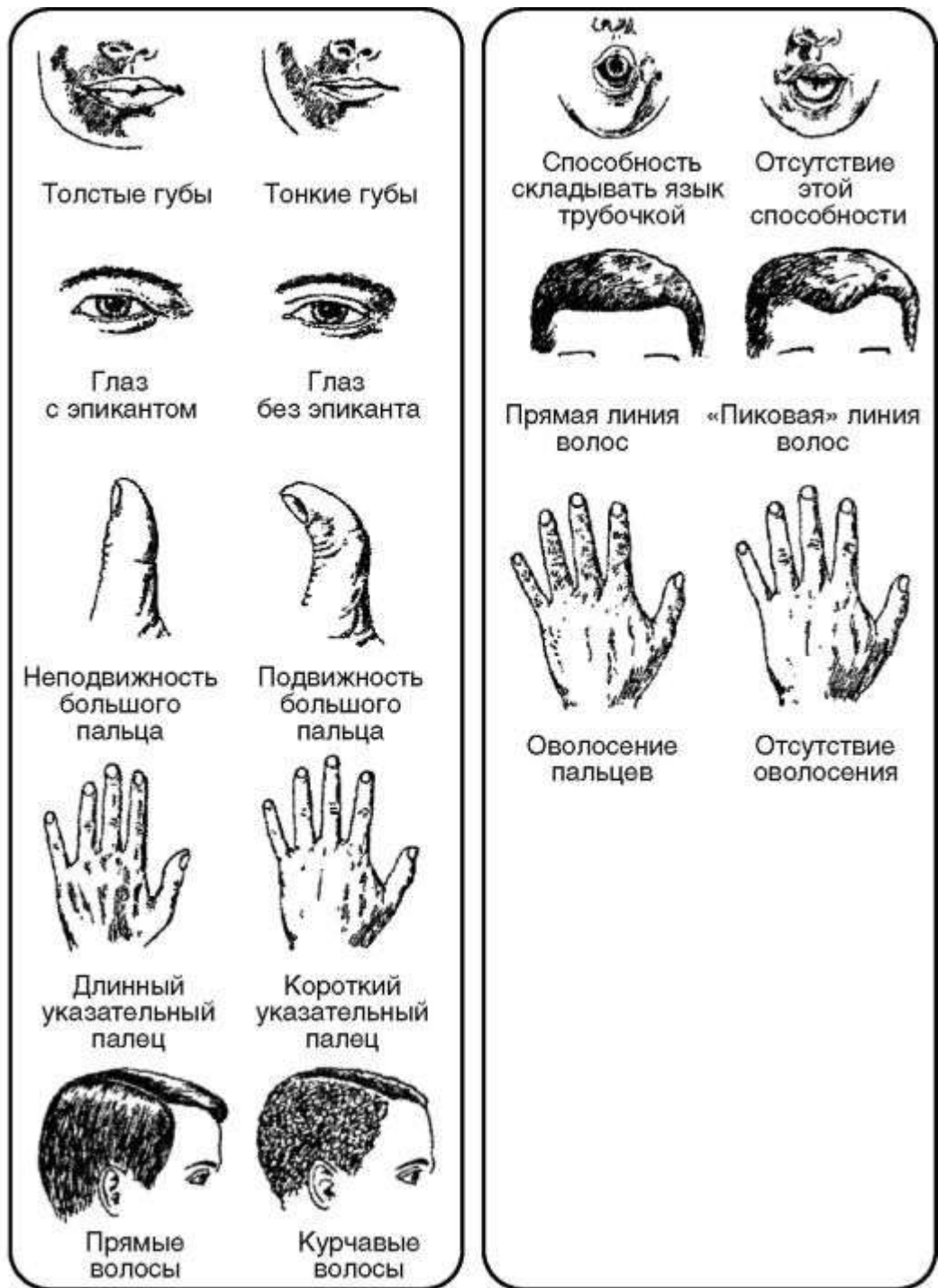


Рис. 70. Нормальные признаки человека

Таблица 17. Наследование некоторых признаков человека

Признак	Тип наследования	
	доминантный	рецессивный
Форма черепа	Короткий (брахицефалия)	Длинный (долихоцефалия)
Размер глаз	Большие	Маленькие
Цвет глаз	Карие	Голубые

Разрез глаз	Прямой	Косой
Тип глаз	Монголоидный	Европеоидный
Острота зрения	Близорукость	Нормальная
Размер носа	Крупный	Средний или маленький
Форма носа	Острый и выступающий вперед	Нормальный
	Узкий («сухой»)	Широкий
	Выпуклый с горбинкой («орлиный»)	Прямой
	Прямой	Вогнутый
Размеры хрящевых крыльев носа	Покрывает перегородку полностью или почти полностью	Оставляет перегородку открытой
Ширина ноздрей	Широкие	Узкие
Высота переносицы	Высокая и узкая	Низкая и широкая
Ширина ушей	Широкие	Узкие
Длина ушей	Длинные	Короткие
Характер мочки уха	Висящая свободно	Срошенная
Наличие острой верхушки уха (дарвиновский бугорок)	Присутствует	Отсутствует
Длина подбородка	Длинный	Короткий
Ширина подбородка	Широкий	Узкий и острый
Форма подбородка	Прямой	Отступающий назад
Щель между зубами-резцами	Имеется	Отсутствует
Строение волос	С мелкими завитками	Вьющиеся, волнистые или прямые
	Вьющиеся	Волнистые или прямые
	Волнистые	Прямые
	Жесткие прямые («ежик»)	Мягкие прямые

Окончание табл. 17

Признак	Тип наследования	
	доминантный	рецессивный
Цвет волос	Рыжие	Светло-русые
	Каштановые	Светло-русые
Поседение волос	До 25 лет	После 40 лет
Облысение	У мужчин	У женщин
Белая прядь волос надо лбом	Имеется	Отсутствует
Овал лица	Круглое	Продолговатое
Характер нижней губы	Толстая отвисающая	Нормальная
Толщина кожи	Толстая	Тонкая
Цвет кожи	Смуглая	Белая
Наличие веснушек	Имеются	Отсутствуют
Рост	Нормальный	Пропорциональная карликовость
	Диспропорциональная карликовость	Нормальный
Преобладание руки	Праворукость	Леворукость
Кисть руки	С 6, 7 пальцами (полидактилия)	С 5 пальцами
Строение ногтей	Тонкие и плоские	Нормальные
Цвет ногтей	Голубовато-белые	Обычные
Узоры на коже пальцев	Эллиптические	Циркулярные
Тип голоса у мужчин	Бас	Тенор
Тип голоса у женщин	Сопрано	Альт
Абсолютный музыкальный слух	Имеется	Отсутствует

Для человека характерно исключительное генетическое разнообразие. Простое менделевское наследование определяется тем, что тот или иной признак контролируется лишь парой генов. В случае человека известны все типы наследования.

Типичным и наиболее изученным примером менделевской наследственности доминантного типа у человека является наследование способности ощущать вкус фенилтиокарбамида. В США, например, 70% лиц из исследованных групп ощущают вкус этого вещества, тогда как остальные не способны к этому. Среди чешского населения количество лиц, ощущающих вкус фенилтиокарбамида, составляет 67% общего числа

обследованных. Отдельные индивиды способны ощущать вкус этого вещества даже при наличии его в ничтожных количествах ($19 \cdot 10^{-8}$ молекул/мл).

Исследование родителей и детей во многих семьях показало, что способность ощущать вкус фенилтиокарбамида детерминруется доминантным аллелем T, тогда как неспособность - рецессивным аллелем t. Следовательно, гетерозиготы (Tt) и доминантные гомозиготы (TT) по этой паре генов ощущают вкус вещества, причем в одинаковой степени. Если оба родителя не ощущают вкус вещества, то у них никогда не рождаются дети, «чувствующие» это вещество. «Чувствующие» дети появляются лишь в браках, в которых оба родителя или один из родителей ощущает вкус вещества. В семьях, в которых оба или один из родителей является доминантным гомозиготным организмом (TTxTT, TTxTt, TTxtt), все дети будут ощущать вкус фенилтиокарбамида. Что касается браков между гетерозиготами (TtхTt), а также между гетерозиготами и рецессивными гомозиготами (Ttxtt), то среди детей в этих браках будут встречаться как ощущающие, так и не ощущающие вкус фенилтиокарбамида, причем в первом случае с классическим менделевским отношением 3:1, во втором - 1:1.

Наряду с доминантным и рецессивным типами наследования нормальных признаков у человека встречается кодоминантное наследование, которое заключается в том, что у гетерозиготных индивидуумов формирование признака детерминируют оба аллеля, т. е. проявляются эффекты обоих аллелей. Типичным примером такого наследования является наследование группы крови. У человека четыре группы крови, определяемых на основании антигенных свойств эритроцитов по так называемой системе АВ0. Ими являются группы крови А, В, 0 и АВ, или II, III, I и IV группы соответственно. Данные о распространении групп крови среди разного населения приведены в табл. 18.

Дифференциация групп крови основывается на наличии в эритроцитах людей антигенов А и В (табл. 19). Эритроциты людей, относящиеся к первой (нулевой) группе крови, не имеют антигенов А и В, но в сыворотке крови таких людей есть антитела, агглютинирующие (склеивающие) эритроциты людей, обладающих антигенами А, В или АВ. Эритроциты людей, относящихся ко второй группе крови (группе А), имеют антиген А, а в сыворотке крови таких людей есть антитела, агглютинирующие эритроциты с антигеном В. Эритроциты людей, относящихся к третьей группе крови (группе В), имеют антиген В, а в сыворотке крови таких людей есть антитела, агглютинирующие эритроциты с антигеном А. Наконец, эритроциты людей, относящихся к четвертой группе крови (группе АВ), имеют как антиген А, так и антиген В, но в сыворотке крови таких людей нет антител ни против антигена А, ни против антигена

Таблица 18. Распространение групп крови системы АВ0 среди людей

Национальность	Количество людей с группой крови, %			
	0 (I)	A (II)	B (III)	AB (IV)
Австралийцы	57,0	38,5	3,0	1,5
Австрийцы	42,0	40,0	10,0	8,0
Англичане	46,4	43,4	7,2	3,0
Греки	38,5	41,6	16,2	4,0
Индейцы (Северная Америка)	23,5	76,5	0	0
Итальянцы	47,2	38,0	11,0	3,8
Казахи	33,7	26,8	30,9	8,6

Киргизы	37,6	26,5	28,5	7,4
Немцы	40,0	43,0	12,0	5,0
Французы	43,2	42,6	11,2	3,0
Японцы	27,0	41,0	18,0	14,0

Таблица 19. Реакция между сывороткой и эритроцитами от лиц, относящихся к разным группам крови

Группа крови	Сыворотка агглютинирует эритроциты групп	Эритроциты агглютинируются сывороткой групп
0 (первая)	А, В, АВ	Никакой
А (вторая)	В, АВ	0, В
В (третья)	А, АВ	0, А
АВ (четвертая)	Никакой	0, А, В

В. Изучение наследования групп показало, что антигенные свойства эритроцитов контролируются геном, имеющим три аллеля - I^A , I^B и I^0 , из которых аллель I^A контролирует продукцию антигена А, а аллель I^B - антигена В (табл. 20). У гетерозиготных организмов $I^A I^B$ каждый аллель независим и под контролем каждого из них осуществляется синтез антигенов (кодоминантность), но оба аллеля доминируют над аллелем I^0 , вследствие чего эритроциты людей с первой группой крови (гомозигот по I^0) не имеют антигенов А и В. Группа крови А (II) бывает лишь у гомозигот $I^A I^A$ или гетерозигот $I^A I^0$, тогда как группа крови В (III) - у гомозигот $I^B I^B$ или гетерозигот $I^B I^0$. При кодоминантности ($I^A I^B$) отмечается группа крови АВ (IV) (см. табл. 20).

Таблица 20. Наследование групп крови системы АВ0 у человека

Группа крови родителей		Возможные группы крови у детей
Мать	Отец	
0	А	0, А
0	В	0, В
0	АВ	А, В
А	А	0, В
А	В	0, А, В, АВ
А	АВ	А, В, АВ
В	В	0, В
В	АВ	А, В, АВ
АВ	АВ	А, В, АВ

Помимо групповых антигенов системы АВ0, эритроциты человека обладают также антигенами, на основе которых возможна дифференциация других групп крови. Среди

них хорошо изучены, например, антигены M и N, детерминирующие парой аллельных генов M^M и M^N (соответственно), которые кодоминантны. Вследствие этого индивидуумы, гетерозиготные по обоим аллелям ($M^M M^N$), обладают эритроцитами, имеющими как антиген M, так и антиген N, и принадлежат к группе MN. Эритроциты с M-антигеном будут у людей, гомозиготных по аллелю M^M , т. е. $M^M M^M$ (группа крови M), а с N-антигеном - у людей, гомозиготных по аллелю M^N , т. е. $M^N M^N$ (группа крови N).

Многие нормальные признаки наследуются сцепленно с полом. В большинстве случаев формирование того или иного признака зависит от действия многих пар генов (полигенных систем) и от взаимодействия их со средой.

8.2 НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И ПОВЕДЕНИЕ

Давно замечено, что в популяциях человека индивиды различаются между собой не только физически, но и по поведению. Попытки понять основы таких различий у человека, особенно в применении к его интеллектуальным возможностям, часто приводили к противоречиям, в результате чего одни свойства рассматривали в качестве наследственных, другие - приобретенных. Поэтому в прошлом причины этих различий были объяснены в положении «природа и воспитание» (*nature a. rapture*).

Между тем изучение признаков человека показало, что в формировании любого из них имеют значение и наследственность, и среда. Но могут быть вариации, заключающиеся в том, что одни признаки зависят больше от наследственности, другие - от среды. Например, группа крови зависит полностью от наследственности, но размеры тела и углеводный метаболизм прямо и существенно определяются как генетическими факторами, так и средой. Способность использовать язык зависит от наследственности (от генетически детерминированных анатомических особенностей гортани и полости рта), но и несомненно от опыта, т. е. от того, что индивид изучает на протяжении жизни в определенной среде.

Особенно большое значение положение «природа и воспитание» имеет в оценке генетических основ поведения человека.

Установлено, что среда, в которой развивается любой животный организм, очень сильно влияет на некоторые особенности поведения его во взрослом состоянии. Например, женские особи обезьян-резус, отделяемые после рождения от их матерей и лишаемые возможности в раннем возрасте общаться с другими обезьянами, недостаточно активны затем в половом поведении, в социальных играх.

Известно, что особую важность в определении поведения имеет нервная система. Несомненно также значение гормональной системы, ибо у высших животных, включая человека, гормоны принимают участие не только в репродукции, но и в детерминировании индивидуального темперамента, реакций на стресс. Животные, половое поведение которых является «осознанным», к гормонам чувствительны только в определенное время (сезон), в другое время гормональный стимул не вызывает у них никакого ответа. Напротив, у человека способность к репродукции не зависит от сезона, поэтому гормональное влияние в половом поведении является меньшим. Как нервная, так и гормональная система в конечном итоге находятся под генетическим контролем (природы). Поэтому поведенческий потенциал человека, вероятно, детерминируется генетически, но этот потенциал может быть реализован только в условиях определенной среды (воспитания).

В контексте познания основ поведения человека часто прибегают к рассмотрению биологических основ преступности. В конце XIX в. итальянский психиатр Чезаре

Ломброзо (1835-1909) сформулировал биологическую теорию преступности, суть которой заключается в том, что основу преступности составляют биологические факторы, т. е. преступники являются «прирожденными» преступниками. Эта теория, в которой биологическим фактором преступности позднее стали признавать наследственность, оказалась очень живучей до нашего времени. Точно так же известны утверждения о генетических основах проституции и других пороках людей. Между тем еще никто не идентифицировал ни гены преступности, ни гены проституции. Современные представления основаны на том, что наследуются не гены преступности или проституции, а реакции, т. е. способность индивидов реагировать тем или иным образом в тех или иных условиях жизни.

Вопреки достижениям биологических наук серьезную проблему составляют поиски методов измерения (оценки) интеллекта человека. Еще на заре развития генетики Ф. Гальтон и К. Пирсон в Англии предложили для оценки интеллекта использовать коэффициент корреляции интеллекта у детей и их родителей, а также у детей одной семьи (сиссов). Отстаивая эффективность генеалогического подхода, Ф. Гальтон даже считал, подобно многим людям своего поколения, что женщины по интеллекту стоят ниже мужчин. Однако этот метод не нашел широкого применения.

В 1905 г. французы А. Бине и Т. Симон предложили метод измерения умственных способностей в виде определения так называемого коэффициента интеллектуальности (IQ-тест; от англ. *intelligence* - интеллект, *quotient* - коэффициент). В последующем американцы Л. Терман и М. Мерил модифицировали этот метод, определяя интеллектуальные способности детей в возрасте 2-14 лет и оценивая их по таким параметрам, как восприятие, память, внимание, зрение и др. Результаты определялись в баллах, причем средняя одаренность (средний умственный возраст) оценивалась в 100 баллов, дебильность - 70-50 баллов, идиотизм - от 0 до 20 баллов. Талант определялся на основе 125 баллов.

Современная методика определения уровня умственных способностей детей основана на выявлении разных способностей (уровень общих знаний, сообразительность, словарный запас, географические знания, выполнение арифметических заданий и т. д.) и на суммарной оценке этих способностей.

Определение умственных способностей с помощью IQ-теста вызывает на протяжении многих лет противоречивое отношение со стороны многих ученых, причем эта противоречивость основана на преувеличении либо биологических, либо социальных факторов развития человека, т. е. на признании или непризнании наследуемости коэффициента интеллектуальности.

Между тем многочисленные данные свидетельствуют о том, что коэффициент интеллектуальности характеризуется значительной наследуемостью. В то же время установлено, что переменные результаты IQ-теста, часто имеющие место, зависят от влияния нескольких генов и что многие генетические эффекты осуществляются в очень широком диапазоне через среду. Таким образом, вопреки многим недостаткам, IQ-тест может использоваться для определения того направления в поведении людей, которое связано с их особенностью к абстрактному мышлению. Однако его использование по-прежнему осложняется нерешенностью многих вопросов. В частности, в литературе нет удовлетворяющего всех точного определения интеллекта, нет согласия в том, что означает, когда говорят, что один индивид «умнее» другого, нет одинакового понимания важности различий в интеллекте или в амбициях, альтруизме, жестокости и успехах в достижении людьми поставленных целей. По-прежнему остаются невыясненными вопросы о различиях по IQ-тесту людей, принадлежащих к разным социальным группам. Но самое главное состоит в том, что вопреки наследуемости IQ все же не совсем ясно, какова степень влияния на показатели IQ-тестов «природы» и «воспитания» раздельно.

Исследование генетических основ поведения еще отстает от изучения других разделов биологии человека. Главная причина заключается в том, что у человека невозможно прямо связать генетику поведения с менделевским отношением, равно как трудно определить степень наследуемости основных признаков. Кроме того, существуют сложности в изучении поведенческих реакций на молекулярном уровне.

8.3 ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНДИВИДУАЛЬНОСТЬ

В рассмотрении нормальной наследственности человека выдающееся значение имеет осознание его генетической индивидуальности.

Все организмы, возникающие в результате перекрестного оплодотворения гамет, представляют собой полигибридные гетерозиготные виды по многим парам генов. Человек не является исключением из этого правила и также имеет полигибридную гетерозиготную природу. В соответствии с закономерностями расщепления и независимого перераспределения генов одиночная половая клетка человека содержит лишь половину (гаплоидное число) хромосом и генов, представленных в соматических клетках организма в диплоидном наборе. Если, например, какой-либо индивидуум является гетерозиготным организмом по трем парам генов Аа, Вв и Сс, то его половые клетки несут лишь половину таких генов. Следовательно, потомству такого индивида будет передана также половина генов родительского организма, например генов А, В и С. Между тем разные половые клетки одного и того же родителя несут разные наборы хромосом, а оплодотворение той или иной клетки является делом случая. Поэтому от одних и тех же родителей дети наследуют разные наборы генов как от одного, так и от другого родителя, вследствие чего братья и сестры всегда имеют разные генотипы.

Учитывая соображения, приведенные выше, а также то, что один эякулят человека содержит около 200 млн-500 млн сперматозоидов, можно допустить, что индивид, гетерозиготный, например, по 30 парам генов, способен дать 2^{30} разных типов гамет. Поскольку в оплодотворении участвует по одной гамете от каждого родителя, то, исходя из способности каждого родителя давать 2^{30} разных типов гамет, можно представить, что в потомстве одной брачной пары количество возможных генотипов зигот, возникающих после объединения разных половых клеток, будет составлять величину порядка 2^{60} .

Как видно, расщепление и независимое перераспределение генов (рекомбинация) являются причиной гигантского генетического разнообразия (полиморфизма) людей. В природе нет двух индивидов с одинаковым генотипом. Каждый человек несет специфический набор генов, вследствие чего каждый человек генетически индивидуален и неповторим. Исключение составляют лишь однояйцевые близнецы, для которых характерны одинаковые генотипы.

Однако генетическое разнообразие людей уменьшается в результате родственных браков (браков между двоюродными братьями и сестрами), частота которых, например, в странах Азии и Африки составляет 1:20, а в Англии - 1:200. В отдаленной перспективе родственные браки создают благоприятный эффект, устраняя вредные аллели из генного пула. Но их ближайший эффект представляется неблагоприятным вследствие повышенной возможности появления наследственной болезни уже в следующем поколении.

На очень большом материале, собранном в Японии, установлено, что дети двоюродных братьев и сестер имеют возможность в одном из 16 случаев стать гомозиготными по локусам, унаследованным от их дедов и контролирующим наследственную глухоту и мышечную дистрофию. Установлено также, что смерть детей в браках двоюродных братьев и сестер на 4,4% выше, чем в неродственных браках.

Подобным образом генетически индивидуальны организмы разных видов животных и растений (кроме клонов бактерий и соматических клеток животных и растений, а также чистых линий растений и инбредных линий животных).

8.4 ПАТОЛОГИЧЕСКАЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

Интерес к наследственной патологии человека восходит еще ко временам Гиппократ (460-370 гг. до н. э.), который, вероятно, первым привлек внимание к повторению в семьях таких аномальных признаков, как косоглазие и облысение. Он наблюдал также, что эпилепсия и некоторые болезни глаз, вызывающие слепоту у людей преклонного возраста, встречались лишь в определенных семьях. Интерес к генетике человека в XVIII в. проявил П. Маупертус, собиравший родословные семей, в которых встречались полидактилия и альбинизм. Анализируя родословные, он предсказывал возможность будущих рождений с этими аномалиями.

Во второй половине XIX в. Ф. Гальтон применил к изучению наследственности человека статистику. Он привлек также внимание к социальному аспекту наследственной патологии, показав, что в основе наследственных болезней лежит отношение «ген-метаболическая реакция». Более того, он даже предположил, что некоторые из таких болезней, как, например, алкаптонурия, контролируются рецессивными генами.

Наследственная патология приобрела очень большое значение. Например, смертность детей в раннем возрасте в результате врожденных пороков развития по приблизительным подсчетам в 1900 г. составляла 5 на 1000 новорожденных. Таковой она является и сейчас. Однако в 1900 г. общая смертность младенцев составляла 150 на 1000 новорожденных, тогда как в 1980 г. - 20 на 1000. Оставаясь константной, смертность от врожденных пороков сейчас ответственна за 25% всех смертностей младенцев (в 1900 г. она была ответственна за 4%).

Сейчас известно, что от 1/4 до 1/2 всех болезней представляют болезни генетической природы. Считают, что около 3% новорожденных страдают от того или иного генетического дефекта. Одна из каждой гамет человека несет ошибочную информацию, введенную новой мутацией, большая часть которых «оплачивается» ранними абортами. Описано свыше 3000 разных наследственных аномалий, которые представляют собой генетический груз современного человечества. Различают сегрегационный и мутационный груз (рис. 71).



Рис. 71. Хромосомные аномалии у новорожденных и спонтанных абортусов

Сегрегационный груз - это часть генетического груза, унаследованная людьми современных поколений от людей, принадлежащих к поколениям, жившим на протяжении предыдущих веков. В сущности, сегрегационный груз представлен мутациями «старого» порядка. *Мутационный груз* - это часть генетического груза, которая обусловлена мутациями генов и хромосом, возникающими заново в каждом новом поколении.

Различают наследственную патологию, обусловленную мутациями хромосомных генов и хромосом, патологию, обусловленную мутациями митохондриальных генов, а также патологию, в которой имеет место наследственное предрасположение.

8.5 НАСЛЕДСТВЕННАЯ ПАТОЛОГИЯ, ОБУСЛОВЛЕННАЯ МУТАЦИЯМИ ГЕНОВ

Известно более 1500 наследственных болезней, являющихся результатом мутаций генов и встречающихся с разной частотой. Различают аутосомно-доминантные и аутосомно-рецессивные генные болезни, а также болезни, детерминируемые генами, локусы которых находятся на половых хромосомах. Важнейшей особенностью генных болезней является их гетерогенность, заключающаяся в том, что разные мутации могут сопровождаться сходным фенотипическим проявлением болезни. Это явление затрудняет клиническую диагностику многих генных болезней.

Аутосомно-доминантный тип наследования характерен для ряда болезней (табл. 21). Такие болезни встречаются в каждом поколении у гетерозиготных носителей, причем среди sibсов в соотношении 1:1. Далее, для этих болезней характерна как полная, так и не всегда полная пенетрантность генов. Не всегда полной является и экспрессивность генов, причем различия затрагивают не только разные семьи, но и членов одной семьи. Например, нейрофиброма-тоз в одних семьях имеет генерализованный характер, в других проявляется в виде отдельных кожных поражений. Часть аутосомно-доминантных болезней может проявляться лишь через некоторое время после рождения. Например, хорей Хантингтона проявляется примерно между 30-40 годами жизни больных. Наконец, для ауто-сомно-доминантных болезней характерно протекание с повышенной тяжестью у гомозиготных доминантных индивидуумов.

Таблица 21. Аутосомно-доминантные болезни

Болезнь	Проявление
Централопатическая эпилепсия	Первичные приступы возникают в возрасте между 4-16 годами, после чего реже и обычно исчезают к 40 годам
Глаукома	Слепота, вызываемая повышенным давлением жидкости в глазу и дегенерацией нервных клеток (вызывается также аутосомными рецессивными генами)
Хорей Хантингтона	Непроизвольные движения лица и конечностей, позже наступают нарушения психики. Симптомы начинают проявляться примерно между 30-40 годами
Мышечная дистрофия	Аномалия функций мышц (вызывается также ауто-сомным рецессивным и X-сцепленным генами)
Полипоз кишечника	Формирование множественных полипов, обычно ведущих к раку
Пигментирующий ретинит	Воспаление сетчатки глаза с повышенной пигментацией, ведущее к слепоте
Брахидактилия	Укорочение концевых костных фаланг (короткопа-лость)
Ахондроплазия	Карликовость, макроцефалия, укорочение конечностей

Ахондроплазия - результат миссенс-мутации, сопровождаемой заменой глицина на аргинин в белке, ответственном за пролиферацию хрящей в суставах длинных костей. Например, карлики фер-тильны, но гомозиготная ахондроплазия является летальной в неона-тальный период, поражая 25% потомства гетерозиготных родителей. Частота ахондроплазии 1:15 000.

Аутосомно-рецессивные болезни (табл. 22) встречаются чаще, чем аутосомно-доминантные, и проявляются лишь у гомозиготных носителей мутантных аллелей, рождающихся в семьях, где оба родителя гетерозиготны или один является гомозиготой, второй гетерозиготой. Конечно, больные рождаются и в семьях, где оба родителя - гомозиготные носители мутантных аллелей (больными). Для распространения болезней, наследуемых по этому типу, характерна неравномерность. Например, болезни Тея-Сакса, Нимена- Пика и мышечная деформирующая дистония очень часты среди восточно-европейских евреев (ашкенази), достигая частот, превышающих частоты этих болезней среди населения других национальных групп. В частности, болезнь Тея-Сакса, причиной которой является мутация гена, контролирующего лизосомную гексозоаминидазу А,

среди евреев-ашкенази в Австрии составляет 11%, в Чехословакии - 9%, в Венгрии - 7%, в Румынии - 4%, в Польше и России - 3%. Однако среди людей этой группы очень редка фенилкетонурия. Акаталазия, наследственный дисхроматоз и некоторые другие заболевания с высокой частотой встречаются среди японцев. Кровные браки способствуют появлению гомозиготных рецессивных носителей очень редких мутантных аллелей.

Таблица 22. Аутосомно-рецессивные болезни

Болезнь	Проявление
Серповидно-клеточная анемия	Развитие хронической гипоксии и анемии с расстройствами кровообращения и тромбозами
Цистический фиброз	Нарушения функций поджелудочной и других желез, образование толстого слоя слизи, ведущей к пневмонии и эмфиземе. Смерть наступает обычно в детском возрасте. Представляет собой наиболее частую генетическую аномалию детей (1 на 3700 рождений)
Галактоземия	Пониженные уровни галактозо-1-фосфатури-дилтрансферазы ведут к увеличению печени, катаракте и нарушениям психики
Гидроцефалия	Избыточное накопление жидкости в черепной коробке, вызывающее физические и психические нарушения
Глухота врожденная	Около половины случаев детской глухоты вызывается этим аллелем
Болезнь Нимена-Пика	Накопление липидов в нервных клетках, вызывающее нарушение психики, увеличение печени, замедленный рост. Смерть наступает обычно в первые 3 года жизни
Пернициозная анемия	Нарушения в метаболизме витамина В ₂ , что ведет к симптомам, связанным с уменьшением в крови количества эритроцитов
Болезнь Тея-Сакса	Прогрессивно развивающиеся паралитические явления, нарушения психики, слепота. Смерть наступает в первые 3 года жизни. В 27-53 случаях встречается в браках двоюродных сестер и братьев (1 на 10 000)
Фенилкетонурия	Нарушения в тонусе мышц, уменьшение пигментации кожи, волос, радужной оболочки глаз, микроцефалия, умственная отсталость

Еще в начале XX в. было показано, что эритроциты многих индивидуумов агглютинируются сывороткой кроликов, иммунизированной кровью обезьян-резус. Эритроцитарный антиген, который ответствен за эту реакцию, получил название резус-фактора, а ген, который детерминирует это свойство, был назван Rr (или Rh rh). Следовательно, индивидуумы, эритроциты которых содержат Rh-фактор, являются резус-положительными (Rh+). У резус-положительных индивидов (Rh+) отец также является Rh+ (генотип RR), но мать Rh⁻ (генотип rr). Когда резус положительный, плод находится в матке резус-негативной женщины, то он вызывает образование в крови матери Rh-антител, которые реагируют с эритроцитами плода. Эта реакция сопровождается развитием анемии плода и его абортom или смертью после рождения (рис. 72).

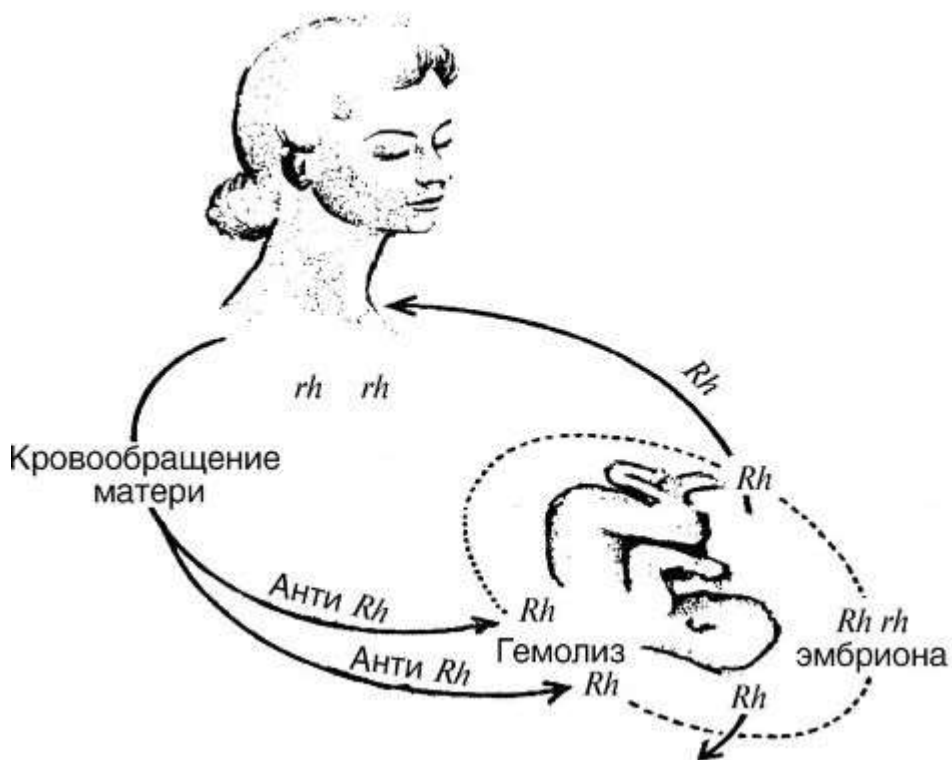


Рис. 72. Индукция Rh-антигеном

Такая аутосомно-рецессивная аномалия, как альбинизм, который обусловлен рецессивным геном, вследствие чего альбинизм рецессивен по отношению к нормальной пигментации, также встречается в разных странах с неодинаковой частотой. В Европе и США 1 альбинос приходится на 20 000 жителей, тогда как в Южной Америке и Африке - значительно чаще.

Анализ родословных многих семей, в которых обнаружены альбиносы, свидетельствует, что дети-альбиносы обычно рождаются от родителей-неальбиносов наряду с детьми-неальбиносами, причем отношение между детьми-неальбиносами и детьми-альбиносами является менделевским (3:1). Решающие доказательства того, что альбинизм - это наследственный признак, получены при изучении идентичных близнецов. Как правило, если один из них альбинос, другой также является альбиносом, тогда как из двух неидентичных близнецов лишь один может быть альбиносом. Неальбиносы бывают или гомозиготными доминантными организмами (AA), или гетерозиготными организмами (Aa). Альбиносы являются гомозиготными рецессивными организмами (aa). Брак между альбиносом и неальбиносом не дает детей-альбиносов, так как рецессивный аллель а редок и большинство людей не являются носителями такого аллеля. В браке между альбиносом и неальбиносом дети-альбиносы могут быть только тогда, когда неальбиносы являются гетерозиготным организмом, причем среди детей соотношение между альбиносами и неальбиносами будет составлять 1:1. В браках между альбиносами рождающиеся дети всегда альбиносы.

Среди наследственных болезней, передающихся в качестве аутосомно-рецессивных признаков и приуроченных к отдельным географическим районам, интерес представляет серповидноклеточная анемия. Известно, что нормальные эритроциты обладают гемоглобином А, каждая молекула которого состоит из двух полипептидных цепей α и двух цепей β . Каждый α -полипептид представлен специфическими последовательностями, состоящими из 141 аминокислоты, а каждый β -полипептид - специфическими последовательностями, состоящими из 149 аминокислот. Напротив, у больных серповидно-клеточной анемией были найдены эритроциты серповидной формы, которые обладают гемоглобином S, являющимся результатом мутации (замены пары А-Т на

пару Т-А) гена $Hb^{A\beta}$ контролирующего синтез гемоглобина А, к аллелю $Hb^{S\beta}$, контролирующему синтез гемоглобина S. Данная мутация сопровождается тем, что в эритроцитах больных одна половина гемоглобина оказывается гемоглобином А, другая - гемоглобином S. Химические различия между гемоглобинами А и S заключаются в том, что β -полипептидные цепи в их глобинах (белковых частях) различаются одной аминокислотной заменой: в β -цепи гемоглобина А шестой аминокислотой является глутаминовая кислота, а в β -цепи гемоглобина S-валин. Генотип индивидов, гомозиготных по S-аллелю, будет $Hb^{S\beta}/Hb^{S\beta}$. Удлиненные серповидные эритроциты не способны обеспечивать транспорт кислорода к тканям, поэтому во многих случаях болезнь заканчивается смертью еще в детском возрасте. В результате мутации гена $Hb^{A\beta}$, в виде замены в нем пар азотистых оснований происходит образование и других вариантов гемоглобина (помимо гемоглобина S), которых известно более 100 и которые обнаружены в разных популяциях людей. Эти варианты различаются между собой электрофоретически, а образование некоторых из них также сопровождается неблагоприятными фенотипическими эффектами разной тяжести.

Свыше 200 генов локализовано на половых хромосомах. Перечень некоторых наследственных болезней, которые контролируются генами, локализованными на X- или Y-хромосомах, приведен в табл. 23. На хромосоме X идентифицировано свыше 70 генов, контролирующих гемофилию, мышечную дистрофию, цветовую слепоту (дальтонизм), ювенильную глаукому, оптическую атрофию (дегенерацию зрительного нерва) и др. Большинство из этих болезней наследуются по рецессивному типу. Доминантный тип наследования болезней, которые детерминируются генами, сцепленными с X-хромосомой, очень редок.

Наиболее известной из генных X-сцепленных болезней является гемофилия (несвертывание крови на воздухе), детерминируемая рецессивным геном и характеризующаяся довольно высокой смертностью, особенно в детском возрасте. Гемофилией болеют почти только мужчины, причем те, которые являются сыновьями женщин - носителей рецессивного гена гемофилии. Если мужчины-гемофилики вступают в брак со здоровыми женщинами, то их сыновья будут здоровы и не будут нести ген гемофилии, так как наследуют хромосому Y, свободную от этого гена. Что касается дочерей мужчин-гемофиликов, то все они будут внешне здоровыми, но будут гетерозиготными по гену гемофилии, т. е. носителями этого гена. Более того, сыновья последних в 50% случаев также унаследуют ген гемофилии (равным образом гетерозиготными окажутся и 50% дочерей матери-гемофилика). Поскольку у мальчиков нет второй X-хромосомы, то унаследованный ими рецессивный мутантный ген гемофилии проявляет свое действие, и они страдают гемофилией. Поскольку у девочек две хромосомы X, то вследствие того, что на второй хромосоме X локализован доминантный (нормальный) ген, унаследованный рецессивный ген не проявляет своего действия и девочки не болеют гемофилией. Таким образом, в рассмотренном случае 50% мальчиков будут поражены гемофилией и 50% девочек окажутся гетерозиготными носителями гена гемофилии.

Таблица 23. Наследственные болезни, контролируемые генами, локализованными на X- или Y-хромосоме

Болезнь	Проявление
Гемофилия	Недостаток фактора крови VIII, сопровождающийся несвертыванием крови, в результате чего гемофилия даже при малейшем повреждении может стать смертельной
Гипофосфатемия	Потеря организмом фосфора и недостаток в кальции, что

	сопровождается размягчением и мальформацией костей
Мукополисахаридоз II	Нарушение в метаболизме белково-углеродистых соединений, отставание в росте, умственная отсталость, глухота
Мышечная дистрофия	Нарушение структуры и функции мышц, часто начинающиеся в 20-30-летнем возрасте
Ночная слепота	Неспособность видеть в темноте
Синдром Рейфенштейна	Форма мужского псевдогермафродитизма, характеризующаяся недостаточным развитием тестисов и повышенным развитием грудных желез
Тестикулярная феминизация	Нарушение в развитии мужчин, в результате чего они имеют внешние признаки женщин, включая влагалище, но не имеют матки. Гонады, локализованные в брюшной полости, являются дегенеративными тестисами
Y-сцепленная волосатость ушей	Длинные волосы, растущие с внутреннего края ушей
Синдактилия	Перепончатообразное сращение II и III пальцев на ноге

Гемофилией могут страдать и женщины, но лишь тогда, когда они рождаются от родителей, один из которых является гемофиликом (отец), другой - гетерозиготным носителем (мать). Однако это встречается очень редко.

Передача рецессивного гена, детерминирующего гемофилию, от гетерозиготных носительниц к их дочерям, внукам и т. д., которые становятся гетерозиготными носителями и сыновья которых в 50% случаев болеют гемофилией, хорошо прослеживается при ознакомлении с генеалогией некоторых царствовавших семей в Европе, которая восходит к английской королеве Виктории, бывшей гетерозиготной по полулетальному гену гемофилии в X-хромосоме. От гемофилии умерли три правнука королевы Виктории - испанские инфанты Альфонсо, Гонсалес и Хуан, являющиеся сыновьями Альфонса XIII и Виктории-Евгении Баттенбергской. Гемофиликом был также сын последнего русского царя Николая II, который унаследовал ген гемофилии от своей матери, бывшей царицы Александры Федоровны (Алисы). Последняя унаследовала этот ген через мать от своей бабки королевы Виктории (рис. 73).

Давно идет обсуждение вопроса о происхождении гена гемофилии у королевы Виктории. Достоверно известно, что ни ближайшие, ни дальние родственники ее родителей не обладали таким геном. Поэтому предполагают, что Виктория оказалась носителем свежей мутации гена или же она была дочерью фаворита ее матери, который болел гемофилией.

Другим примером наследования генов, сцепленных X-хромосомой, является наследование дальтонизма, который, например, в США встречается у 8% мужчин и у 0,5% женщин. Наследование дальтонизма похоже на наследование гемофилии, так как рецессивный ген локализован на хромосоме X. Отец передает X-хромосому ко всем дочерям, но ни к одному из сыновей, а мать передает одну из ее хромосом X ко всем детям. В связи с этим все сыновья матери-дальтоника тоже являются дальтониками, причем независимо от состояния зрения отца. Однако если отец имеет нормальное зрение, то нормальное зрение будут иметь все дочери от этого брака, хотя они и будут являться гетерозиготными носителями. В браке последних с мужчинами, зрение которых нормально, будут рождаться девочки с нормальным зрением, а мальчики - наполовину

дальтоники и наполовину с нормальным зрением. Девочка-дальтоник может родиться лишь в браке мужчины-дальтоника с женщиной-дальтоником или гетерозиготной носительницей. В литературе описан случай, когда мужчина был одновременно гемофиликом и дальтоником, что является доказательством локализации этих генов на одной и той же хромосоме

Синдром Леша-Найяна - это заболевание почек мальчиков, сопровождающееся умственной отсталостью и связанное с недостаточностью гипоксантин-фосфорибозилтрансферазы, необходимой для синтеза ДНК. Наследуется через рецессивный ген, сцепленный с X-хромосомой. Следовательно, мать передает дефектный ген мальчикам через X-хромосому. Предполагают, что 1/2 мальчиков, родившихся от матери-носителя, будут наследовать дефектный ген.

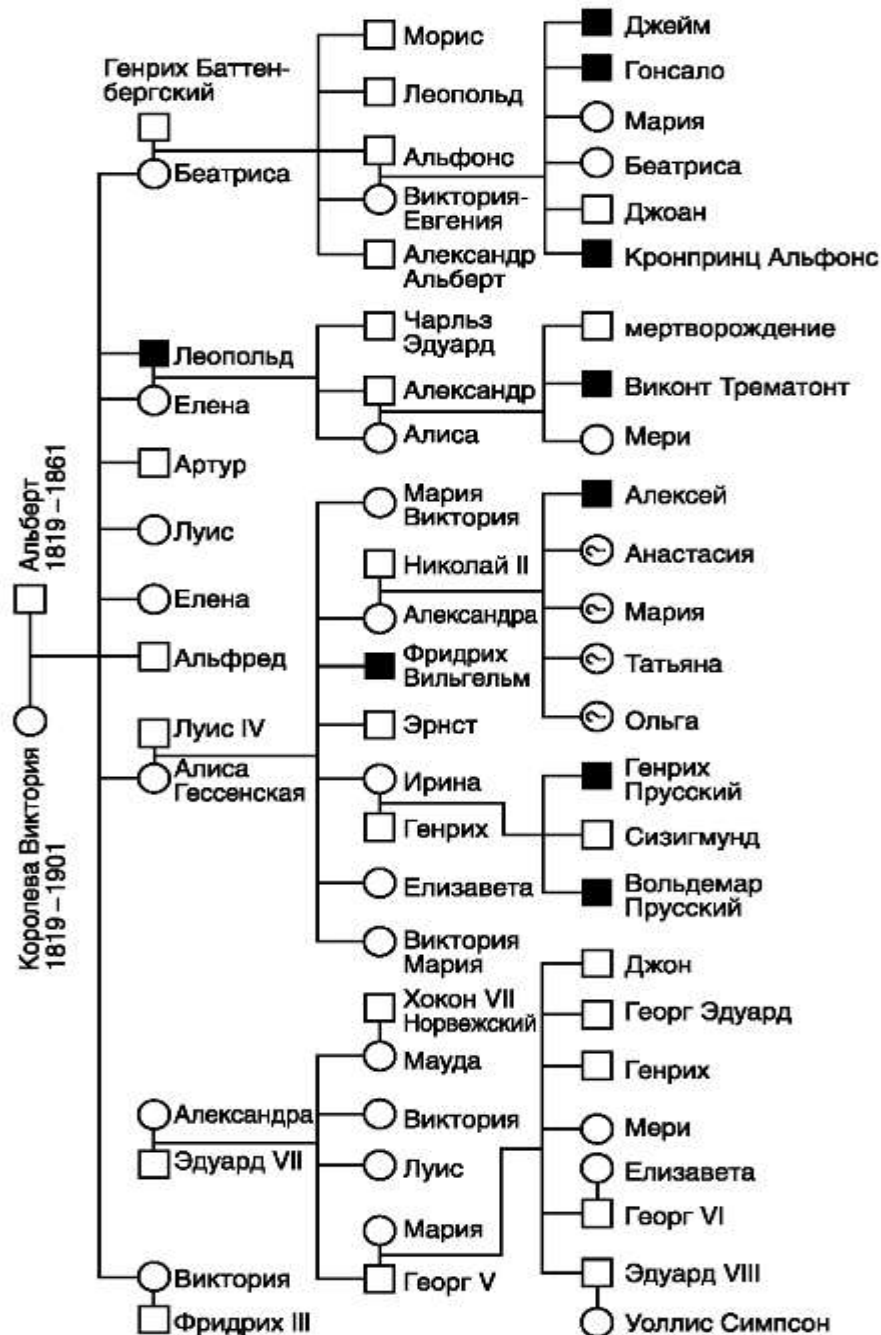


Рис. 73. Родословная потомков королевы Виктории, в которой прослеживается наследование гена гемофилии: □ - нормальный мужчина; ○ - нормальная женщина; ■ - мужчина-гемофилик

Мышечная дистрофия ювенильного возраста также зависит от рецессивного гена, сцепленного с X-хромосомой. Эта болезнь проявляется в мышечном истощении, которое начинается в раннем подростковом возрасте и заканчивается параличами конечностей в среднем и позднем подростковом периоде. Умирают обычно, не достигнув 21 года. Болезнь наследуется по тому же типу, что и синдром Леша-Найяна.

Примерами наследственных аномалий, контролируемых генами, локализованными на Y-хромосомах, являются синдактилия (пере-пончатообразное сращение II и III пальцев на ноге) и гипертрихоз (волосатость края ушной раковины). Поскольку Y-хромосома встречается только у мужчин, эти гены передаются к потомству только по мужской линии.

Характерной особенностью ряда генных болезней является то, что их географическая приуроченность приходится на «старые» популяции людей, что объясняют так называемым компенсационным преимуществом. Классическим примером такой компенсации является преимущество гетерозиготных носителей гена серповидноклеточной анемии относительно малярии. Гомозиготы по этому гену погибают, но гетерозиготы более устойчивы к малярии, чем нормальные. При болезни Тея-Сакса у евреев-ашкенази компенсационное преимущество обеспечивается большей устойчивостью их к туберкулезу по сравнению с другим населением в том же самом регионе. Поэтому смертность их от болезни Тея-Сакса является «платой» гомозигот за выживание гетерозигот.

Характерной особенностью генных болезней является также и то, что многие из них, помимо специфических клинических черт, сопровождаются также умственной отсталостью больных. В частности, умственная отсталость установлена в случае около 60 нозологических форм аутосомно-доминантных и аутосомно-рецессивных аномалий (включая фенилкетонурию). По данным американских авторов, в США около 1/3 населения, возможно, имеет один или несколько аутосомных рецессивных генов, которые в гомозиготном состоянии могут сопровождаться умственной отсталостью индивидуумов. Считают также, что 23% всех случаев умственной отсталости контролируется генами, локализованными на половых хромосомах и детерминирующими разные наследственные болезни.

Исследования молекулярных механизмов в этиологии генных болезней позволили установить существование таких болезней, возникновение которых связано с нарушениями регуляции действия генов. Например, синдром Рубенштейна-Тайби, который характеризуется нарушениями в строении концевых фаланг конечностей и умственной отсталостью больных, является результатом мутации гена, детерминирующего синтез белка, действующего в качестве коактиватора ц-АМФ-регулируемой экспрессии этого гена.

8.6 НАСЛЕДСТВЕННАЯ ПАТОЛОГИЯ, ОБУСЛОВЛЕННАЯ МУТАЦИЯМИ ХРОМОСОМ

Наследственные болезни, связанные с мутациями хромосом, имеют широкое распространение. Считают, что хромосомные болезни живорожденных составляют 35-40% всех наследственных болезней.

Для всех или почти всех хромосомных аномалий характерной особенностью является то, что они начинают проявляться еще во внутриутробном периоде развития, оказываясь летальными. Установлено, что гибель зародышей начинается уже на стадиях зиготы и бластулы (в первые 2 недели развития). Хромосомные мутации ответственны примерно за 50% спонтанных аборт и 6% мертворождений. Считают, что те или иные

хромосомные дефекты имеются у 0,6-0,7% всех новорожденных. Смертность от хромосомных болезней в перинатальный период составляет приблизительно 1:1000.

Различают хромосомные наследственные болезни, детерминированные мутациями количества хромосом, и хромосомные наследственные болезни, детерминированные мутациями структуры хромосом.

Мутационные нарушения ploидности хромосом человека в сторону гаплоидии неизвестны. Что касается полиплоидии, то она описана в виде триплоидии и тетраплоидии при исследовании спонтанно абортированных плодов и эмбрионов, а также мертворожденных. По некоторым данным, 1% всех зачатий человека представлен триплоидными зиготами. Аборты триплоидов, как правило, происходят к концу 3-го месяца беременности. Полиплоидия является результатом извращений митотического деления зародышей или нерасхождения полного генома в течение мейоза, ведущего к диплоидным гаметам.

Наиболее часто встречаются болезни, являющиеся результатом анеуплоидии аутосом и половых хромосом. «Клинически значимые» аномалии составляют половину всех хромосомных аномалий новорожденных. В табл. 24 представлены данные о некоторых из таких наследственных болезней.

Наиболее частой формой анеуплоидии (гетероплоидии) являются полисомии по тем или иным хромосомам, частота которых составляет $5,7 \cdot 10^{-4}$ на гамету или генерацию. К наиболее известным ауто-сомным полисомиям относятся трисомии, когда одна из пар в хромосомном наборе имеет добавочную хромосому, т. е. представлена тремя хромосомами ($2n + 1$). Например, болезнь Дауна, характеризующаяся серьезными нарушениями здоровья, включая нарушения психической деятельности, обусловлена трисомией по 21-й паре хромосом. У шимпанзе синдром Дауна бывает по 22-й паре, которая гомологична 21-й паре человека (рис. 74).



Рис. 74. Синдром Дауна (кариотип)

Таблица 24. Некоторые наследственные болезни, детерминируемые хромосомными мутациями

Хромосомная формула	Клинический синдром	Частота при рождении	Главные фенотипические характеристики
47,XX+21 или 47,XY+21	Болезнь Дауна	1:700 (у европейцев)	Монголоидность, открытый рот с большим языком, умственная отсталость. 1/6 часть больных умирает в первый год после рождения
47,XX+13 или 47,XY+13	Трисомия 13 (синдром Патау)	1:20 000	Глухота, аномалии сердца, полидактилия, умственная дефективность
47,XX+18 или 47,XY+18	Трисомия 18 (синдром Эдварда)	1:8000	Множественные врожденные пороки многих органов. Умственная отсталость. 90% больных умирают в первые 6 месяцев. Известен случай, когда один ребенок дожил до 5 лет
45,X	Синдром Шерешевского-Тернера	1:3000	Женщины с недостаточным половым развитием, короткой фигурой, нарушениями сердечнососудистой системы
47,XXY	Синдром Клайн-фельтера	1:500	Мужчины с недоразвитыми тестисами, но развитой грудью, с женским голосом, длинными конечностями
47,XXX	Синдром Трипло-Х	1:700	Больные женщины внешне не отличаются от нормальных, но их фолликулы недостаточно развиты. Менструации нерегулярны
48,XXXX 48,XXXУ 48,XXVУ 49,XXXXУ 50,XXXXXX	Различные полисомии		

Трисомии бывают и в случае малых хромосом. Например, трисомия по 13-й паре обуславливает синдром Патау, 18-й паре - синдром Эдвардса. Известны такие трисомии по 22-й, 8-й и другим парам хромосом. Описаны также случаи аутосомных тетрасомий и пентасомий, но они летальны. Что касается аутосомных моносомий, то они тоже летальны.

Более частой формой анеуплоидии является анеуплоидия по половым хромосомам, частота которой составляет $9,310^{-4}$ на гамету или генерацию. Различают полисомии по половым хромосомам и X-моносомии. Наиболее известными примерами наследственных

заболеваний, в основе которых лежит анеуплоидия по половым хромосомам, являются синдромы Клайнфельтера и Трипло-Х, которыми страдают женщины, а также синдром 47,ХУУ, который характеризуется агрессивностью, умственной отсталостью и антиобщественным поведением больных мужчин. Причинами трисомии считают нерасхождение хромосом при гаметогенезе (мейозе) у одного из родителей. Примером наследственного заболевания, в основе которого лежит Х-моносомия, является синдром Шерешевского-Тернера. Х-моносомии служат, вероятно, главной причиной полового недоразвития женщин (рис. 75, 76, 77).

Частота многих хромосомных аномалий зависит от возраста матерей, что хорошо показано в случае синдрома Дауна (табл. 25).

Как правило, мутации количества хромосом происходят в гаметах одного из родителей. Поэтому все клетки организма, в зачатии кото-

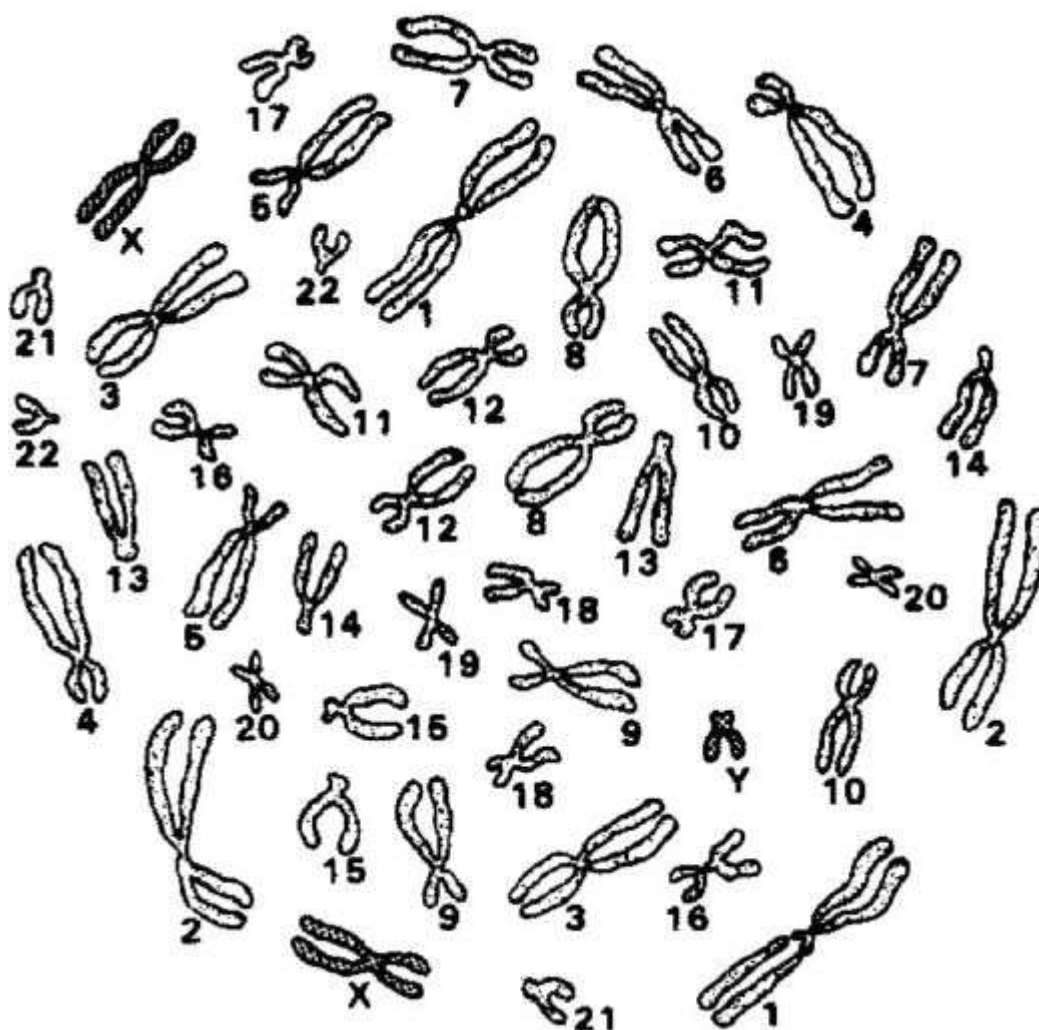


Рис. 75. Кариотип синдрома Клайнфельтера (47,ХХУ; 48,ХХХУ; 49,ХХХХУ или 48,ХХУУ)



Рис. 76. Синдром Трипло-Х (47,XXX)

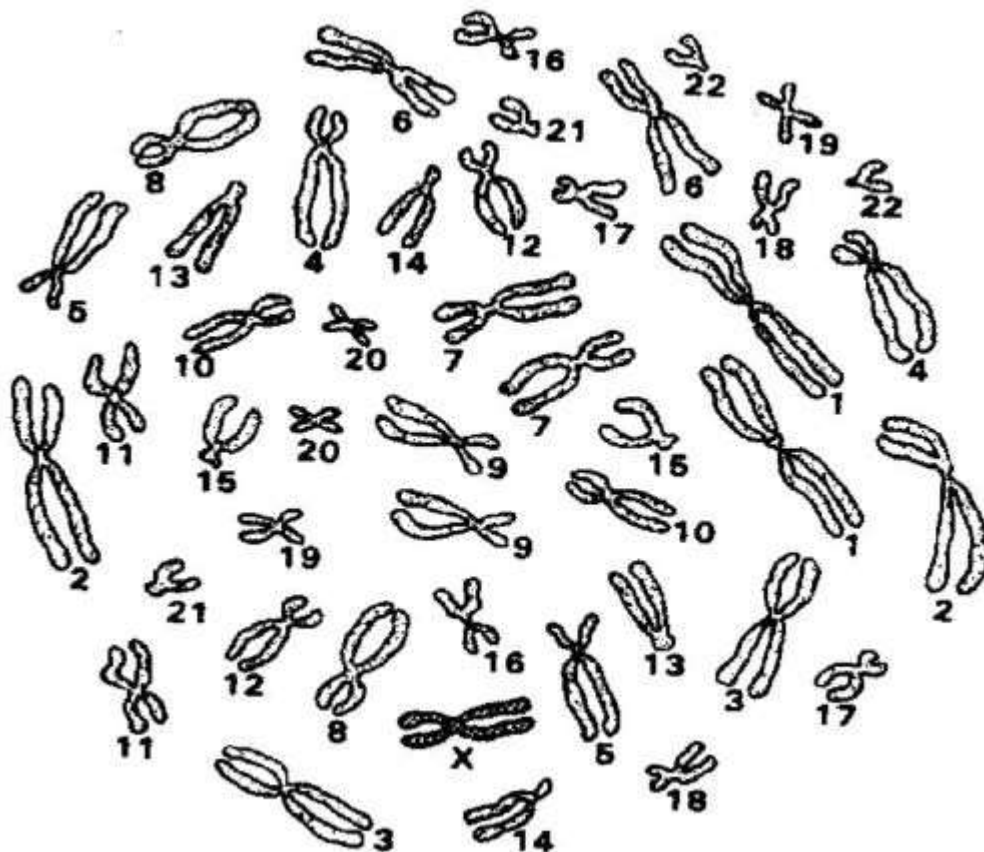


Рис. 77. Кариотип синдрома Шерешевского-Тернера (46,X)

Таблица 25. Возраст матерей и частота синдрома Дауна рого принимала участие одна из мутантных гамет, будут содержать аномальный хромосомный набор. Однако иногда количественные хромосомные мутации могут случаться в процессе первых делений зиготы, образованной нормальными гаметами. Из такой зиготы разовьется организм, часть клеток которого будет иметь нормальный диплоидный набор, другая же часть - аномальный (рис. 78). Это явление называют хромосомным мозаицизмом, а индивидов, обладающих мозаицизмом, - хромосомными мозаиками. Мозаицизм чаще всего проявляется по половым хромосомам. Такие мозаики имеют генотипы X/ XX, X/ XY, XX/XY, XXУ/XX.

Возраст матери, лет	Частота синдрома
До 20	-
До 30	1:1000
До 30-34	1,6:1000
До 35-39	4:1000
До 40-44	14:1000
До 45 и выше	25:1000

Для хромосомных болезней, причиной которых являются мутации количества хромосом, так же как и для генных, характерна в качестве «сопутствующего» симптома

умственная отсталость. Она часта в случае аутосомных синдромов. Что касается половых хромосом, то около 1% умственно отсталых женщин имеют одну или более лишнюю хромосому X.

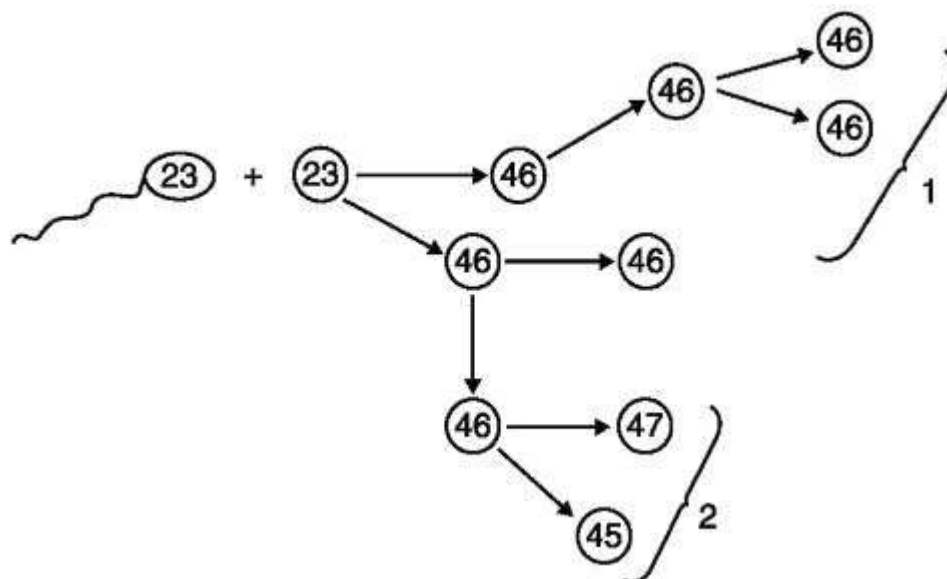


Рис. 78. Формирование хромосомного мозаицизма: 1 - линия клеток с нормальным числом хромосом; 2 - линия клеток с аномальным числом хромосом

Умственная отсталость имеет важное социальное значение, но ее изучение очень ограничено тем, что человеческие психические черты еще не сведены до количественных механизмов. Кроме того, отсутствуют адекватные тесты. IQ-тест не полностью оправдал возлагавшихся на него надежд, поскольку невозможно определить, что измеряется с помощью этого теста.

Хромосомные болезни, детерминированные мутациями структуры хромосом, более редки, а их клиническое проявление менее выражено или неспецифическое по сравнению с аномалиями, вызываемыми мутациями количества хромосом. Мутации структуры хромосом выявлены во всех парах аутосом. Часто многие из этих мутаций называют частичными трисомиями и моносомиями. Например, делеция по 5-й хромосомной паре вызывает синдром «кошачий крик», связанный с анатомическими изменениями лицевого скелета, синдром «дупликации - деления 11» в 3-й хромосоме заключается в спонтанных абортах. Описаны, однако, два рождения, при которых ребенок не способен сидеть, не может есть твердую пищу, имеет очень короткий нос. Предполагают, что при синдроме Дауна в некоторых случаях происходит транслокация сегмента 21-й хромосомы на другую хромосому. По данным японских авторов, 14 из 321 пациента болезнью Дауна характеризовались транслокацией части 21-й хромосомы на одну из нескольких других хромосом.

8.7 НАСЛЕДСТВЕННАЯ ПАТОЛОГИЯ, ОБУСЛОВЛЕННАЯ МИТОХОНДРИАЛЬНЫМИ ГЕНАМИ

Известно небольшое количество наследственных болезней, получивших название митохондриальных из-за того, что в их основе лежат изменения в ДНК митохондрий, т. е. митохондриальных генов.

Установлено свыше 80 различных генов, которые необходимы для продукции компонентов дыхательной цепи митохондрий и мутации которых повреждают окисление в клетках.

Одной наиболее известной болезнью является наследственная оптическая нейропатия Лебера, связанная с поражением мышц глаза и проявляющаяся в виде внезапной потери зрения в период между юношеским и взрослым возрастом из-за инактивации зрительного нерва.

Описаны также хроническая прогрессирующая офтальмоплегия, синдромы Кернса-Сэйра и Пирсона, митохондриальная энце-фаломиопатия и молочный ацидоз.

Известны данные, в соответствии с которыми перестройки в митохондриальной ДНК фенотипически проявляются в развитии диабета - *Diabetes melitus*.

Известно, что митохондриальная ДНК передается по материнской линии, что прочно установлено у дрозофил и мышей. Но у морских голубых двухстворчатых раковин рода *Mytilus* она передается как по материнской, так и по мужской линии, но передача зависит от пола потомства. Мужские особи получают материнские митохондрии от отцов, женские - от матерей. Напротив, дочери обычно получают лишь материнскую митохондриальную ДНК. Поскольку в спермиях очень низкий уровень женских митохондрий, то считают, что все или почти все дочерние митохондрии должны иметь материнское происхождение. У этой раковины женские митохондрии передаются матерями сыновьям и дочерям, а мужские митохондрии - отцами сыновьям. Могут быть также ограничения (передача женских митохондрий отцами дочерям).

Каким образом наследуются митохондриальные гены у человека? Поскольку митохондрии из сперматозоидов не проникают в яйце- клетку, то индивид наследует митохондрии (митохондриальные гены) от матери. Мутации митохондриальных генов могут передаваться в яйцеклетки, поэтому риск передачи велик. Итак, это пример материнской наследственности.

8.8 БОЛЕЗНИ С НАСЛЕДСТВЕННЫМ ПРЕДРАСПОЛОЖЕНИЕМ

Болезни, в патогенезе которых играет роль наследственность и проявление которых зависит от действия факторов внешней среды, являются болезнями с наследственным предрасположением. К таким болезням относятся атеросклероз, гипертоническая болезнь, ише-мическая болезнь сердца, ревматизм, язвенная болезнь, дерматиты, некоторые формы диабета, шизофрения и др. Доводами в пользу наследственной предрасположенности служат существенно большее накопление повторных случаев болезни среди родственников больных по сравнению с популяционной частотой данного заболевания, а также значительное повышение показателей конкордантности в парах монозиготных близнецов по сравнению с такими показателями в парах дизиготных близнецов (табл. 26).

Генетическая природа болезней с наследственными предрасположениями неодинакова. Различают моногенные и полигенные болезни с наследственным предрасположением.

Моногенные болезни с наследственным предрасположением - это болезни, при которых предрасположенность определяется одним геном во взаимодействии с точно известным фактором среды.

Полигенные болезни с наследственным предрасположением - это болезни, при которых предрасположенность определяется многими генами во взаимодействии с многими факторами среды. По этой причине такие болезни еще называют *мультифакториальными* (рак, гипертония, шизофрения и др.).

Изучение мультифакториальных болезней затруднено по многим причинам, одна из которых заключается в поисках генетических маркеров предрасположения. \

Глава IX. Теория эволюции

Масса Земли составляет около $4 \cdot 10^{18}$ тонн, возраст - около 4,5-5 млрд лет. Жизнь возникла на Земле около 3,9 млрд лет назад. Возникнув, она оказала существенное влияние на Землю и ее атмосферу, которая изменялась от окисляющей к неокисляющей.

Огромное разнообразие живых форм, населяющих сейчас Землю, является результатом длительной эволюции (от лат. *evolution* - развертываю), под которой понимают развитие организмов во времени или процесс исторического преобразования на Земле. В итоге этого процесса возникло многообразие современного живого мира. Термин «эволюция» был введен в науку в 1762 г. швейцарским натуралистом Ш. Бонне (1720-1793). Центральным моментом эволюции является филогенез (от греч. *phyle* - племя, *genesis* - развитие), под которым понимают процесс возникновения и развития вида, т. е. эволюцию вида.

Современные представления о происхождении жизни основываются на теории эволюции, сама же теория эволюции основывается на данных об общих закономерностях и движущих силах исторического развития живой природы. Одной из характерных особенностей эволюции является длительность сроков ее для первых живых существ. Например, микроорганизмы были единственными живыми обитателями Земли в течение 3 млрд лет. Затем эволюция пошла быстро. Многоклеточные появились лишь после 4/5 времени существования Земли (в палеозойской эре). Эволюция человека составила всего лишь несколько последних миллионов лет.

Эволюция протекает на всех уровнях организации живой материи и на каждом уровне характеризуется новообразованием структур. Объединение структур одного уровня сопровождается переходом системы на более высокий эволюционный уровень.

9.1 ВЗГЛЯДЫ НА ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЮ ЖИЗНИ В ПРОШЛОМ

Проблемы происхождения и эволюции жизни на Земле принадлежат к числу величайших проблем естествознания. Эти проблемы привлекали к себе внимание человеческого ума с самых незапамятных времен. Они являлись предметом интереса всех философских и религиозных систем. Однако в различные эпохи и на разных ступенях развития человеческой культуры проблемы происхождения и эволюции жизни решались по-разному, причем всегда были ареной борьбы материализма и идеализма.

Самыми древними взглядами на природу были мистические, по которым жизнь связывали с силами природы. Но уже у самых истоков культуры в Древней Греции на смену мистическим истолкованиям природы приходят начала других представлений. В тот период возникла и стала развиваться доктрина *абиогенеза*, или спонтанного самозарождения, в соответствии с которой признавалось, что живые организмы возникают спонтанно из неживого материала. Тогда же появились и эволюционные идеи. Например, Эмпедокл (490-430 гг. до н. э.) считал, что первые живые существа возникли из четырех элементов живой материи (огонь, воздух, вода и земля) и что для природы характерно закономерное развитие, выживание тех организмов, которые наиболее гармонично (целесообразно) устроены. Эти мысли были очень важными для дальнейшего распространения идеи о естественном происхождении живых существ.

По мнению Демокрита (460-370 гг. до н. э.), мир состоит из множества мельчайших частиц, которые находятся в движении, и жизнь является не результатом творения, а результатом действия механических сил самой природы, приводящих к самозарождению. По Демокриту, самозарождение живых существ происходит из ила и воды в результате сочетания атомов при их механическом движении, когда мельчайшие частицы влажной земли встречаются и соединяются с атомами огня. Самозарождение представлялось случайным процессом.

Предполагая, что черви, клещи и другие организмы возникают из росы, ила, навоза, волос, пота, мяса, моллюски из влажной земли, а рыбы из морской тины и т. д., Платон (427-347 гг. до н. э.) утверждал, что живые существа образуются в результате соединения пассивной материи с активным началом (формой), представляющим собой душу, которая затем движет организмом.

Аристотель (384-322 гг. до н. э.) утверждал, что растения и животные возникают из неживого материала. В частности, он утверждал, что некоторые животные появляются из разложившегося мяса. Признавая реальность материального мира и постоянство его движения, сравнивая организмы между собой, Аристотель пришел к заключению о «лестнице природы», отражающей последовательность организмов, начинающуюся с неорганических тел и продолжающуюся через растения к губкам и асцидиям, а затем к свободно живущим морским организмам. Однако признавая развитие, Аристотель не допускал мысли о развитии низших организмов к высшим.

Взгляды Аристотеля оказали влияние на века, ибо последующие греческие и римские философские школы полностью разделяли идею самопроизвольного зарождения, которая все больше и больше наполнялась мистическим содержанием. Описания различных случаев самозарождения даны Цицероном, Овидием, позднее Сенекой, Плинием, Плутархом и Апулеем. Идея изменяемости прослеживается во взглядах древних философов Индии, Китая, Месопотамии, Египта. Раннее христианство обосновывало доктрину абиогенеза примерами из Библии, которая, в свою очередь, заимствовала сказания, сложенные в Египте и Вавилоне. Подчеркивалось, что самозарождение действует от сотворения мира до наших дней.

В течение Средних веков (V-XV вв.) вера в самопроизвольное самозарождение была господствующей среди ученых того времени, ибо философская мысль тогда могла существовать лишь в качестве богословской мысли, а сама философия, как отмечал Ф. Энгельс, была «служанкой богословия». Поэтому сочинения средневековых ученых содержат многочисленные описания самозарождения насекомых, червей, рыб. Тогда часто считали, что даже львы возникли из камней пустыни. Парацельс (1498-1541) приводил рецепт изготовления гомункулуса путем помещения семени человека в тыкву. Как известно, Мефистофель из трагедии Гете «Фауст» называл себя повелителем крыс, мышей, мух, лягушек, клопов и вшей.

Средневековье не внесло новых идей в представления о развитии органического мира. Напротив, в тот период царило креационистское представление о возникновении живого в результате акта творения, о постоянстве и неизменности существующих живых форм. Вершиной креационизма было создание лестницы тел природы: Бог - ангел - человек - животные - растения - мицеллы.

Гарвей (1578-1667) допускал, что черви, насекомые и другие животные могли зарождаться в результате гниения, но при действии особых сил. Ф. Бэкон (1561-1626) считал, что мухи, муравьи и лягушки могут самопроизвольно возникать при гниении, однако к вопросу подходил материалистически, отрицая непреодолимую грань между неорганическим и органическим. Р. Декарт (1596-1650) также признавал самопроизвольное зарождение, но отрицал участие в нем духовного начала. По Р. Декарту, самозарождение - это естественный процесс, наступающий при определенных (непонятных) условиях.

Оценивая взгляды выдающихся деятелей прошлого, можно сказать, что доктрина самозарождения не подвергалась сомнению вплоть до середины XVIII в. Метафизичность воззрений в XVII-XVIII вв. особенно проявлялась в представлениях о неизменности видов и органической целесообразности, которые считались результатом мудрости творца и жизненных сил. Характеризуя мировоззрение, сложившееся в XVII-XVIII вв., центром которого являлось представление об абсолютной неизменности природы, Ф. Энгельс

писал, что «Земля оставалась от века или со дня своего сотворения (в зависимости от точки зрения) неизменно одинаковой. Теперешние "пять частей света" существовали всегда, имели всегда те же самые горы, долины, реки, тот же климат, ту же флору и фауну, если не говорить о том, что изменено или перемещено рукой человека. Виды растений и животных были установлены раз и навсегда при своем возникновении, одинаковое всегда порождает одинаковое. В природе отрицали всякое изменение, всякое развитие. Для естествоиспытателей виды были чем-то окостенелым, неизменным, а для большинства чем-то созданным сразу. Наука все еще глубоко увязает в теологии».

Однако вопреки господству метафизических представлений в XVI-XVII вв. все же происходит ломка догматического мышления Средневековья, обостряется борьба против духовной диктатуры церкви, возникает и углубляется процесс познания, который привел в XVIII в. к существенной аргументации против теории абиогенеза и к возбуждению интереса к эволюционизму.

Осуществив ряд экспериментов с мясом и мухами, в 1665 г. Ф. Реди (1626-1697) пришел к заключению, что личинки, возникающие в гниющем мясе, являются личинками насекомых и что такие личинки никогда не возникнут, если мясо поместить в закрытый контейнер, недоступный для насекомых, т. е. для откладывания ими яиц. Этими экспериментами Ф. Реди опроверг доктрину самозарождения внешних организмов из неживого материала. Однако в материалах и рассуждениях Ф. Реди не исключалась мысль о спонтанном самозарождении микроорганизмов. Следовательно, сама идея самозарождения еще продолжала существовать.

В 1765 г. Л. Спаланцани (1729-1799) во многих опытах показал, что формирование микробов в растительных и мясных настоях исключается кипячением последних. Он выявил также значение времени кипячения и герметичности сосудов. Его заключение сводилось к тому, что если герметичные сосуды с настоями кипятить достаточное время и исключить проникновение в них воздуха, то в таких настоях микроорганизмы никогда не возникнут. Однако Л. Спаланцани не сумел убедить своих современников в невозможности самозарождения микроорганизмов. Идею самозарождения жизни продолжали защищать многие выдающиеся философы и естествоиспытатели того времени (И. Кант, Г. Гегель, Ж. Гей-Люссак и др.).

В 1861-1862 годы Л. Пастер представил развернутые доказательства невозможности самозарождения в настоях и растворах органических веществ. Экспериментально он доказал, что источником загрязнений всех растворов являются бактерии, находящиеся в воздухе. Исследования Л. Пастера произвели огромное впечатление на современников. Англичанин Д. Тиндаль (1820-1893) нашел, что некоторые формы микробов очень резистентны, выдерживая нагревание до 5 часов. Поэтому он разработал метод дробной стерилизации, называемый сейчас тиндализацией.

Опровержение доктрины абиогенеза сопровождалось формированием представлений о вечности жизни. В самом деле, если самозарождение жизни невозможно, рассуждали многие философы и ученые, то тогда жизнь вечна, автономна, рассеяна во Вселенной. Но как она попала на Землю? Чтобы ответить на этот вопрос, шведский ученый С. Аррениус (1859-1927) в начале XX в. сформулировал гипотезу панспермии, в соответствии с которой жизнь существует во Вселенной и переносится в простейших формах с одного небесного тела на другое, включая Землю, под давлением световых лучей. Сторонники этой гипотезы считали, что перенос жизни на Землю возможен и с помощью метеоритов. Однако гипотеза панспермии вызывала возражения в том плане, что в космическом пространстве действуют факторы, которые губительны для микроорганизмов, и что эти факторы исключают циркуляцию микроорганизмов за пределами земной атмосферы. Становилось все более ясным, что жизнь уникальна, что истоки жизни следует искать на Земле. Еще в XVII-XVIII вв. внимание натуралистов и

философов привлекал ряд вопросов, обсуждение которых расшатывало догмы о неизменяемости органического мира. Один из таких вопросов касался изменяемости видов. Тогда для многих мысль о возможном изменении организмов под влиянием климата, пищи, почвы, упражнений и неупражнений органов, гибридизации и других факторов казалась само собой разумеющейся. Например, Ф. Бэкон (1561-1626), Д. Рей (1628-1705), Ж. Бюффон (1707-1788) и др. допускали изменение организмов под влиянием климата и почвы, а Ш. Бонне признавал, что паразитические черви произошли от свободно живущих червей. Даже К. Линней не исключал изменяемости видов под влиянием почвы и климата, скрещиваний организмов разных видов между собой. Мысль об изменяемости видов поддерживали Эразм Дарвин (1731-1802), К.Ф. Вольф (1734-1794), французские философы-материалисты Д. Дидро (1713-1784), Ж.О. Ламетри (1709-1751), П. Гольбах (1723-1789). Допущение изменяемости видов часто сопровождалось верой в наследование организмами приобретенных свойств. Однако мысль об изменяемости видов еще была далека от идеи исторической преемственности видов, развития органического мира от низшего к высшему.

Не меньшее значение в то время имел вопрос о «естественном родстве» организмов. Речь шла о группировке организмов на основе их естественного сродства, о допущении, что отдельные организмы могли произойти от общих родоначальников. Например, Ж. Бюффон считал, что могли быть «общие родоначальники» для нескольких семейств, в частности для млекопитающих, им допускалось 38 общих родоначальников. В России мысль о происхождении организмов ряда видов от общих родоначальников развивал П.С. Паллас (1741-1811).

Далее привлекал внимание вопрос о факторе времени в изменении организмов. В частности, значение фактора времени для существования Земли и формирования на Земле органических форм признавали И. Кант (1724-1804), Д. Дидро, Ж. Бюффон, М.В. Ломоносов (1711-1765), А.Н. Радищев (1749-1802), А.А. Каверзнев (?-1748). И. Кант определял возраст Земли в несколько миллионов лет, а М.В. Ломоносов писал, что время, которое было необходимо для создания организмов, является большим церковного исчисления. Признание фактора времени имело несомненное значение для исторического понимания развития организмов. Однако представления о времени в тот период сводились лишь к мысли о неодновременности появления организмов разных видов, но не к признанию развития организмов во времени.

Важное значение тогда имел вопрос о последовательности природных тел. Значительный вклад в формирование идеи последовательности природных тел принадлежит Ш. Бонне и Г. Лейбницу. В России эту идею поддерживал А.Н. Радищев. Не имея достаточных знаний об организмах, Ш. Бонне, Г. Лейбниц и другие натуралисты того времени возродили аристотелевскую «лестницу природы». Расположив на ней организмы по ступеням (на главной ступени оказался человек), они создали «лестницу существ», в которой имелись непрерывные переходы от Земли и камней к Богу. Ступеней в лестнице было столько, сколько есть животных. Отражая мысль о единстве и связи живых форм, об усложнении организмов, «лестница существ» в целом явилась порождением метафизического мышления, ибо ее ступени отражали простое соседство, но не результат исторического развития.

Существенное внимание в те времена привлекал вопрос о «прототипе» и единстве плана строения организмов. Допуская существование исходного существа, многие признавали единый план строения организмов. Дискуссии по этому вопросу имели важное значение для последующих представлений об общности происхождения организмов.

Для многих большой интерес вызывал вопрос о трансформации организмов. Например, французский натуралист Б. де Майе (1696-1738) считал, что в море живут

вечные семена жизни, которые дают начало морским живым формам, трансформирующимся затем в земные организмы. Отмечая позитивную роль трансформизма в эволюционизме, следует все же отметить, что он был механическим и исключал мысль о развитии, об историзме.

Наконец, центром внимания в то время был вопрос о возникновении органической целесообразности. Многие философы и натуралисты признавали, что целесообразность не изначальна, что она возникла естественным путем в результате браковки дисгармонических организмов. Обсуждение этого вопроса продвигало эволюционизм, но не достигало существенного результата, ибо появление одной формы рассматривалось независимо от появления другой.

Итак, к концу XVIII в. появились идеи, противоречащие представлениям о неизменности видов, но они не сложились в систему взглядов, а метафизичность мышления мешала полностью отвергнуть религию и взглянуть на природу по-новому. Первым, кто специально обратился к изучению проблем эволюции, был французский ученый Ж.-Б. Ламарк (1744-1829). Созданное им учение явилось завершением предыдущих поисков многих натуралистов и философов, пытавшихся осмыслить возникновение и развитие органического мира.

Ж.-Б. Ламарк был деистом, так как считал, что первопричиной материи и движения является творец, но дальнейшее развитие происходит благодаря естественным причинам. По Ламарку, творец делал лишь первый акт, создавая самые простые формы, которые затем развивались, дав начало всему многообразию на основе естественных законов. Ламарк был также антивиталистом, считая, что живое возникает из неживого. Он рассматривал самозарождение в качестве естественного закономерного процесса, являющегося начальным пунктом эволюции. Признавая развитие от простого к сложному и опираясь на «лестницу существ», Ламарк пришел к заключению о градации, в которой он увидел отражение истории жизни, развитие одних форм из других. Ученый считал, что развитие от простейших форм до самых сложных составляет главное содержание истории всего органического мира, включая и историю человека. Однако, доказывая эволюцию видов, Ламарк полагал, что они текучи и между ними нет границ, т. е. фактически он отрицал существование видов.

Главными причинами развития живой природы, по Ламарку, является врожденное постоянное стремление организмов к усложнению через совершенствование. Эволюция идет на основе внутреннего стремления организмов к прогрессу, а положения об упражнениях и неупражнениях органов и о передаче по наследству приобретенных под влиянием среды признаков являются законами. По мнению Ламарка, факторы среды влияют на растения и простые организмы прямо, «вылепливая» из них, как из глины, нужные формы, т. е. изменения среды приводят к изменениям видов. На животных факторы среды влияют косвенно. Изменения среды приводят к изменению потребностей животных, изменение потребностей ведет к изменению привычек, а изменение привычек сопровождается использованием или неиспользованием тех или иных органов. В обоснование этих взглядов Ламарк приводил многие примеры. Например, форма тела змеи, как он считал, является результатом привычки этих животных ползать по земле, а длинная шея жирафа обусловлена необходимостью доставать плоды на деревьях. Использование (упражнение) органа сопровождается его дальнейшим развитием, тогда как неиспользование органов - деградацией. Изменения, индуцированные внешними условиями (обстоятельствами), наследуются потомством, накапливаются и ведут к переходу от одного вида в другой.

Исторические заслуги Ламарка заключаются в том, что ему удалось показать развитие от простого к сложному и обратить внимание на неразрывную связь организма со средой. Однако обосновать эволюционное учение Ламарку все же не удалось, ибо он не

смог выяснить подлинные механизмы эволюции. Как отмечал К.А. Тимирязев (1843-1920), Ламарк не объяснил важнейший вопрос, касающийся целесообразности организмов. Учение Ламарка содержало элементы натурфилософии и идеализма, поэтому ему не удалось убедить современников в том, что эволюция действительно имеет место в природе.

9.2 Ч. ДАРВИН И ЭВОЛЮЦИЯ

Творцом первой подлинно научной теории эволюции является великий английский ученый Чарлз Дарвин (1809-1882). Главный труд Ч. Дарвина - «Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» (1859), существенным дополнением к которому являются труды «Изменение домашних животных и культурных растений» (1868) и «Происхождение человека и половой отбор» (1871).

Эволюционное учение Дарвина состоит из трех разделов, а именно: совокупность доводов в пользу того, что историческое развитие организмов действительно имеет место; положение о движущих силах эволюции; представления о путях эволюционных преобразований.

Доводы в пользу того, что эволюция действительно имеет место, Ч. Дарвин черпал из разных наук. Наиболее убедительные доказательства были взяты им из палеонтологии. Например, обнаружение в древнейших слоях организмов, сильно отличающихся от современных, и постепенное увеличение сходства организмов из позднейших слоев для Ч. Дарвина было летописью эволюции. Далее он использовал данные эмбриологии того времени, которые свидетельствовали о единстве происхождения организмов, а также о закономерностях распределения организмов на суше и в воде и явной зависимости организации животных и растений от условий обитания (на материках и островах), которые свидетельствовали в пользу эволюции и разных ее направлений на материках и островах. Наконец, ученый широко использовал достижения сельскохозяйственной практики.

Движущими силами эволюции Ч. Дарвин назвал наследственность, изменчивость и естественный отбор. Он считал, что наследственность и изменчивость позволяют фиксировать изменения и трансформировать их в поколениях. Изменчивость вызывает разнообразие, а наследственность передает эти изменения потомству. Следовательно, для всех живых существ в результате изменений и скрещиваний характерна наследственная гетерогенность.

Уделяя внимание изменчивости и стремясь объяснить причины закономерных преобразований живых существ в процессе эволюции, Ч. Дарвин пришел вначале к заключению, что в искусственных условиях породы животных и сорта растений созданы искусственным отбором. Что же касается естественных условий, то в поисках ответов на вопросы об источниках целесообразной организации и жизнедеятельности живых существ в природе, о механизмах возникновения новых форм, сохраняющихся в данных условиях существования и дающих начало новым разновидностям, затем новым видам и более крупным систематическим подразделениям, Ч. Дарвин сформулировал представления о борьбе за существование и естественном отборе.

Поскольку все организмы очень склонны к интенсивному размножению, то в пределах каждого вида производится потомства больше, чем оно выживает. Излишнее потомство гибнет в результате борьбы за существование, формы которой очень разнообразны. По Дарвину, борьба за существование происходит как между видами, так и внутри видов, причем внутривидовая борьба является более ожесточенной по сравнению с межвидовой, ибо особи обитают в одной местности, нуждаются в одинаковой пище,

подвергаются одинаковым опасностям и т. д. В результате борьбы за существование выживают наиболее приспособленные, т. е. те организмы, которые обладают каким-то признаком, обеспечивающим приспособление. Следовательно, неизбежным следствием борьбы за существование является естественный отбор. «Сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных я назвал естественным отбором, или переживанием наиболее приспособленных» (Ч. Дарвин). Дарвин считал, что естественный отбор является главным механизмом эволюции.

Основу представлений Ч. Дарвина о путях эволюционных преобразований составляла мысль о дивергенции (расхождении) признаков. По Дарвину, в связи с изменяющимися условиями жизни и благодаря естественному отбору выживали те формы, которые наиболее полно отклонялись от исходной, притом в разных направлениях. Это отклонение происходило на основе расхождения признаков и вело к уменьшению конкуренции, так как благодаря дивергенции организмы получили возможность использовать разнородные условия существования. Ученый считал, что в результате дивергенции образуются разновидности, которые являются зачатком вида, т. е. дивергенция создает новые виды. По Дарвину, изменения организмов происходят в силу естественной закономерности, но в то же время они случайны по отношению к результатам естественного отбора. Являясь результатом отбора, органическая целесообразность носит относительный характер. Этим Дарвин преодолел метафизическое противопоставление случайности необходимости, что до него никому не удавалось.

Заслуги Ч. Дарвина перед естествознанием имеют непреходящее значение. Он всесторонне обосновал исторический метод в применении к природе, создал теорию эволюции и изгнал из науки креационизм. Теория эволюции существенно подорвала влияние религии. Вклад Ч. Дарвина в естествознание, по оценке Ф. Энгельса, равен вкладу в социальные науки. Ф. Энгельс писал: «Ч. Дарвин открыл закон развития органического мира на нашей планете, закон, определяющий движение и развитие человеческой истории». Ф. Энгельс назвал теорию эволюции крупнейшим достижением XIX в. Оценивая взгляды Дарвина, он отмечал, что Ч. Дарвин поставил биологию на научную основу.

9.3 СИНТЕЗ ДАРВИНИЗМА И ГЕНЕТИКИ

Учение Дарвина касалось эволюции крупных групп организмов, включая все таксоны, в большие отрезки времени, измеряемые геологическими масштабами, и на обширных территориях. Следовательно, классический дарвинизм является учением о макроэволюции. Однако оно оказалось недостаточно разработанным в генетическом плане. Дарвин имел в виду эволюцию особей, но ведь особи живут, как сейчас известно, в популяциях. Поэтому через 8 лет после выхода книги «Происхождение видов» англичанин Ф. Дженкин поставил такой вопрос: «Если отбор оставляет в живых те особи, которые лишь незначительно отличаются от других, то уже при последующем скрещивании наступает "поглощение" новых признаков, т. е. партнер по скрещиванию, вероятнее всего, не имеет этого нового свойства - произойдет растворение признаков в потомстве». Дарвин называл этот вопрос кошмаром Дженкина, так как никогда не мог дать удовлетворительный ответ.

Дарвинизму длительное время не хватало генетической основы, но генетика очень быстро сама подошла к эволюции. Используя методологию классического генетического анализа, генетики стали анализировать роль отдельных факторов эволюции путем вычленения элементарных единиц и протекающих в них процессов. Первый шаг на пути объединения дарвинизма и генетики заключался в законе Харди-Вайнберга, которые в 1908 г. показали, что в популяции при свободном скрещивании, отсутствии мутаций

данного гена и отбора по данному признаку соотношение генотипов AA, Aa и aa остается постоянным. Это позволило им сформулировать закон, содержание которого сводится к тому, что частоты генов в бесконечно большой панмиксической популяции без давления каких-либо внешних факторов стабилизируются уже после одной смены поколений. Однако таких популяций, как известно, в природе не существует. Поэтому значение закона заключается в том, что накопленные наследственные изменения в генофонде популяций бесследно не исчезают, т. е. частоты генов постоянны.

Исходя из закона Харди-Вайнберга и учитывая влияние отбора и возникновение новых мутаций, в 1926 г. С.С. Четвериков (1880- 1959) показал, что в результате спонтанного мутационного процесса во всех популяциях создается гетерогенность. Другими словами, в популяциях всегда есть мутации, в большинстве случаев в малых количествах. Он показал также, что популяция насыщена мутациями, как губка, и что мутации служат основой (материалом) эволюционного процесса, идущего под действием естественного отбора.

Позднее Н.П. Дубинин и Д.Н. Ромашов показали, что, когда популяции малы, в них происходят процессы, получившие название генетико-автоматических, или дрейфа генов, в результате которого изменяются частоты встречаемости генов, устраняются гетерозиготы и появляются гомозиготы. Изолированная популяция становится доминантной гомозиготной или рецессивной гомозиготной. Если дрейфует мутантный летальный ген, это ведет к вымиранию организма. Таким образом, структура популяции зависит не только от появления новых мутаций, но и от простого изменения частоты встречаемости данного гена.

Современное эволюционное учение представляет собой синтез достижений дарвинизма, физико-химической биологии, генетики, систематики, морфологии, физиологии, экологии, биогеоценологии и других наук. В наше время эволюционное учение, основу которого составляет дарвинизм, - это наука об общих законах развития органической природы. Это учение стало методологической основой всех специальных биологических дисциплин, выдающимся естественнонаучным обоснованием диалектического материализма.

9.4 СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ЖИЗНИ

Традиционно происхождение жизни рассматривают в качестве процесса образования живых форм (необиогенеза) из неорганических веществ, т. е. в виде химической эволюции. В наше время абиогенезу противопоставлена концепция постепенного возникновения и развития живого материала в течение длительного периода времени. Эта концепция получила название археобиоза или археогенеза.

Общепризнанной является теория происхождения жизни, впервые предложенная в 1924 г. А.И. Опариным (1894-1980) в его книге «Происхождение жизни». В дальнейшем эта теория подвергалась многократным уточнениям со стороны А.И. Опарина. Большой вклад в ее развитие внесли и многие другие ученые. В соответствии с теорией А.И. Опарина, жизнь является результатом исторического односторонне направленного развития путем постепенного усложнения примитивных органических субстанций и развития их в сложные системы, обладающие свойствами живого. Предполагается, что Земля сформировалась 4,5-5 млрд лет назад из газов и пыли облаков, окружающих Солнце (рис. 80).

На первой стадии происхождения жизни осуществлялся абиогенный синтез карбидов (соединений углерода с металлами) и графита из неорганических веществ. Из карбидов и графита затем формировались простейшие углеводороды.

На второй стадии происходило освобождение углеводов в первичную атмосферу Земли, где они реагировали с водяными парами, аммиаком и другими газами. Эти реакции интенсифицировались коротковолновым УФ-излучением и электрическими разрядами и происходили в среде, содержащей очень мало кислорода, но много водорода, метана, аммиака и паров воды. Под влиянием Солнца вода разлагалась на кислород и водород. Водород улетучивался, тогда как кислород окислял аммиак до молекулярного азота, а углеводороды - до спиртов, альдегидов, кетонов и органических кислот. Эти вещества с дождями выпадали из влажной холодной атмосферы в моря и океаны, где накапливались, а благодаря абиогенной полимеризации и конденсации приближались по строению к тем химическим соединениям, которые входят в состав живых организмов. Вода морей и океанов становилась как бы «первичным бульоном».

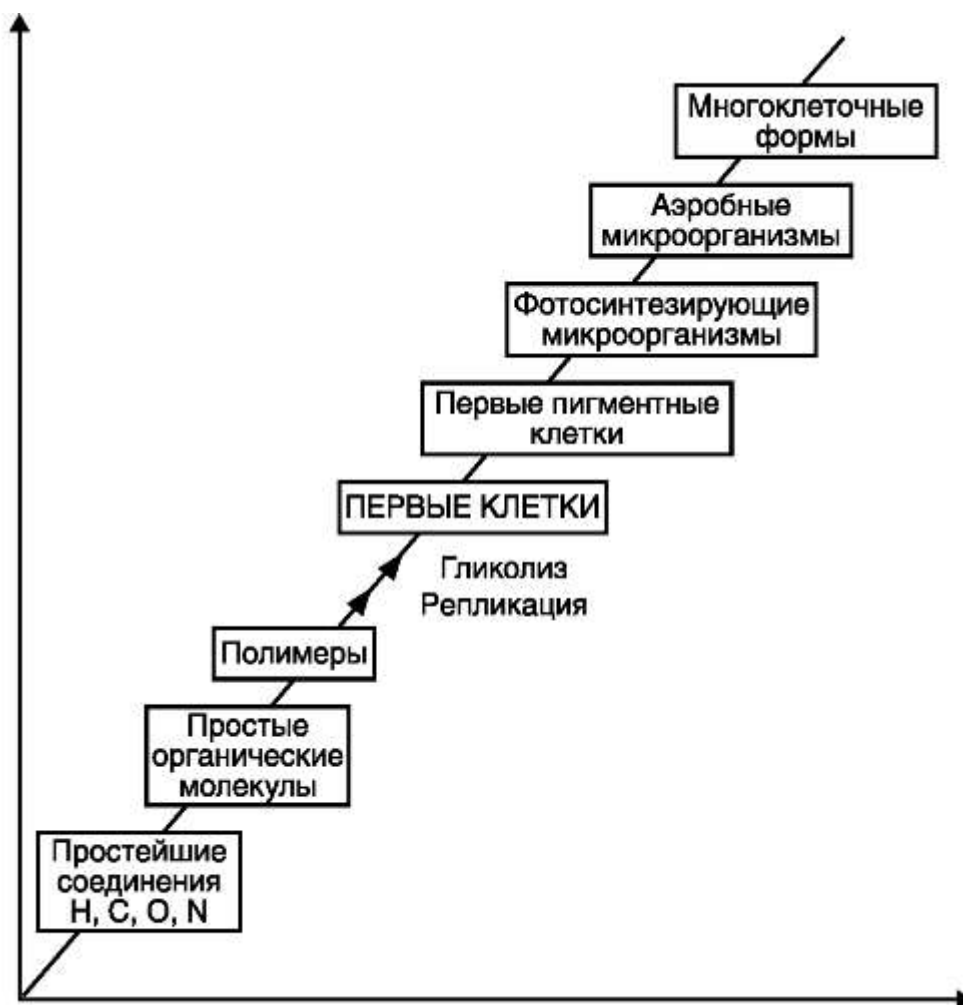


Рис. 80. Происхождение жизни

На третьей стадии в «первичном бульоне» происходило образование коацерватных капель, которые, достигнув определенной величины, приобретали свойство открытых систем, реагирующих со средой. В дальнейшем шло совершенствование и селекция коацерватов, которые становились устойчивыми системами, обособленными от среды и способными к реакциям (рис. 81).

На четвертой стадии совершенствовался метаболизм, упорядочивались мембраны, наступило постепенное установление корреляций между нуклеиновыми кислотами и белками, что означало появление первичных организмов. Из-за отсутствия кислорода в примитивной земной атмосфере и гидросфере метаболизм первичных организмов был анаэробным. Они питались за счет органических веществ, растворенных в первичном океане. Однако запасы абиогенно возникших органических субстанций постепенно

истощались, что давало преимущество тем организмам, которые обладали способностью поглощать свет и создавать органическое вещество из неорганических соединений углерода. В результате отбора в условиях повышенной концентрации CO_2 в среде возник биологический путь синтеза органического вещества - фотосинтез. Это произошло около 2,7 млрд лет назад. Вслед за фотосинтезом наступило расхождение организмов на растения и животных.



Рис. 81. Формирование коацерватов

Прогрессивное развитие первичных организмов и естественный отбор обеспечили возникновение автотрофов, использующих солнечную (световую) энергию для синтеза органических соединений из простейших неорганических. В свою очередь, это способствовало дальнейшему непрерывному синтезу органических веществ, появлению свободного газообразного кислорода в атмосфере, что полностью изменило жизненные процессы на Земле.

Близкие взгляды развивал Н.Г. Холодный (1882-1953), который тоже считал, что вначале образовывались карбиды, в результате взаимодействия которых с водными парами возникали углеводороды, а затем из последних посредством окисления образовались органические кислоты, спирты и т. д. В отличие от А.И. Опарина Н.Г. Холодный считал, что жизнь возникла не в Мировом океане, а в мелководьях после появления суши, что способствовало концентрации органических веществ и образованию коацерватов. Превращение пробиотических структур (пробионтов) в примитивные организмы произошло с окончательным высыханием.

Близкие взгляды развивал также английский ученый Д. Бернал (1901-1971), который полагал, что неорганическими предшественниками были углекислота, неорганические ортофосфаты, сероводород и что первичный синтез органических соединений заключался в образовании очень простых молекул из воды, метана и аммиака. В последующем в результате полимеризации возникли более сложные структуры, связанные с клеточной организацией. По Д. Берналу, возникновение жизни шло по схеме *атом - молекула - мономер - полимер - организм*. Но в отличие от А.И. Опарина он считал, что конденсация органических молекул происходила не путем образования коацерватов, а за счет адсорбции первых полимеризованных структур на минеральных частицах.

Теория А.И. Опарина имеет ряд доказательств, среди которых важнейшими являются результаты экспериментов, выполненные американским ученым С. Миллером еще в 50-е годы XX в. Пропуская электрический разряд через смесь, состоящую из метана, водорода, аммиака и водяных паров, С. Миллер получил абиогенным путем аминокислоты (глицин и аланин), альдегиды, молочную, уксусную и другие кислоты. В исследованиях ученых, которые вместо электрического разряда использовали ионизирующее излучение, УФ-излучение и тепло, было показано абиогенное образование других аминокислот, азотистых оснований, полисахаридов.

Установлено также, что при повышенных температурах и удалении свободной воды из реакционных смесей имеет место поликонденсация аминокислот с образованием протеиноидов молекулярной массой 4000-10 000 дальтон. Под действием УФ-излучения

или ионизирующего излучения в водных растворах происходит поликонденсация нуклеотидов с образованием связей 3'-5'.

В последние годы сложилось представление о том, что жизнь возникла не в океане, а в геотермальных источниках в ранний период истории Земли (архей), и что она началась с РНК. Предполагают, что местами абиогенной поликонденсации азотистых оснований РНК (формирование цепей РНК) могли служить такие минералы, как цеолиты, характеризующиеся трехмерной сетчатой структурой. Эти минералы могли быть катализаторами (катализирующими свойствами обладала их поверхность), сходными с белками-ферментами, появившимися значительно позднее. Поэтому, располагаясь в трещинах вулканических пород вблизи гидротермальных источников, цеолиты «плавали» в горячих растворах (40 °С) с высоким содержанием метана, аммиака, фосфатов и рН порядка 8,0, катализируя при этом сборку олигонуклеотидов и полинуклеотидов РНК.

В последующем молекулы РНК развились в самореплицирующиеся структуры, которые затем стали изолированными от цеолитов. Наконец, они объединялись с липидами, что способствовало подготовке их к жизни в океане, где завершилось образование первичных жизненных форм.

Представление о том, что жизнь начиналась с РНК, согласуется с открытием энзиматической активности ряда молекул РНК (рибо-зимов). Исходя из данных о том, что молекулы РНК обладают одновременно информативными и каталитическими свойствами, стали предполагать, что они были первыми ферментами и что в нуклео-тидном бульоне они сами себя собирали. Первичные молекулы РНК развивались затем в самореплицирующиеся структуры, используя мутации и рекомбинацию. На следующей стадии РНК-молекулы стали синтезировать белки, вначале путем развития адапторных молекул РНК, которые могли связывать активированные аминокислоты, затем посредством расположения их соответственно РНК-шаблону, используя молекулы РНК рибосом. Впоследствии появилась ДНК, информация в которой копировалась РНК посредством реверсивной (обратной) транскрипции, после чего РНК приобрела промежуточную роль. Предполагают, что мир РНК связывает «пробиотический мир» с ДНК. Олигонуклеотиды РНК обеспечивают синтез комплементарных цепей так называемой пептидной нуклеиновой кислоты (ПНК), в которой вместо фосфодиэфирных скелетных связей скелетом является амид.

В пользу представлений о пробиотической стадии служат данные и о том, что одноцепочечная ДНК способна сенлигировать олигодезоксинуклеотиды в присутствии некоторых ионов. Следовательно, ДНК тоже обладает каталитической активностью, действуя как металлофермент (ДНК-зим); РНК и ДНК обладают двойной способностью: катализировать реакции и хранить генетическую информацию.

Итак, возникновение жизни можно представить в ряде последовательных связей, а именно: пробиотические химические процессы → про → РНК → мир (первые самореплицирующиеся молекулы) → РНК → мир (биохимические реакции, катализируемые генетически кодируемыми рибозами) - ДНК - белок - мир (биохимические реакции, катализируемые ДНК-кодируемыми белковыми ферментами - первые живые одноклеточные организмы).

9.5 ХОД, ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ

Классические представления о ходе эволюции и доказательства эволюции получены прежде всего в палеонтологии в результате изучения ископаемых организмов, живших в прошлые эпохи. В более глубоких слоях Земли обнаруживаются останки более древних форм жизни, тогда как в поверхностных слоях находят останки более поздних форм. Можно сказать, что история жизни на Земле написана на языке ископаемых

останков. Палеонтологический материал дает основание судить также о темпах и направлениях эволюции.

Прецизионность данных палеонтологии повышается при сравнении их с данными других наук. В частности, посредством изучения ископаемых останков и использования радиоактивных изотопов (метода радиодатирования), а также использования данных геологии, биогеографии, систематики и других наук сконструирована шкала геологического времени, с помощью которой филогенез, т. е. изменения земной фауны и флоры, можно проследить во времени (табл. 27). В соответствии с этой шкалой историю Земли подразделяют на несколько последовательных эр, которые, в свою очередь, подразделяют на периоды, а периоды на эпохи. Эрами являются катархей, архей, протерозой, палеозой (возраст рыб и амфибий), мезозой (возраст рептилий) и кайнозой (возраст млекопитающих). Конец одной эры и начало другой сопровождались существенными преобразованиями лика Земли. Менялось соотношение между размерами суши и морей, происходили горообразовательные процессы, менялся климат. Изменения лика Земли сопровождались сменой флор и фаун, изменениями в структуре биогеоценозов. В отдельных случаях имеется возможность проследить происхождение видов из древних форм на протяжении нескольких эволюционных стадий. Наиболее убедительным примером является происхождение лошади.

Предполагают, что жизнь возникла на границе катархея и архея, который начался около 3,5 млрд лет назад, а его длительность составляет около 2 млрд лет. Эта эра характеризуется широкой вулканической деятельностью. Обнаружение в архейских породах графита и чистого углерода предположительно указывает на существование в архее живых организмов растительной и животной природы.

В протерозое происходило отложение большого количества осадков, формировалось ледниковое покрытие Земли. Обнаружены ископаемые останки медуз, грибов, водорослей, плеченогих, членистоногих (ракоскорпионов) и других организмов, живших в эту эру. Эти находки свидетельствуют о том, что уже тогда существовали микроорганизмы, многие типы водных простейших и беспозвоночных. Предполагают, что первыми микроорганизмами были анаэробы. Земных форм жизни еще не было, но уже тогда произошли переходы от неядерных к ядерным формам и от одноклеточных к многоклеточным.

Таблица 27. Геохронологическое подразделение истории Земли

Эра	Период	Эпоха	Продолжительность, млн лет	Время от начала периода до наших дней, млн лет	Преобладающие формы	Климат	Геологические условия
1	2	3	4	5	6	7	8
Кайнозой (новая)	Четвертичный	Современная	0,02	11 тыс.	Травянистые растения, млекопитающие. Эпоха человека	Теплый	Конец последнего ледникового периода
		Плейстоцен	1	1,7	Вымирание многих видов	Холодный	Повторные оледенения

					растений и крупных млекопитающих животных. Появление человека		(четыре ледниковых периода)
Третичный	Плиоцен	12	13	Цветковые растения. Млекопитающие (появление слонов, лошадей, верблюдов, сходных с современным)	Прохладный	Поднятие отдельных гор. Остепение суши. Вулканическая активность	
	Миоцен	13	25	Появление первых человекообразных обезьян	Прохладный	Образование гор. Вулканическая активность	
	Олигоцен	11	36	Леса. Однодольные цветковые растения. Предшественники многих современных родов млекопитающих (включая человекообразных обезьян и людей)	Теплый	Материки низменные	

Продолжение табл. 27

1	2	3	4	5	6	7	8
Кайнозой	Третичный	Эоцен	22	58 тыс.	Плацентарные млекопитающие	Теплый	Горы размыты.
							Внутриконтинентальных
							морей нет
		Палеоце	5	63	Примитивные	-	-

		н			млекопитающие		
о Мезозой	Мел		72	136	Однодольные растения. Динозавры. Примитивные млекопитающие		Образуются горы, отложения мела, сланцев
	Юра		46	181	Цикадофиты и хвойные.		Материки довольно воз-
					Динозавры, древнейшие		вышены. Мелководные
					птицы, насекомоядные, сумчатые		моря
	Триас		49	230	Голосеменные. Динозавры	Теплый, усиливается засушливость	Материки приподняты над уровнем моря
Палеозой	Пермь		50	280	Голосеменные, насекомо-	Аридный	Материки приподняты,
					ядные, пресмыкающиеся		периодическое оледене-
							ние
	Карбон		65	345	Папоротникообразные,	Теплый, влаж-	Болота, поднятие суши,
	(каменно-				плауны, голосеменные.	ный	материки низменные
	угольный)				Земноводные		
	Девон		60	405	Первые леса (голосемен-	Аридный	Небольшие внутри-
				ные). Рыбы		континентальные моря. Оледенение	

Окончание табл. 27

1	2	3	4	5	6	7	8
Палеозой (древн	Силур		20	425	Водоросли. Морские паукообразные (скорпионы)	Засушливый	Обширные внутриконтинентальные моря. Поднятия

ий)							суши
	Ордови к		75	500	Морские водоросли. Наутиловидные. Трилобиты, моллюски	Теплый, включая Арктику	Заметное погружение суши
	Кембри й		100	600	Морские водоросли. Трилобиты плеченогие	Умеренный	Материки низменные
Проте розой			1000	1600	Примитивные водоросли и водные грибы. Морские простейшие. В конце - моллюски, черви и другие морские беспозвоночные		Интенсивное осадкообразование. Вулканическая активность, обширная эрозия и многократные обледенения
Первое великое горообразование							
Архей			2000	3600	Ископаемые не обнаружены (обнаружено органическое вещество в породах)		Значительная вулканическая деятельность. Слабое осадкообразование. Обширная эрозия

В палеозойской эре возникли представители основных групп растений и почти всех типов и классов животных (кроме птиц и млекопитающих). Можно сказать, что эта эра знаменовала важнейший этап в развитии жизни, связанный с растениями и животными суши.

В первом периоде этой эры (кембрии) жизнь по-прежнему существовала лишь в воде. В морях были широко распространены одноклеточные и многоклеточные водоросли, примитивные ракообразные и паукообразные формы, например мечехвосты. Морское дно было заселено губками, кораллами и иглокожими, брюхоногими и двухстворчатými моллюсками. Очень распространены были плеченогие (сидячие животные с двухстворчатой раковиной) и трилобиты (примитивные членистоногие). В то время уже существовали все виды морских животных, кроме хордовых. Материки оставались безжизненными.

В ордовикский период продолжалось начавшееся в кембрии погружение материков в воду. Теплел климат. Начался выход растений на сушу. В пресных водах обитали гигантские скорпионы. В воде появились первые позвоночные. В пресных водах обитали щитковые, представлявшие собой примитивных бесчелюстных рыб, не имевших парных плавников.

В течение силура продолжался выход растений на сушу. Первыми растениями были травянистые псилофиты и древесные формы ликопсидов, сходные с папоротниками. Существовали все ветви беспозвоночных. Начался выход на сушу и животных (паукообразных). Появились животные, дышащие воздухом.

В девонский период этой эры поднималась суша, сокращалась площадь морей. Климат стал более континентальным. На суше впервые возникли примитивные голосеменные растения (семенные папоротники), появились первые леса гигантских

папоротников, хвощей и плаунов. В пресных водах появились настоящие акулы. Предки костных рыб дали начало двоякодышащим, кистеперым и лучеперым рыбам. Лучеперые дали начало в более поздние периоды костным рыбам, а кистеперые стали предками наземных позвоночных.

В течение каменноугольного периода (карбона) этой эры происходит небольшое поднятие суши и потепление климата. Заболоченные леса состояли из обычных и семенных папоротников и широколиственных зеленых растений, давших начало залежам каменного угля. В изобилии были земноводные, широко распространились пресмыкающиеся. Появились первые насекомые (предки стрекоз и тараканов).

В течение пермского периода этой эры происходили резкие изменения рельефа Земли и климата. Поднятие суши сопровождалось похолоданием климата. Вымирают папоротникообразные, шире стали распространяться голосеменные растения. Типичными растительными формами в этот период были цикадофиты и хвойные. На Земле в изобилии обитали пресмыкающиеся (пеликозавры и терапсиды). Вымирает более 80% видов морских беспозвоночных, но в морях увеличивается количество костных рыб и головоногих моллюсков. Значительного развития достигают пресмыкающиеся (растительноядные и хищные), среди которых большое место занимали динозавры, принадлежащие к типам птицетазовых (травоядных) и ящеротазовых (хищных).

В мезозойской эре продолжалось поднятие суши, иссушался климат. В эту эру происходило возникновение и вымирание разных пресмыкающихся. Мезозой часто называют эпохой рептилий.

В триасовом периоде этой эры достигают расцвета семенные папоротники, цикадовые и хвойные. В морях в еще большей мере возросло количество костных рыб и головоногих моллюсков.

В юрском периоде этой эры появляются покрытосеменные растения (цветковые), древнейшие птицы, расширяется многообразие морских пресмыкающихся (ихтиозавров, плезиозавров). Уже существует четыре отряда млекопитающих, все они были яйцекладущими животными.

В меловой период этой эры были распространены покрытосеменные растения (магнолии, пальмы, клены, дубы и др.). Отмечено появление современных костных рыб, исчезновение морских пресмыкающихся. Вымирают динозавры. Крупные пресмыкающиеся (крокодилы, черепахи, гаутерии) сохраняются лишь в экваториальном поясе. Впервые появляются змеи, птицы. Распространяются млекопитающие, способные рожать живых детенышей (сумчатые).

В кайнозойской эре произошло интенсивное горообразование, похолодание климата. Эта эра характеризуется временем цветковых растений, насекомых, птиц, млекопитающих и появлением человека. Возникли морские организмы всех современных групп, на Земле появились травянистые покрытосеменные растения, птицы, современные млекопитающие, включая обезьян.

В третичном периоде этой эры различают эпохи палеоцен, эоцен, олигоцен, миоцен и плиоцен. В палеоцене уже существовали примитивные плацентарные млекопитающие. В палеоцене и эоцене возникли первые плотоядные хищники и древнейшие копытные. В эоцене и олигоцене на смену первым хищникам пришли формы, давшие начало современным кошкам, собакам, медведям и ласкам, а также тюленям и моржам. Что касается копытных (лошадей, верблюдов и слонов), то их эволюция шла в сторону увеличения размеров тела и изменения количества пальцев. Копытные разошлись на группу с четким числом пальцев (коровы, овцы, верблюды, олени, жирафы, свиньи и гиппопотамы) и группу с нечетким числом пальцев (лошади, зебры, тапиры, носороги). В эоцене существовали китообразные формы, давшие начало китам и дельфинам. В

олигоцене широко были распространены предковые формы человекообразных обезьян и человека.

В миоцене и плиоцене древесная растительность вытесняется травянистыми формами. Наступает расцвет цветковых растений, членистоногих и млекопитающих. Конец третичного периода датируется появлением всех современных семейств животных и растений.

Следующий период (четвертичный) этой эры, длящийся последние 1-1,7 млн лет, состоит из плейстоценовой и современной эпох. Для плейстоцена характерны четыре последовательных ледника. Растения и животные, которые были распространены в плейстоцене, сходны с современными растениями и животными. В плейстоцене вымерли многие растения (особенно лесные) и млекопитающие (мамонт, саблезубый тигр). Появились много травянистых форм и человек. Современная эпоха началась около 11 000 лет назад, когда отступил последний ледник.

Хотя и существуют многие проблемы, тем не менее палеонтологическая летопись полностью раскрывает происхождение многих существующих в настоящее время видов животных и растений. Например, очень хорошо прослежено происхождение лошадей, слонов, парнокопытных хищников.

Основополагающее представление об эволюции в целом сводится к тому, что все современные живые существа являются измененными потомками одной или нескольких форм, существовавших ранее. Более молодые по происхождению формы животных и растений произошли от предков, менее отличавшихся друг от друга, а те, в свою очередь, развились от общего единого источника. Первыми возникли бактерии, а от них ответвились вирусы, красные, синезеленые водоросли и зеленые жгутиковые. От последних ответвились зеленые водоросли (из которых позднее произошли высшие растения) и бесцветные ризофлагелляты, из которых развились диатомовые водоросли, плесневые грибы, губки и простейшие. Часть простейших стала паразитической. Вторым крупнейшим этапом эволюции была трансформация одноклеточных организмов в многоклеточные. Из цилиарных простейших (цилиофор) развились многоклеточные (синтициальные) плоские черви. Последние разветвились на пять линий, одна из которых ведет к иглокожим и хордовым. Остальные линии повели к появлению большинства других типов животного мира.

Первыми позвоночными были остракодермы, которые развились из беспозвоночных, а из остракодерм развились миноги и панцирные акулы. Хрящевые рыбы (акулы и скатовые) и костные рыбы развились из панцирных акул, из костных рыб - надотряд кисте-перых рыб (*Crossopterygii*), которые являлись примитивными рыбами и затем разошлись на две ветки, одна из них привела к дипловертебронам - ранним земноводным, называемым стегоцефалами. Дипловертеброны были предшественниками современных амфибий и пресмыкающихся. Первые пресмыкающиеся (котилозавры) разделились на ветви, давшие начало динозаврам и морским пресмыкающимся, которые затем вымерли, а также черепахам, крокодилам, ящерицам, змеям, птицам и млекопитающим.

Линия, ведущая к человеку, начинается от тупай и ведет к ранним приматам, разветвляясь затем на обезьян Нового Света, обезьян Старого Света, понгид и гоминид. Из понгид (настоящих обезьян) произошли гориллы, орангутаны и шимпанзе. Из гоминид произошел непосредственный предшественник современного человека.

Учение о главных направлениях эволюции сформулировано А.Н. Северцовым (1866-1936), который впервые четко определил различия между прогрессивным и регрессивным развитием, обосновал понятия о морфофизиологическом и биологическом прогрессе и регрессе.

Морфофизиологический прогресс - это изменение структуры и общей жизнедеятельности на пути эволюции от простых форм к сложным, от одноклеточных к многоклеточным. Напротив, *морфофизиологический регресс* - это упрощение организации и жизнедеятельности, выражающееся в редукции органов (например, хорды у оболочников) на пути эволюции.

Биологический прогресс присущ организмам, которые характеризуются возрастанием приспособленности к окружающей среде, что ведет к увеличению их численности и расширению ареалов. Биологический прогресс может быть результатом морфофизиологического прогресса, но иногда и морфофизиологического регресса. В конечном итоге биологический прогресс ведет к процветанию вида. В современную эпоху процветающими являются насекомые, костные рыбы, птицы, млекопитающие, покрытосеменные растения.

Биологический регресс - это снижение приспособленности организмов к среде, сокращение их численности и ареалов. Результатом биологического регресса является вымирание организмов. Значение биологического прогресса заключается в том, что он играет важную роль в эволюции и обеспечивает главные направления эволюции в виде ароморфозов, идиоадаптаций и общей дегенерации.

Ароморфозы - это изменения организмов, которые поднимают на новый более высокий уровень их морфофизиологическую организацию и жизнедеятельность. Кроме того, они открывают организмам путь к проникновению в новую среду обитания. Ароморфозы возникают скачками. Примерами ароморфозов А.Н. Северцов называл развитие легких и четырехкамерного сердца, превращение парных плавников рыб в парные конечности земноводных. По А.Н. Северцову, ароморфозы обеспечили возникновение новых классов и типов организмов.

Идиоадаптация - это изменения, которые не приводят к повышению уровня организации, но сопровождаются приданием организации большей приспособленности к существующим условиям жизни. Примерами идиоадаптаций А.Н. Северцов называл приспособления насекомых к разным условиям жизни (в воде, почве, воздухе), разным типам питания и т. д.

Общая дегенерация - это изменения, которые затрагивают организацию живых существ и заключаются в снижении активности отдельных или ряда органов. Примерами общей дегенерации А. Н. Северцов называл биологию саккулины из группы паразитических ракообразных, а также оболочников. Выживаемость этих организмов обеспечивается чрезвычайным разнообразием их личиночных форм.

Учение А.Н. Северцова о главных направлениях эволюционного процесса было развито в трудах И.И. Шмальгаузена (1884-1963), который рассматривал организм как целое в историческом и индивидуальном развитии. Среди главных направлений эволюционного процесса И.И. Шмальгаузен большое внимание уделял различным формам ароморфозов.

Доказательства эволюции получены в разных науках.

В биогеографии различают шесть биогеографических областей, каждая из которых, если говорить о животных, характеризуется специфическими обитателями.

В Палеоарктической области (Европа, Африканский север от Сахары, часть Азии к северу от Гималаев, Азорские острова и острова Зеленого Мыса) эндемичными являются кроты, олени, быки, овцы, козы, скворцы и сороки.

В Неоарктической области (Гренландия и Северная Америка) эндемичными являются горные козлы, луговые собачки, опоссумы, сунсы, еноты, сойки и

американские грифы. Кроме того, здесь встречаются формы, эндемичные для Палеоарктической области.

В Неотропической области (Южная и Центральная Америка, юг Мексики и острова Вест-Индии) обитают альпаки, ламы, цепкохвостые обезьяны, тапиры, ленивцы, вампиры, муравьеды и многие виды птиц, не встречающиеся в других частях земного шара.

В Эфиопской области (Африка к югу от Сахары, Мадагаскар) обитают гориллы, шимпанзе, зебры, носороги, бегемоты, жирафы и многие виды рыб и птиц, не обнаруживаемые в других областях.

В Восточной области (Индия, Цейлон, Индокитай, юг Китая, Малайский полуостров и отдельные острова Малайского архипелага) обитают орангутаны, черные пантеры, индийские слоны, гиббоны и долгопяты.

В Австралийской области (Австралия, Новая Зеландия, Новая Гвинея и другие острова Малайского архипелага) эндемичными являются утконосы, кенгуру, вомбаты, коала и другие животные. Специфичны бескрылые птицы эму и казуал, птица-лира и какаду.

Одно из основных положений биогеографии заключается в том, что каждый вид растений и животных возникал только однажды и только в одном месте (центре происхождения), откуда он расселялся до тех пор, пока не наткнулся на какую-нибудь преграду, например

географическую, климатическую, пищевую и т. д. Географические ареалы близких видов, как правило, не совпадают, но они и не очень отдалены один от другого.

Особенности географического распространения животных и растений указывают на специфику эволюции каждого вида. Например, наличие в Австралии однопроходных и сумчатых, которых нет ни в одной из других областей, является результатом того, что в мезозое этот континент был изолирован от других частей суши. Примитивным млекопитающим-аборигенам не довелось конкурировать с более приспособленными плацентарными млекопитающими, поэтому они дали начало формам, легко приспособившимся к местным условиям.

Аллигаторы встречаются только в реках юго-востока США и в реке Янцзы (Китай), тогда как магнолии произрастают только в восточной части США, в Китае и Японии. В начале кайнозоя Северная Америка соединилась с Азией (на месте теперешнего Берингова пролива). При тогдешнем теплом климате аллигаторы и магнолии были распространены повсеместно. В дальнейшем из-за поднятия Скалистых гор и похолодания магнолии и аллигаторы погибли повсеместно, кроме юго-восточной части США и Восточного Китая, где не было обледенения. Поскольку магнолии и аллигаторы были разделены в отдаленных частях земного шара на протяжении многих миллионов лет, то в современную эпоху, оставаясь близкородственными видами, они несколько различаются между собой.

Еще Ч. Дарвин отмечал различия островных и материковых флор и фаун. Например, на Галапагосских островах, возраст которых составляет всего лишь 3-5 млн лет и которые никогда не были связаны с материком, отсутствуют лягушки и жабы, ибо ни они, ни их яйца не смогли выжить в морской воде, с которой неизбежно пришлось бы столкнуться мигрирующим на этот остров животным. На этих островах нет также наземных млекопитающих, но на одном из них встречаются гигантские ящерицы и черепахи, которые очень близки к некоторым формам, обитающим на побережье Эквадора. Это указывает на эволюцию растений и животных после заселения этих островов.

В систематике главное доказательство эволюции заключается в том, что все живые существа можно расположить в иерархическую систему таксономических единиц - виды,

роды, семейства, отряды, классы и типы. Это означает, что все организмы связаны между собой филогенетически в результате существующих между ними эволюционных взаимоотношений. Принадлежность организмов к тем или иным систематическим группам свидетельствует о том, что большинство промежуточных форм, существовавших в прошлом, вымерло. Если бы виды всех существовавших в прошлом организмов жили до настоящего времени, то классифицировать живой мир на таксономические группы было бы невозможно. Будучи генетически различными, виды представляют собой независимо эволюционирующие и репродуктивно изолированные единицы. Поскольку можно предполагать, что у генетически сходных видов общий предок существовал в менее отдаленном прошлом по сравнению с генетически различными видами, то степень генетических различий является, по существу, мерой, на основе которой строят филогенетическое древо (рис. 82).

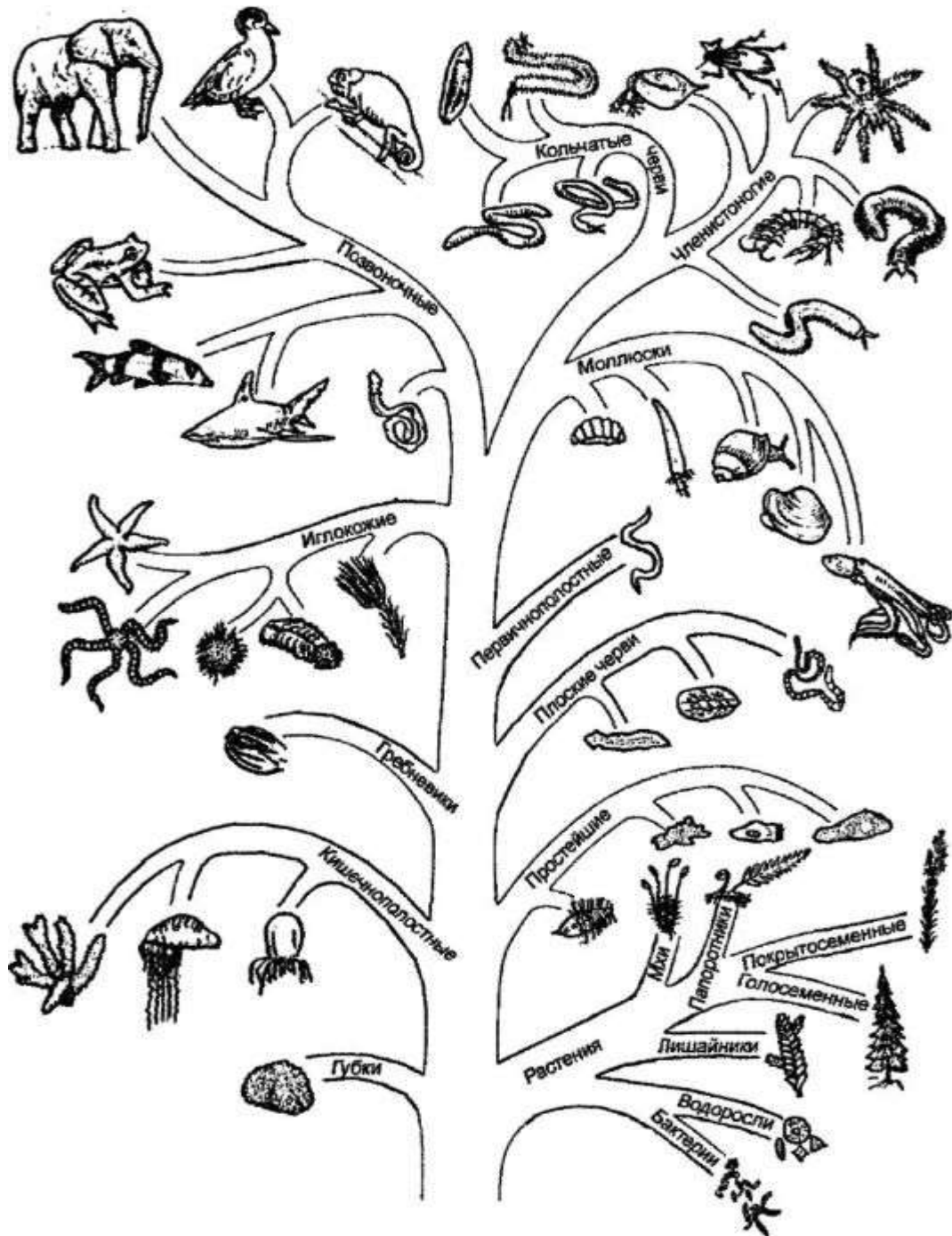


Рис. 82. Филогенетическое древо органического мира

Степень генетических различий между видами определяют либо прямым путем изучения последовательностей нуклеотидов в генах, либо косвенным путем - последовательностей аминокислот в белках. Результаты сравнения последовательностей ДНК разных организмов позволяют определить количество пар нуклеотидов, в которых в ходе эволюции имели место замены азотистых оснований, тогда как сравнение белков от разных организмов позволяет определить различия в аминокислотных последовательностях и их связь со скоростью эволюции (табл. 28). На основе данных о филогении отдельных белков строят филогенетическое древо, которое, как свидетельствует пример с цитохромом С, совпадает с филогенетическим древом, построенным по ископаемым останкам. На основе реконструкции филогении и определения степени генетических различий по аминокислотным последовательностям ряда белков считают, что гены, кодирующие эти белки у животных, происходят от общего предка.

Таблица 28. Связь между аминокислотными различиями в α - и β -глобинах со скоростью эволюционной дивергенции

Животные	α -цепь	β -цепь	$\alpha + \beta$ (среднее)	Миллионы лет с начала дивергенции
Плацентарные в сравнении между собой	16,1	16,7	16,4	100
Кенгуру в сравнении с плацентарными млекопитающими	21,7	26,9	24,3	160
Куры в сравнении с млекопитающими (сумчатыми и плацентарными)	29,6	31,7	30,6	215
Змеи в сравнении с теплокровными	39,2			290
Земноводные в сравнении с наземными животными	46,7	48,9	47,8	380
Костные рыбы в сравнении с четвероногими (рептилиями, амфибиями и млекопитающими)	49,3	49,6	49,5	400

С целью определения степени сходства белков используют также иммунологическое и электрофоретическое сравнение белков. Степень иммунологического сходства белков выражают в иммунологическом расстоянии, которое приближенно можно связать с различиями по аминокислотным последовательностям. Электрофоретические исследования позволяют выявить электрофоретическое сходство белков и на основе этих данных также определить генетические расстояния между видами.

Эволюция подтверждается данными сравнительной морфологии, эмбриологии, физиологии, биохимии и генетики.

Результаты сравнительного изучения строения животных в пределах систематических групп показывают, что оно имеет общий план. Особенно это проявляется в случае гомологичных органов, которые характеризуются общим строением, сходством

эмбрионального развития, иннервации, кровоснабжения и отношения к другим органам. Например, гомологичными являются передний ласт тюленя, крыло летучей мыши, передняя нога лошади и рука человека. Эти органы состоят из почти одинакового количества костей и мышц, их сосуды и нервы имеют сходную топографию. Гомологичные органы с несомненностью указывают на общность происхождения животных, у которых есть эти органы.

Помимо гомологичных органов морфологическим свидетельством в пользу эволюции являются данные о рудиментарных органах, представляющих собой «останки» развитых органов, имевшихся в прошлом у предковой формы. Например, у человека имеется свыше 100 разных рудиментов, типичными примерами которых являются червеобразный отросток слепой кишки (аппендикс), копчик (слившиеся хвостовые позвонки), волосяной покров туловища и конечностей, третье веко. Червеобразный отросток слепой кишки является результатом перехода человека на диету с большим содержанием мяса и меньшим количеством клетчатки. Слепой вырост в таких условиях уменьшился и стал рудиментом. Напротив, у травоядных животных он представляет собой активно функционирующий орган. Кости задних конечностей китов в связи с переходом их к водному образу жизни стали рудиментами, располагающимися в толще брюшных мышц.

На эмбриологические доказательства эволюции обращал внимание еще Ч. Дарвин. В 1866 г. Э. Геккель сформулировал биогенетический закон, в соответствии с которым онтогенез есть повторение филогенеза, т. е. зародыши в процессе развития как бы сокращенно повторяют эволюционный путь своих предков. Как оказалось позднее, Э. Геккель был прав в принципе, но не в деталях, поскольку зародыши высших животных сходны лишь с зародышами низших животных, но не со взрослыми особями низших форм, как это считал Э. Геккель.

Эмбриологические данные в пользу эволюции сводятся к тому, что на ранних стадиях развития между зародышами млекопитающих, рыб, земноводных и пресмыкающихся существует много сходных признаков. В то же время эти организмы обладают рядом собственных признаков, присущих только им и обеспечивающих приспособленность к развитию в утробе материнского организма, но не под скорлупой яйца.

Данные эмбриологии свидетельствуют о том, что после гаструляции развитие зародышей проходит в одном из двух направлений. С одной стороны, бластопор либо превращается в анальное отверстие, либо занимает положение около этого отверстия, как это имеет место в случае иглокожих и хордовых. С другой стороны, бластопор развивается в ротовое отверстие либо занимает положение около этого отверстия, как это имеет место в случае кольчатых червей, моллюсков, членистоногих и др. При развитии как в одном направлении, так и в другом между эктодермой и энтодермой развивается мезодерма, которая у иглокожих и позвоночных закладывается частично (карманами или выпячиванием первичной кишки), а у кольчатых червей и других организмов закладывается из специальных клеток, дифференцирующихся на ранних этапах развития.

Вслед за появлением мезодермы у всех хордовых развиваются дор-зальный полый нервный тяж, а также нотохорд (основа скелета тела) и жаберные щели (отверстия в глотке). На ранних стадиях развития у зародышей, например, человека, как и у зародышей рыб, имеются жаберные щели, дуги аорты, пересекающие жаберные перегородки, сердце с одним предсердием и одним желудочком, примитивная почка (пронефрос) и хвост с мышцами. Таким образом, на ранних стадиях развития зародыши человека напоминают зародыши рыб.

На более поздних стадиях развития зародыши человека приобретают сходство с зародышами пресмыкающихся, в частности зарастают жаберные щели, сливаются кости,

из которых состоят позвонки, исчезает старая почка (пронефрос) и образуется новая почка (мезонефрос), разделяется предсердие на правую и левую части. Еще позднее у зародышей человека развиваются четырех-камерное сердце и метанефрос (совершенно новая почка), исчезает нотохорд. На седьмом месяце внутриутробного развития плод человека покрыт волосами и имеет «обезьянье соотношение» в размерах тела и конечностей. Явление рекапитуляции признаков у человека объясняют действием сохранившихся «рыбьих», «земноводных» и «пресмыкающихся» генов, существовавших у предковых форм, вслед за которыми действуют гены млекопитающих, а затем приматов. Следовательно, на начальных стадиях развития человека действуют гены предков и проявляются признаки, сходные с признаками предков, на поздних же стадиях действуют гены, характерные для млекопитающих и приматов, в результате чего проявляются признаки млекопитающих и приматов. Закономерность здесь такова, что у зародышей человека раньше проявляются признаки, присущие типам и классам, а позднее признаки, присущие родам и видам. Например, у человека и свиньи процессы развития дивергируют раньше, чем у человека и человекообразных обезьян, поскольку предки человека разошлись с предками свиней раньше, чем произошло расхождение человека и человекообразных обезьян, эволюционировавших от одного предка.

Основные физиологические доказательства эволюции заключаются в сходстве физиологических процессов - дыхания, пищеварения, кровообращения, выделения, реакций на раздражения у организмов разных систематических групп.

Данные биохимии в пользу эволюции очень значительны. Во-первых, химический состав всех живых организмов является сходным. В элементарном составе организмов преобладают три элемента - С, О и Н, в атомарном составе 50-60% приходится на С (в земной коре он составляет 0,35%), что указывает на естественное родство всего органического мира. Далее, у всех организмов белки построены из 20 аминокислот. Между белками животных и растений имеется сходство. Например, между гемоглобином позвоночных, гемоцианином беспозвоночных и хлорофиллом растений существует принципиальное сходство, что указывает на единство происхождения всех организмов. Кроме того, имеется иммунологическое сходство между белками крови разных животных. Например, ближайшими родственниками человека являются человекообразные обезьяны, затем обезьяны Старого Света, цепкохвостые обезьяны Нового Света и, наконец, долгопяты. Кошки, собаки и медведи образуют одну родственную группу, тогда как коровы, овцы, козы, олени и антилопы - другую. Тюлени и морские львы стоят ближе к хищным. Отмечается сходство ферментов и биосинтетических путей у различных организмов. У всех животных и растений в качестве универсального звена в энергетических реакциях используется АТФ. Налицо также сходство продуктов выделения. У человека и других приматов конечным продуктом обмена пуринов является мочевая кислота, у других млекопитающих - аллантоин, у земноводных и у большинства беспозвоночных - мочевины, а у некоторых беспозвоночных - аммиак. Эволюция позвоночных сопровождалась постепенной потерей способности синтезировать ферменты, необходимые для постепенного распада мочевой кислоты.

Основное доказательство эволюции, представляемое генетикой, заключается в установлении универсального характера генетического кода. Можно сказать, что это важнейшее доказательство дарвиновской идеи единства происхождения всех форм жизни.

Наконец, в пользу эволюции свидетельствует практика сельского хозяйства. Например, все сорта листовой и цветной капусты, кольраби, брокколи и брюссельской капусты происходят от дикой капусты. Кукуруза берет начало от травянистого растения (теосин-та), произрастающего в Андах (Боливия) и в Мексике. Все существующие ныне породы домашних животных происходят от диких предков.

9.6 УЧЕНИЕ О МИКРОЭВОЛЮЦИИ

Эволюция на уровне вида получила название микроэволюции. В рамках учения о микроэволюции различают элементарные эволюционные единицы и явления, элементарный эволюционный материал и элементарные факторы эволюции.

Элементарной единицей эволюции является популяция. Популяция (от фр. *population*) - это совокупность особей одного вида, длительно (в течение большого числа поколений) населяющих определенную территорию, свободно скрещивающихся между собой и отделенных друг от друга популяций этого же вида давлением изоляции. Для популяций характерны такие показатели, как ареал, численность особей, размеры в пространстве и по числу особей, генетическая гетерогенность, возраст, половой состав.

Эволюция протекает на уровне популяций. Совокупность всех генов во всех их аллельных формах в гаметах организмов, составляющих популяцию, представляет собой пул генов. В случае индивидуального диплоидного организма частота какого-либо аллеля может составлять 100, 50 или 0%, но в популяции организмов частота этого аллеля является функцией количества (%) индивидуумов в популяции, которые имеют этот ген. Поэтому в популяции организмов частота аллеля может составлять от 0 до 100%. Стойким считается тот генетический пул, в котором частоты генов, независимо от их функций, являются постоянными во всех следующих одно за другим поколениях организмов.

В популяционной генетике различают разницу между частотой генов (аллелей) и частотой генотипов. Допустим, какая-либо воображаемая популяция состоит из 100 индивидуумов, из которых 20 гомозиготны по аллелю а, 60 гомозиготны по аллелю А, а 20 гетерозиготны. Следовательно, в этой популяции количество людей с генотипом АА составит 60%, с генотипом Аа - 20% и с генотипом аа - тоже 20%. Из этих частот возможно вычисление общего числа генов и частот генов в популяции (табл. 29).

Таблица 29. Частоты генов в популяции

Генотип	Количество индивидуумов, %	Количество аллелей каждого вида в генотипе	Общее число генов, %	Частота генов
А / А	60	120 А / 20 А	(140/200) = 70	А = 0,7
А / а	20	20 а	(60/200) = 30	а = 0,3
а / а	20/100	40 а / 200	100	0,1

Закон Харди-Вайнберга, в соответствии с которым в постоянной популяции частота доминантных и рецессивных аллелей была, есть и будет константной, предсказывает, что частоты генов порядка 0,7 для А и 0,3 для гена а будут поддерживаться и в будущих поколениях, если популяция окажется устойчивой. Более того, частоты генотипов будут изменяться, если в популяции начнутся случайные скрещивания, но до тех пор, пока не достигнут равновесия, которое остается неизменным, пока популяция устойчива.

Изменения отдельных особей не приводят к эволюционным изменениям. Эволюционируют не особи, а группы особей, составляющие популяцию. Что же касается особей, то они являются объектом действия естественного отбора. В эволюционном процессе популяция - это неделимая единица, характеризующаяся экологическим, морфофизиологическим и генетическим единством. В существовании элементарных эволюционных единиц (популяций) проявляется такое важнейшее свойство жизни, как дискретность.

Элементарным эволюционным явлением служит мутация. В результате мутаций популяции становятся генетически гетерогенными, т. е. представляют собой смесь разных генотипов. Если условия существования популяции постоянны, ее генетический состав в среднем будет неизменным. Однако если имеется давление со стороны каких-либо внешних факторов, причем в одном направлении, то происходит векториальное изменение генотипического состава популяции, т. е. начинается элементарное эволюционное явление.

Мутации случайны во времени и пространстве применительно к отдельным организмам. Мутационные изменения организмов в популяции не являются направленными. Направления изменений организмов определяются естественным отбором. Накопление в генеративных клетках мутаций и их отбор обеспечивают не только микроэволюцию, но и макроэволюцию. Таким образом, случайность в виде мутаций ведет к беспорядку, тогда как закономерность в виде естественного отбора создает упорядоченность.

Современные данные о подвижности геномов свидетельствуют о том, что многие гены могут изменять свой статус и частоту в течение одной или нескольких генераций без дифференциальной репродукции целых генотипов, т. е. менделевским путем. Например, многократное повторение коротких последовательностей нуклеотидов приводит к образованию новых генов. Так, ген коллагена цыплят содержит несколько десятков эксонов, являющихся повторами одной и той же последовательности, состоящей из 9 нуклеотидов.

Мутационный процесс в качестве элементарного фактора эволюции важен тем, что он является поставщиком элементарного эволюционного материала, поддерживая генетическую гетерогенность природных популяций. Однако важно заметить, что, выполняя эту роль, мутационный процесс в качестве фактора эволюции не направляет ход эволюционных изменений. Эту функцию осуществляет естественный отбор.

Помимо мутаций, эволюционным явлением служит также рекомбинация генов, но ее вклад в микроэволюцию меньший.

Элементарным эволюционным материалом являются любые гено-типически различные особи и группы особей, т. е. мутантные организмы или особи - носители мутаций, различающиеся между собой генетически. С эволюционной точки зрения важнейшей характеристикой мутантных организмов как элементарного эволюционного материала является частота их появления в природных популяциях.

Глава X. Человек и паразитизм (основы медицинской паразитологии)

Известно, что около полутора миллионов видов организмов животной природы обитают в воде, почве, на поверхности почвы и в атмосфере. Из них большая часть ведет паразитический образ жизни в организмах разных систематических групп (паразит от греч. *parasites* - нахлебник, тунядец). Но что касается человека, на нем паразитируют около 500 видов паразитов (у животных около 70 000 видов).

Наука, изучающая паразитов человека и болезни, обусловленные паразитами и мерами борьбы, называется медицинской паразитологией. Различают медицинскую протозоологию, гельминтологию, арахноэнтомологию и др.

Важнейшее свойство паразитов - их патогенность (от греч. *pathos* - страдание, *genos* - рождение) - способность вызывать болезнь.

Поскольку паразиты имеют животную природу, то вызываемые ими болезни человека носят название инвазионных. Этим они отличаются от болезней инфекционных,

где возбудителями служат организмы растительной природы, какими являются бактерии, риккетсии и вирусы.

Существенный вклад в развитие медицинской паразитологии в XX в. принадлежит нашим соотечественникам К.И. Скрыбину, Е.Н. Павловскому, В.А. Догелю, В.Н. Беклемишеву, В.Л. Якимову.

В изучении паразитизма значительная роль принадлежит классификации организмов, причем как самих паразитов, так и животных, в которых они паразитируют. Однако рассмотрим прежде всего вопросы паразитизма, а затем как классификацию паразитов, так и животных, в которых они паразитируют.

Паразитизм - это форма отношений между двумя организмами, из которых один (паразит) живет за счет другого организма (хозяина).

Различают истинный и ложный паразитизм. Под истинными паразитами понимают таких, которые не могут существовать вне организма, так как организм-хозяин является для них пространством и средой обитания. Например, аскарида человеческая может существовать только в организме человека, ибо в другой среде она гибнет.

Характерной особенностью истинных паразитов является то, что они служат постоянными паразитами для организмов-хозяев. Что касается ложных паразитов, то они ведут свободный образ жизни, так как могут жить за пределами организма в другой среде, но, оказавшись в организме, становятся паразитами. Примером ложного паразитизма являются случаи, когда личинки мух, попав в организм человека, сохраняются в его кишечнике.

Различают также постоянных и временных паразитов. Постоянные паразиты живут в организме человека постоянно, что же касается временных паразитов, то данные формы паразитов обитают на человеке временно, связываясь с ним только через пищу, т. е. образуют пищевые связи. Примером служат мухи-жигалки, блохи и другие организмы. Характерной особенностью постоянных паразитов является то, что в случае гибели организма-хозяина они тоже погибают.

Известны и другие классификации паразитов. В частности, различают наружных эктопаразитов, кожных паразитов, полостных паразитов и внутренних эндопаразитов. Наружные паразиты характеризуются тем, что они обитают на наружных покровах человека. Например, наружными паразитами являются кровососущие насекомые. Классическим примером служит малярийный плазмодий. Кожные паразиты характеризуются тем, что они паразитируют в коже. Примером их является чесоточный зудень. Полостные паразиты паразитируют в полостях тела, открытых для внешней среды. Например, личинки вольфартовой мухи часто бывают обитателями полости носа или наружного слухового прохода. Наконец, внутренние или эндопаразиты, паразитируют в кишечнике, крови и внутренних органах. Такими паразитами являются простейшие и гельминты.

В процессе эволюции паразитизма паразиты приобрели исключительную специализацию. Они потеряли прежде всего те органы, которые в условиях паразитизма перестали быть ценными для их существования. Напротив, у них развились новые органы, которые обеспечивают их способность существовать за счет хозяев, прикрепляясь к его клеткам, обитая в его полостях и жидкостях.

Среди морфологических и биологически специализированных модификаций паразитов наибольшую важность представляет их способность к физиологической адаптации в организме хозяина и наличие сложных жизненных циклов, которые обеспечивают распространение их среди новых хозяев. Физиологическая адаптация к хозяину характеризуется хозяйской специфичностью, т. е. паразит может существовать лишь в хозяевах, принадлежащих к определенным видам. Иногда диапазон хозяйской

специфичности является очень широким, в результате чего паразит может паразитировать на организмах многих видов, причем родственные виды хозяев иногда имеют и родственных паразитов. Однако часто хозяйская специфичность настолько узка, что паразит может использовать в качестве хозяина лишь организмы одного единственного вида.

Биология многих паразитов характеризуется тем, что для них характерны так называемые циклы развития, состоящие из личиночных стадий в развитии паразита и половозрелых форм. Следовательно, такие паразиты часть жизни проводят в одном хозяине, а другую часть жизни в другом хозяине. Организмы-хозяева, в которых паразиты живут в половозрелой форме и размножаются половым путем, получили название *дефинитивного*, или *окончательного*, хозяина. В противоположность этому, если в организме человека или животного паразитирует личиночная стадия и размножение происходит бесполом путем, то такие хозяева называются *промежуточными*. Если личиночные формы переходят от одного хозяина к другому, то первый хозяин называется промежуточным, а второй - дополнительным хозяином.

Наряду с обычными организмами-хозяевами существуют так называемые *резервуарные* хозяева. В организме резервуарного хозяина паразит сохраняется без дальнейшего развития. Например, клещи являются резервуарными хозяевами для вирусов.

Применительно к гельминтам их классифицируют на геогельминты и биогельминты (К.И. Скрябин, 1878-1972). Правило заключается в том, что передача геогельминтов происходит от одного хозяина к другому без промежуточных форм, а яйца таких гельминтов развиваются в почве. Напротив, биогельминты могут передаваться от одного хозяина к другому через промежуточного хозяина (переносчика).

Пути передачи паразитов имеют специфический характер. Паразиты могут быть переданы через почву, воду, загрязненные предметы, мясо зараженных животных и т. д. При этом часто другие организмы принимают участие в механическом переносе возбудителей. Например, мухи могут переносить цисты простейших или яйца гельминтов. Однако часто переносчики не являются обязательными, поэтому их называют *факультативными* переносчиками.

Среди путей передачи возбудителей большое значение имеют пищевые связи. В качестве примера можно привести передачу паразитов во время питания переносчиков-паразитов на теле человека или животных.

Однако среди переносчиков встречаются такие, которые называются *облигатными*. Такой путь передачи паразита переносчиком получил название *трансмиссивного* пути, а болезни называют *трансмиссивными*.

Для многих паразитарных заболеваний характерна природная очаговость, механизмы которой сформулировал Е.Н. Павловский (1884-1965). Природная очаговость болезней существует лишь на определенных исторически сложившихся территориях (географических ландшафтах), где циркулируют возбудители болезней, восприимчивые к ним дикие животные, кровососущие насекомые и клещи. Таким образом, в понятие о природных очаговых заболеваниях входят ряд факторов, а именно: наличие возбудителя болезни, организм, который является естественным резервуаром возбудителя болезни, и переносчик паразита. Важно заметить, что природно-очаговые болезни, как правило, передаются трансмиссивным путем. Например, таежный клещ поддерживает очаги таежного энцефалита. Но некоторые из них, например трихинеллез, описторхоз и др., передаются без переносчиков. Например, человек заражается, поедая мясо диких животных (кабана и пр.). Однако известна природная очаговость из ряда

нетрансмиссивных болезней, вызываемых вирусами, риккетсиями, бактериями, гельминтами.

Иногда в организм человека или животного попадает ряд паразитов. Совокупность всех паразитических организмов в организме-хозяине называют *паразитоценозом*. Они находятся в постоянном взаимодействии в виде антагонистов, синергистов и других форм. В процессе выключения одного из паразитов это может повести к уменьшению других паразитов.

Особенностью многих паразитарных болезней человека является то, что они встречаются в странах с жарким климатом. Такие болезни получили название тропических болезней. К таким болезням относятся амебиаз, малярия, токсоплазмоз, лейшманиозы, трипаносомозы, шистосомозы, описторхоз, фасциолезы, парагонимозы, тениа-ринхозы, тениозы, эхинококкозы, альвеококкозы, дифиллоботриозы, филяриозы, драккулезы, трихинеллезы и др. При этом некоторые из них встречаются и в странах с умеренным климатом.

Клинические проявления паразитарных болезней зависят от вида паразита и условий жизни организма-хозяина. В большинстве случаев паразитарные болезни не являются смертельными. Однако присутствие паразита сопровождается истощением организма, потерей жизненных функций и чувствительностью к другим болезням.

Эволюция паразитов и их хозяев, включая человека, шла синхронно (правило Фаренгольца). Предполагают, что хозяева оказывали на эволюцию паразитов такое же влияние, как и паразиты на эволюцию хозяев. Например, резистентность к малярии обусловлена тем, что малярийные плазмодии являются причиной появления новых аллелей у аборигенов.

Распространение паразитов связано с географией и климатическими условиями. Несомненно, паразитизм представляет угрозу для человека. Поэтому еще в 1925 г. К.И. Скрябин сформулировал учение *одегельминтизации* (от лат. *de* - извлечение и от греч. *helmins* - червь), под которым понимают комплекс мероприятий по освобождению больных людей от гельминтозов и предупреждению заражения из среды.

В 1944 г. К.И. Скрябин разработал полный цикл мер для избавления населения от паразитов. Это учение получило название *девастиации* (от лат. *devastate* - истреблять). Речь шла о полном истреблении паразитов как видов при условии, что знания о биологии паразитов будут увязываться с биологией переносчиков.

В гельминтологических исследованиях используют для прижизненной диагностики гельминтозов гельминтоскопию, овогельминтоскопию и ларвогельминтоскопию.

10.1 КЛАССИФИКАЦИИ ОРГАНИЗМОВ

Чтобы изучать это огромное множество животных, включая паразитов, их необходимо вначале классифицировать на сходные группы или категории. Задачу классификации организмов решает наука, которую называют *систематикой* и предметом которой является изучение и описание особенностей этого бесконечного множества форм. Кроме того, в задачу систематики входит нахождение названий *единиц классификации (таксонов)*, а также изучение эволюционных взаимоотношений между всеми единицами классификации. Разделами систематики являются таксономия, название которой еще в 1813 г. предложил швейцарский ученый

О. Декандоль (1778-1841). Таксономия представляет собой теорию и практику классификации, номенклатуру (совокупность названий таксонов) и филогенетику (установление родства между организмами в историческом плане).

Самые первые попытки классификации организмов принадлежат Аристотелю (384-322 гг. до н. э.), который считал, что общее количество видов растений и животных составляет всего лишь несколько сотен. Аристотель и его ученик Теофраст (370-285 гг. до н. э.) подразделяли растения на травы, кустарники и деревья, а животных на ряд групп в зависимости от того, где они живут - водные, земные, воздушные. Последователи этих выдающихся греков использовали далее для классификации организмов такие признаки, как их полезность, вредность или безвредность.

Названные системы классификации были эмпирическими, или, как их еще называют, искусственными, системами, ибо они не основывались на признании единства естественного происхождения всех живых существ и не отражали естественных связей между разными организмами. Тем не менее даже в Средние века в Европе продолжали называть животных и растения именами, данными им еще древними греками и римлянами. Однако это не приводило к успеху, так как европейские растения и животные характеризовались различиями на разных территориях европейского континента.

Искусственные системы в классификации организмов условно используют и сейчас, когда характеризуют организмы, учитывая их хозяйственные признаки. Например, растения подразделяют на культурные и дикорастущие, съедобные и ядовитые, лекарственные и кормовые и т. д. Животных подразделяют на домашних и диких, на вредителей полей, садов и огородов, на паразитов человека и животных, на переносчиков возбудителей болезней человека и животных и т. д.

Такие подразделения не лишены значения в хозяйственной и другой деятельности человека, однако для научной классификации организмов они не имеют ценности.

Уже давно выявилась тенденция выделять с целью классификации естественные системы, которые бы отражали естественные связи между организмами. Чрезвычайно важным шагом на пути к научной классификации организмов оказалось создание в 1663 г. английским естествоиспытателем Д. Реем (1627-1705) концепции вида. Он считал, что видом является группа сходных организмов, имеющих сходных предков, и что «...один вид никогда не зарождается из семян другого вида». Принимая вид в качестве реальной, но неизменной категории, Д. Рей классифицировал животные организмы на несколько групп по некоторым анатомическим особенностям, например по строению копыт, рогов. Конечно, эта классификация была примитивной, но она все же дала начало естественным системам классификации.

Основы современной классификации растений и животных были заложены в XVIII в. шведским ученым К. Линнеем (1707-1778). Считая, что нахождение определенного порядка в природе является главной целью науки, К. Линней в качестве основной (начальной) систематической (таксономической) единицы (таксона) определил вид, под которым он понимал совокупность организмов, сходных между собой, как сходны дети от одних родителей, и способных давать плодородное потомство. Однако К. Линней считал, что со времени создания виды постоянны и неизменны. Он полагал также, что каждый классифицируемый организм должен быть сравним с идеальным типом и что все подобные организмы должны группироваться вокруг идеального типа. На основе изучения сходства организмов он подразделил животных на млекопитающих, птиц, пресмыкающихся, рыб, насекомых, червей, а также ввел в оборот такие таксономические единицы, как вид, род, отряд, класс, разместив их в виде иерархической системы и определив их соподчиненность, заключающуюся в том, что каждая категория более высокого уровня включает одну или несколько категорий низшего порядка. Например, класс включает несколько отрядов, отряд - несколько родов, а род - несколько видов.

Кроме того, для научного наименования организмов он ввел так называемую бинарную номенклатуру, в соответствии с которой наименование организмов одного вида, принадлежащих к одному роду, состоит из родового и видового латинских

названий, причем первым словом является обозначение рода, вторым - вида. Например, научное название (бинарное обозначение) ландыша майского *Convallaria majalis*, садового гороха - *Pisum sativum*, домашней кошки - *Felis domestica*, тигра - *Felis tigris*. По К. Линнею, вслед за бинарным обозначением вида обычно указывают первооткрывателя вида и год открытия вида. Например, научное наименование аскариды человеческой будет *Ascaris lumbricoides*, L., 1758. Это означает, что род аскариды человеческой есть *Ascaris*, вид *lumbricoides* и что этот организм впервые был классифицирован К. Линнеем в 1758 г. Линнеевская система является естественной системой классификации.

Значительный вклад в систематику принадлежит французскому ученому Ж. Ламарку (1744-1829), который разделил животных на беспозвоночных и позвоночных, а также определил основные группы (типы) червей (плоские, круглые и кольчатые).

В XIX в. французский ученый Ж. Кювье (1769-1832) ввел в оборот понятие о типе животных и описал несколько типов.

Позднее, когда было разработано понятие о семействе, в соответствии с принципами естественной классификации виды животных и растений (лат. *species*) стали объединяться в роды (лат. *genus*), роды - в семейства (лат. *familia*), семейства - в отряды (лат. *ordo*), отряды - в классы (лат. *classis*), классы - в типы (лат. *typos*), типы - в царства (лат. *regnum*).

В XIX в. немецкий ученый Э. Геккель (1834-1919) разделил живой мир на три царства, а именно: протисты, животные и растения. Он ввел в обиход также понятие о генеалогическом древе, в котором главными категориями стали так называемые стволы. Из одного ствола происходят классы, отряды, семейства, роды. Позднее были предложены и другие подразделения царств.

В связи с совершенствованием классификации сейчас выделяют еще более дифференцированные систематические единицы в пределах основных систематических групп (таксонов), добавляя к ним приставку *над* или *под* (надцарство, подцарство, надсемейство, подсемейство, надтип, подтип). Наконец, часто выделяют такие таксоны, как раздел, надраздел, триба (рис. 84).

С введения в биологию теории эволюции Ч. Дарвина систематика организмов стала развиваться с учетом их естественного родства и происхождения (филогенетического родства). Поскольку сходство строения и функциональной активности обусловлено эволюционными связями, то учет этих особенностей определил эволюционное направление в систематике.

Значительный вклад в систематику принадлежит французскому ученому Ж. Ламарку (1744-1829), который разделил животных на беспозвоночных и позвоночных, а также определил основные группы (типы) червей (плоские, круглые и кольчатые).

В XIX в. французский ученый Ж. Кювье (1769-1832) ввел в оборот понятие о типе животных и описал несколько типов.

Позднее, когда было разработано понятие о семействе, в соответствии с принципами естественной классификации виды животных и растений (лат. *species*) стали объединяться в роды (лат. *genus*), роды - в семейства (лат. *familia*), семейства - в отряды (лат. *ordo*), отряды - в классы (лат. *classis*), классы - в типы (лат. *typos*), типы - в царства (лат. *regnum*).

В XIX в. немецкий ученый Э. Геккель (1834-1919) разделил живой мир на три царства, а именно: протисты, животные и растения. Он ввел в обиход также понятие о генеалогическом древе, в котором главными категориями стали так называемые стволы. Из одного ствола происходят классы, отряды, семейства, роды. Позднее были предложены и другие подразделения царств.

В связи с совершенствованием классификации сейчас выделяют еще более дифференцированные систематические единицы в пределах основных систематических групп (таксонов), добавляя к ним приставку *над* или *под* (надцарство, подцарство, надсемейство, подсемейство, надтип, подтип). Наконец, часто выделяют такие таксоны, как раздел, надраздел, триба (рис. 84).

С введения в биологию теории эволюции Ч. Дарвина систематика организмов стала развиваться с учетом их естественного родства и происхождения (филогенетического родства). Поскольку сходство строения и функциональной активности обусловлено эволюционными связями, то учет этих особенностей определил эволюционное направление в систематике.

В современной классификации организмов используют ряд методов, в частности сравнительно-морфологический, сравнительно-эмбриологический, кариологический, эколого-генетический, географический, палеонтологический, молекулярно-генетический и др. Что касается свойств организмов, важных для классификации, то ими являются одноклеточность или многоклеточность, дифференциация клеток, развитие зародышевых листков, процесс и степень развития определенных систем (кровеносной, пищеварительной и др.), наличие или отсутствие целома, тип симметрии (радиальная или билатеральная), наличие или отсутствие сегментации тела, генетическое сходство, количество и морфология хромосом, строение пыльцевых зерен у растений, биохимические и иммунологические свойства. В наше время чрезвычайное значение приобрело установление последовательностей азотистых оснований в ДНК или секвенирование ДНК (генетическая дактилоскопия), а также установление последовательностей аминокислот в белках. Молекулярно-генетическая филогения основывается на представлениях о том, что последовательность азотистых оснований в ДНК и аминокислот в белках одного организма отличается от этих последовательностей другого типа организма. Следовательно, различия в этих последовательностях у разных организмов являются мерой эволюционных «расстояний» между организмами. Образцы различий могут быть выстроены в генеалогический ряд.

В обработке полученных результатов широко используют компьютерную технику.

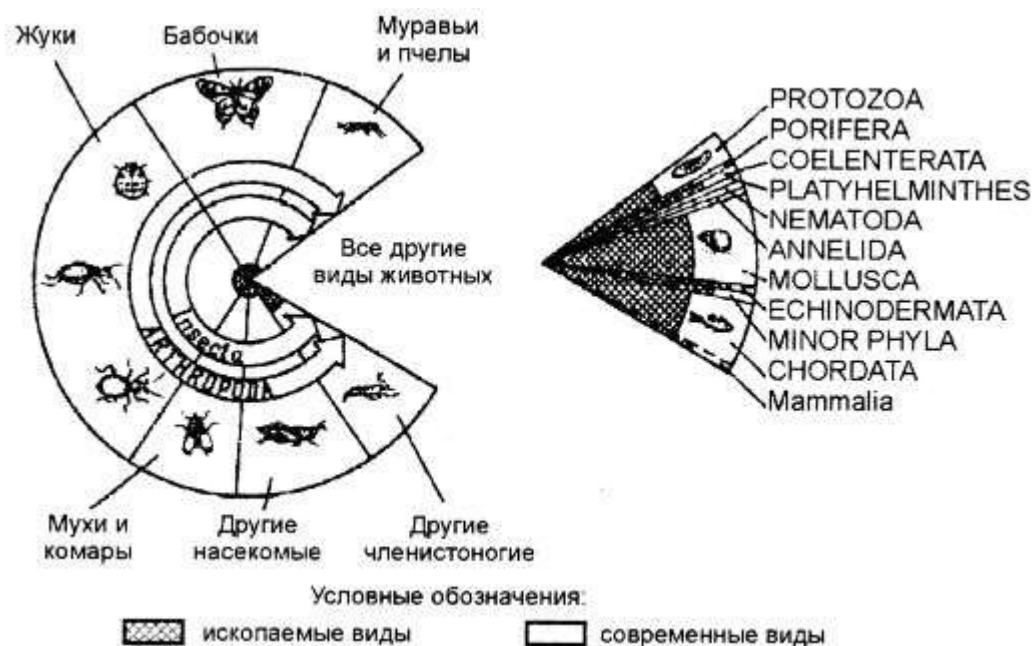


Рис. 84. Данные о количестве видов в наиболее известных типах животных

Современная концепция в систематике является динамической. Она основана не только на использовании названных выше свойств, но и на учете географического

распространения, экологических потребностей, генетических механизмов и степени репродуктивной изоляции классифицируемых организмов.

В современной классификации растений и животных имеется много спорных вопросов, так как одни биологи склонны укрупнять систематические единицы, тогда как другие стремятся их детализировать. Поэтому существует несколько классификаций как растений, так и животных. В приводимом ниже описании разнообразия организмов используется классификация, исходным моментом которой является разделение живого мира на царства растений и животных.

10.2 ТИП ПРОСТЕЙШИЕ (*PROTOZOA*)

Простейшие - это одноклеточные организмы животной природы, хотя часто к ним относят и некоторые одноклеточные формы, подобные по своим свойствам растениям (фитофлагелляты). В пределах этого типа известно свыше 25 000 видов, большинство из которых обитают в пресных и соленых водах, в почве. Около 3500 видов являются паразитами растений, животных и человека, заселяя их клетки, ткани и полости тела.

Строение простейших в принципе сходно со строением клеток многоклеточных организмов. Однако для них характерны специфические отличия, связанные с тем, что любой представитель простейших является самостоятельным организмом.

Форма тела простейших является овальной или вытянутой, размеры составляют от 2,0 мкм до нескольких сантиметров.

Типичные простейшие покрыты мембраной, толщина которой варьирует у организмов разных видов. Мембрана состоит из трех слоев, каждый из которых построен в основном из белков. Многие имеют наружный цитоскелет в виде раковины.

Цитоплазма дифференцирована на экто- и эндоплазму. Эктоплазма является уплотненным образованием, из которого образуется периферическая пленка, называемая кутикулой. Эндоплазма имеет более рыхлую структуру.

Для простейших характерно наличие органелл двух типов - общего назначения и специальных. Органеллами общего назначения у простейших служат митохондрии, рибосомы, центриоли, комплекс Гольджи, лизосомы и др. Наиболее крупные простейшие являются многоядерными, мелкие - одноядерными. Ядерный аппарат окружен двойной мембраной. Количество хромосом различно у разных видов и колеблется в пределах от 2 (вероятно, гаплоидное число) до более чем 16. Длина хромосом составляет 1-50 мкм. Органоидами специального назначения являются органоиды движения, а также пищеварительные и сократительные вакуоли.

Простейшие являются подвижными организмами. В зависимости от видовой принадлежности локомоторные органы представлены псевдоподиями (ложноножками), жгутиками или ресничками. Например, движение амебоидных организмов основано на движении цитоплазмы. Эктоплазма давит на эндоплазму, в результате чего цитоплазма перетекает в другой участок тела, где образуются псевдоподии, с помощью которых организмы передвигаются в разных направлениях. Жгутики построены из скрученных фибрилл (нитей). Основания фибрилл формируют особую гранулу (блефаро-пласт или кинетосому). У свободноживущих простейших жгутики действуют в качестве «винтов», позволяющих вращение тела вокруг оси. Реснички также имеют фибриллярную структуру.

Питание простейших характеризуется прежде всего разнообразием в способах «захвата» пищи. Одни из них воспринимают пищу из растворов всем телом посредством питоцитоза. У других твердая пища поступает внутрь тела через цитостом (клеточный рот), третьи захватывают пищу псевдоподиями. Пища, поступающая в эндоплазму,

переваривается в специализированных вакуолях, содержащих пищеварительные ферменты. Частицы пищи, остающиеся неперевавшими, выбрасываются в среду вместе с пищеварительной вакуолью.

Многие водные простейшие обладают одной или более сократительной вакуолью, которая обеспечивает постоянство осмотического давления, а также снабжение кислородом с помощью поступающей и затем выбрасываемой воды.

Культивирование простейших на искусственных питательных средах показало, что они нуждаются в минеральном питании, а также в факторах роста (витамин В₁₂, тиамин, биотин, рибофлавин, никотиновая кислота, пиридоксин, фолиевая и пантотеновая кислоты и др.). Некоторым простейшим необходимы стероиды. Часть простейших, сходных с растениями, имеет хроматофоры, в которых происходит фотосинтез. Из-за содержания хлорофилла и запасных пигментов хроматофоры по цвету могут быть зелеными, желтыми, красными, коричневыми и даже голубыми. Пищевые потребности простейших с хроматофорами и без хроматофоров упрощены по сравнению с простейшими животной природы. Энергию большинство простейших получает в результате окисления органических соединений (углеводов, жирных кислот). В отличие от бактерий простейшие не способны к использованию в качестве главного источника энергии неорганического материала.

Репродукция простейших происходит как бесполом, так и половым путем. Бесполое размножение заключается в бинарном делении тела организма (на две половины), которому предшествует деление ядра или происходит одновременно с делением ядра. Размножение половым путем происходит с помощью сингамии (слияния двух гамет), конъюгации (обмена гаметическими ядрами) и аутогамии, заключающейся в формировании гаплоидных ядер и слиянии их в синкарионы. Некоторые простейшие размножаются одновременно бесполом и половым путем. Например, у малярийных плазмодиев бесполовая фаза встречается, когда они находятся в организме позвоночных, половая - при нахождении в организме беспозвоночных (комарах).

Принципиальной особенностью простейших является прохождение ими циклов развития, иногда даже в разных организмах. Поэтому различают простые и сложные циклы развития. Простым циклом развития является такой цикл, в котором имеется лишь одна (вегетативная) стадия. Напротив, сложные циклы развития связаны с развитием простейших в разных тканях и организмах, причем разных организмов-хозяев.

Простейшие способны к ответным реакциям на действие различных факторов. В частности, одной из важнейших форм раздражимости у них является способность к превращению вегетативных форм при неблагоприятных условиях в цисты, что называют инцистированием. Благодаря инцистированию простейшие способны выживать в самых неблагоприятных условиях (высыхание среды, появление в ней вредных веществ, изменение температуры и др.) в течение времени, измеряемого годами. Инцистирование также способствует распространению простейших, попаданию их в новые экологические ниши. При попадании в благоприятные условия цисты развиваются в активные вегетативные формы (трофозоиты). У простейших найдены экстрахромосомные молекулы ДНК.

Большинство простейших является свободноживущими, значительная часть - паразитической. Некоторые паразиты очень опасны для животных и человека, разрушая клетки и ткани их хозяев, тогда как другие кажутся менее вредными, обеспечивая лишь свои пищевые потребности за счет хозяина. Известно несколько видов симбиотических простейших. Например, некоторые жгутиковые, обитающие в кишечнике термитов, могут переваривать целлюлозу и этим обеспечивают пищевые потребности термитов, поскольку последние самостоятельно не утилизируют это соединение. Человек является потенциальным хозяином около 25 видов простейших, из которых 2 вида могут обитать в

полости рта, 12 видов - в кишечнике, 1 - в мочеполовом тракте, около 10 - в крови и других тканях.

Простейших классифицируют на основе способов их движения (строения локомоторных органов) и особенностей размножения на четыре класса: саркодовые (*Sarcodina*), жгутиковые (*Mastigophora s. Flagellata*), споровики (*Sporozoa*) и ресничные (*Ciliata*), или инфузории (*Infusoria*).

Класс Саркодовые (*Sarcodina*)

Саркодовые - наиболее примитивные организмы среди всех простейших. Общим свойством для организмов этого класса является способность образовывать в результате переливания цитоплазмы псевдоподии (ложноножки), которые служат для передвижения и захвата пищи. Известно около 10 000 видов этих животных. Они являются обитателями в основном соленых (морских) вод, однако живут также в пресной воде и во влажной почве.

Для саркодовых характерна очень простая организация. У одних, например амёб, тело представляет собой, по существу, комочек протоплазмы, ограниченный простой мембраной или пелликулой. У других, например раковидных корненожек и фораминифер, имеется поверхностный цитоскелет в виде раковины. Часто на внешней поверхности раковины могут быть зерна песка, оболочки диатомовых водорослей.

Цитоплазма состоит из внешнего и внутреннего слоев, внешний слой (эктоплазма) имеет вязкую консистенцию, внутренний (эндоплазма) является гранулярным и содержит многие включения. Обе эти фазы имеют различное коллоидное состояние, но очень ясной границы между ними все же не существует. Большинство саркодовых имеет одно ядро, в котором при окрашивании различают хроматин. Цитоплазматические органоиды специального назначения представлены сократительными и пищеварительными вакуолями. Сократительные вакуоли, количество которых варьирует, локализуются в разных частях тела и регулируют осмотическое давление внутри клеток. Пищеварительные вакуоли служат для переваривания пищевых частиц. Выросты плазмы, называемые псевдоподиями, обеспечивают типичное амёбовидное движение саркодовых. Они являются диагностическим признаком, так как формирование разных псевдоподий зависит от вида локализации.

Свободноживущие саркодовые питаются голозойно, захватывая и переваривая даже крупные организмы (бактерий) или частички другой пищи. Пища адсорбируется разными способами (захватывание псевдоподиями, окружение и т. д.) и переваривается в вакуолях. Непереваренные остатки выбрасываются на поверхность тела и удаляются. Часто в цитоплазме обнаруживают различные продукты метаболизма. Причины накопления этих продуктов неизвестны, но предполагают, что они являются резервными материалами или просто не утилизируемым веществом.

Размножаются бесполом путем. У амёб бесполое размножение происходит путем бинарного деления, которое начинается с деления ядра и основу которого составляет митоз. После завершения деления ядра разделяется тело. Для многих характерна шизогония (раковинные корненожки) или чередование бесполого и полового поколений (фораминиферы).

Многие саркодовые способны к инцистированию, которое возникает при неблагоприятных условиях в результате концентрации плазмы до вязкого состояния сократительными вакуолями.

Саркодовых классифицируют на подклассы: корненожки (*Rhizopodea*), солнечники (*Heliozoa*) и лучевики (*Radiolaria*). Представители солнечников и лучевиков обладают тонкими псевдоподиями и являются свободноживущими обитателями морей и океанов. Подкласс *Rhizopodea* (корненожки)

классифицируют на три отряда: амёбы (*Amoebida*), раковинные амёбы (*Testacea*) и форамини-феры (*Foraminifera*). Представители *Testaceae* и *Foraminifera* являются свободноживущими обитателями морей и океанов. Отряд *Amoebida* классифицируют на роды *Entamoeba*, *Endamoeba* и *Malpighiella*, среди представителей которых известны паразитические формы, заселяющие кишечник различных животных и человека. Одни паразитические формы являются патогенными, другие менее опасны. Известны также симбиотические формы, обитающие в организме животных.

Отряд амёбы (*Amoebida*). Среди организмов этого отряда встречаются как свободноживущие, так и паразитические формы.

Пресноводная амёба (*Amoeba proteus*) является очень распространенным свободноживущим обитателем пресных вод (рек, прудов, озер и даже луж). Цитоплазма содержит одно ядро. Питается голозойно. Пищей для организмов этого вида являются мелкие органические частицы или микроскопические водоросли. Переваривание пищи происходит в пищеварительных вакуолях. Движение осуществляется с помощью псевдоподий в результате перетекания цитоплазмы в псевдоподии. Размножаются бесполом путем (делением). Иногда подвергаются инцистированию.

Мутации амёб этого вида иногда сопровождаются формированием паразитических форм, способных существовать в организме человека и вызывать поражения центральной нервной системы.

Дизентерийная амёба (*Entamoeba histolytica*) - облигатный кишечный паразит человека является возбудителем амёбной дизентерии (амебиаза). Локализация - толстый кишечник. Эта болезнь распространена чаще в странах с жарким климатом, но практически встречается повсеместно. По данным эпидемиологических исследований, ежегодно в мире около 480 млн человек являются асимптомными носителями дизентерийной амёбы, а у 10% инфицированных проявляются те или иные клинические симптомы болезни. Разницу между количеством носителей и больных обычно объясняют тем, что носители характеризуются непатогенными штаммами дизентерийной амёбы.

Паразит способен культивироваться в искусственных питательных средах.

Для паразита характерен довольно сложный жизненный цикл (рис. 85), в котором различают несколько морфологических форм, а именно: циста, обитающая в просвете толстого кишечника, мелкая вегетативная форма амёбы (*forma minuta*) и крупная вегетативная тканевая форма амёбы (*forma magna*). Цисты характеризуются округлой формой, а их размеры составляют 8-16 мкм. Каждая циста содержит четыре ядра. Цисты являются инвазионной стадией в развитии паразита.

Заражение человека происходит путем заглатывания цист с водой или овощами (фруктами), загрязненными человеческими фекалиями. Цисты могут переноситься мухами, тараканами, загрязняющими пищу. Попав в тонкий кишечник, цисты подвергаются изменению, в результате которого растворяется их оболочка, они становятся мета-цистами, каждая из которых делится, давая начало четырем подвижным трофозоидам, содержащим по одному ядру и имеющим размеры порядка 12-25 мкм в диаметре. Однойдерные трофозоиты представляют собой малые амёбы, т. е. мелкую вегетативную форму (*forma minuta*). Эта форма является основной в развитии данной амёбы. Мелкие амёбы мигрируют затем в толстый кишечник, где ведут себя как комменсалы, питаясь его содержимым и не принося в это время ущерб организму. Часть мелких амёб внедряется в слизистую оболочку кишечника, вызывая образование язв. Здесь часть мелких амёб после деления превращается в четырехъядерные формы и выводится из организма вместе с фекалиями. Однако когда резистентность организма по каким-либо причинам снижается, то мелкие вегетативные формы увеличиваются в размерах (до 30-50 мкм) и становятся тканевой формой (*forma magna*). Благодаря

выделению протеолитического фермента, разрушающего эпителий слизистой оболочки, паразит в этой форме внедряется в ткань кишечника, вызывая язвы, где питается эритроцитами, что сопровождается частым и жидким стулом, содержащим кровь и слизь. Болезнь характеризуется высокой смертностью (при отсутствии лечения). Если же она затухает (при лечении), то крупные формы вновь перемещаются в просвет кишечника, где превращаются в малые формы, а затем и в цисты. Попадая иногда в просвет кровеносных сосудов, паразит может достигать также печени, легких и мозга, вызывая абсцессы в этих органах.

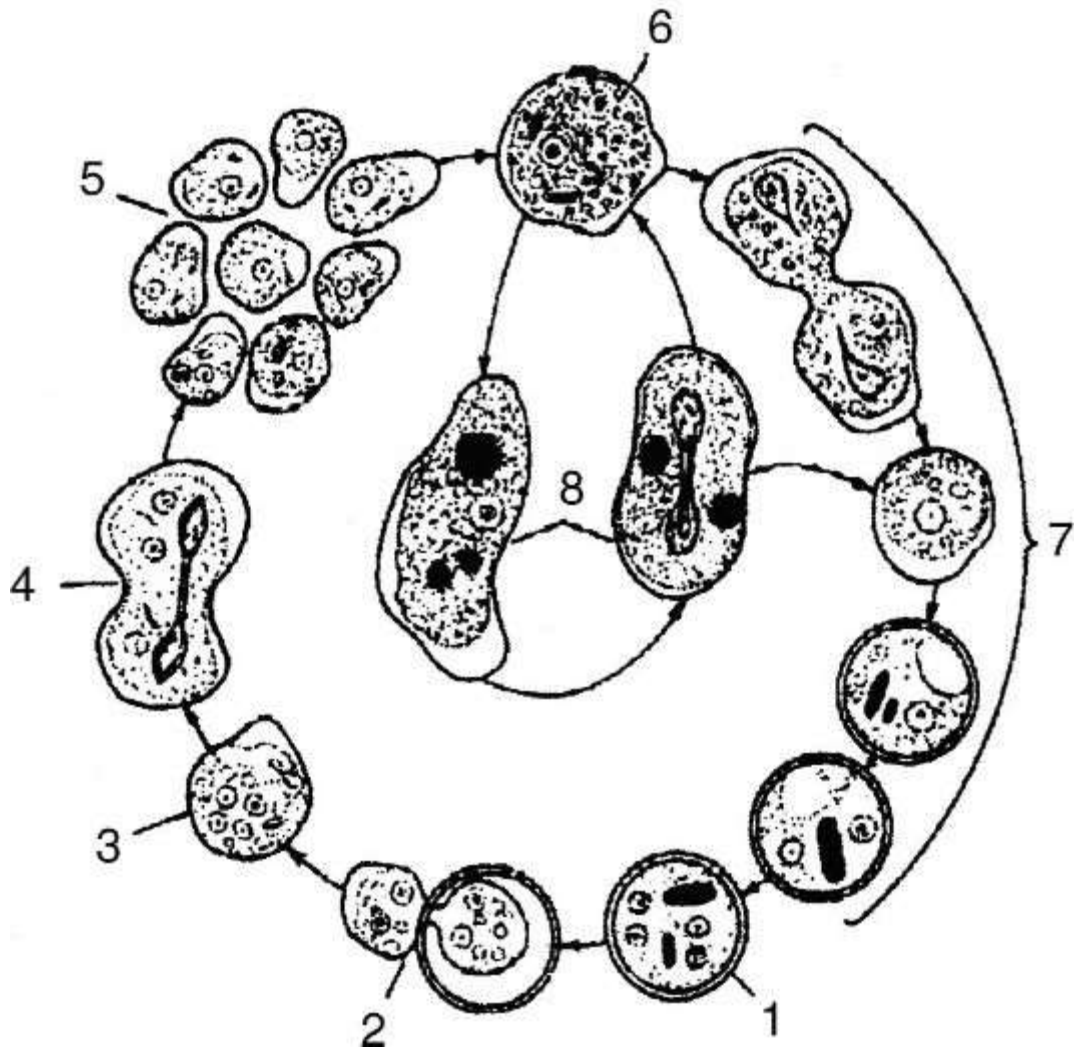


Рис. 85. Жизненный цикл дизентерийной амёбы: 1- инвазионная четырехъядерная циста; 2- растворение оболочки четырехъядерной цисты; 3 - четырехъядерная амёба; 4 - деление четырехъядерной амёбы; 5- одноядерные мелкие вегетативные формы (*forma minuta*); 6 - одноядерная циста; 7 - деление одноядерной цисты и образование четырехъядерной цисты; 8 - крупная вегетативная форма (*forma magna*)

В организме носителей, у которых клинические признаки не проявляются, мелкая вегетативная форма не превращается в крупную. Цисты из их организма выводятся с фекалиями, загрязняя среду.

Развитие дизентерийной амёбы происходит только в организме человека. Поэтому источником паразита является человек. Предполагают, что патогенность дизентерийных амёб частично определяется их связью с бактериями, поскольку трофозоиты

систематически поглощают и переваривают бактерии. Последние обычно обнаруживаются в вакуолях трофозоитов. Выделяемые с испражнениями человека цисты могут оказаться в воде, огороде или в саду, где они загрязняют овощи и фрукты. В воде цисты сохраняются в течение 30 дней, на поверхности влажной земли - 12 дней. С загрязненной водой, овощами или фруктами цисты попадают в организм здоровых людей.

Лабораторная диагностика заключается в микроскопическом обнаружении крупных форм амёб, содержащих эритроциты в мазках из фекалий больных или четырехъядерных цист в фекалиях хроников и носителей.

Профилактика бывает личной и общественной. Личная состоит в личной гигиене (мытьё овощей, фруктов, использование для питья кипяченой воды), общественная - в предупреждении загрязнений воды и почвы фекалиями, уничтожении мух, санпросветработе.

Кишечная амёба (*Entamoeba coli*) - обитатель просвета кишечника человека. Морфологически сходна с дизентерийной амёбой. Цикл развития представлен вегетативной формой и цистой. Вегетативные формы обнаруживаются в неоформленных фекалиях, цисты - в оформленных. Каждая циста содержит по 8 ядер.

Амёбы этого вида обнаруживаются при исследовании здоровых людей, считаются непатогенными, так как не выявлено форм, содержащих эритроциты, и форм, продуцирующих протеолитические ферменты.

Ротовая амёба (*Entamoeba gingivalis*) - обитатель ротовой полости человека, обнаруживаемый в налете кариесных зубов. По морфологии сходна с дизентерийной амёбой, но цист не образует. Патогенное значение не выяснено.

В кишечнике человека паразитируют амёбы и других видов, принадлежащих как к роду *Entamoeba*, так и другим родам отряда амёб, однако они не являются патогенными либо их патогенность доказана. Примером являются амёбы из рода *Naegleria* и *Acanthamoeba*, вызывающие амёбный менингоэнцефалит в США при купании в водоемах, бассейнах.

Класс Жгутиковые (*Mastigophora s. Flagellata*)

В состав этого класса входят около 8000 видов простейших, обитающих в морских и пресных водах или ведущих паразитический образ жизни на растениях и животных, принадлежащих к разным систематическим группам. Простейш

Жгутиковые имеют овальную, шаровидную или вытянутую форму. Размеры микроскопические. Тело покрыто двойной мембраной, на внешней поверхности которой имеется тонкая пелликула. В цитоплазме располагается одно или несколько сходных ядер.

Большинство органелл общего назначения жгутиковых - митохондрии, микросомы, комплекс Гольджи, сравнимы с такими же органеллами высших растений и животных, включая сходство на субмикроскопическом уровне. Центриоли у многих жгутиковых играют важную роль в организации не только митотического аппарата, но и в качестве локуса, вокруг которого организуется набор органелл, образованных в основном фибриллярными белками (жгутик, аксостиль и др.).

Для организмов, классифицируемых в пределах этого класса, характерно наличие одного или более жгутиков. Каждый жгутик состоит из фибрилл и прикрепляется к базальному тельцу (блефа-ропласту или кинетосоме), располагающемуся в эктоплазме. Между жгутиком и пелликулой имеется ундулирующая мембрана.

Для жгутиковых характерно также наличие органеллы, называемой кинетопластом и представляющей собой часть митохондриального аппарата. В кинетопласте

сосредоточена ДНК митохондрий. Кинетопласт связан с блефаропластом. Большинство жгутиковых гетеротрофы, но некоторые виды способны к авто-трофному питанию.

Для жгутиковых характерно бесполое размножение путем продольного деления. Некоторые виды размножаются половым путем. Половое размножение происходит путем копуляции, в результате которой осуществляется слияние двух особей с образованием зиготы.

К этому классу принадлежат пигментированные фотосинтезирующие жгутиковые, которые вместе с морфологически сходными, но не пигментированными организмами составляют группу фитожгутиковых (*Phytomastigophora*) и бесцветные формы, составляющие группу зоожгутиковых (*Zoomastigophora*). Среди жгутиковых встречаются как свободноживущие, так и паразитические формы. Наиболее известными представителями свободноживущих простейших являются эвглены разных видов. Паразитические формы обнаруживаются в группе зоофлагеллят (зоожгутиковых). Они характеризуются сложными жизненными циклами, протекающими в разных хозяевах. Медицинское значение имеют отряды кинетопластидных (*Kinetoplastida*) и многожгутиковых (*Polymasti*

Свободноживущие жгутиковые. Эти жгутиковые представлены многими видами рода *Euglena*. Типичным представителем их является эвглена зеленая (*Euglena viridis*), обитающая обычно в пресных водоемах, включая лужи. Эвглены характеризуются морфологией, типичной для жгутиковых. Содержат крупное ядро и все клеточные органеллы.

Питание осуществляется по голозойному типу. Организмы этого типа содержат хлорофилл и способны к фотосинтезу. В темноте они питаются веществами органического происхождения. Переваривание пищи происходит в пищеварительной вакуоли. Регуляция осмотического давления осуществляется с помощью сократительной вакуоли, которая регулярно выбрасывает наружу накапливающуюся внутри тела жидкость. Передвижение осуществляется за счет жгутика.

Размножение бесполое и происходит путем продольного деления тела надвое, причем процесс начинается с деления жгутика, затем тела.

Эвглена зеленая способна к инцистированию, которое наступает при возникновении неблагоприятных условий и заключается в развитии вокруг организма очень плотной оболочки. Инцистированные эвглены способны противостоять воздействию физических и химических факторов. Более того, внутри инцистирующих оболочек эвглены способны к неоднократному делению.

Среди других свободноживущих жгутиковых наибольший интерес представляют воротничковые жгутиковые, мастигамебы и колониальные жгутиковые. Воротничковые жгутиковые и мастигамебы характеризуются дальнейшим усложнением морфологии. В частности, у воротничковых основание жгутика окружено плазматической структурой, получившей название воротничка, тогда как мастигамебы, помимо жгутика, имеют еще и реснички.

Колониальными жгутиковыми являются вольвокс, пандорины и эудорины. Вольвокс морфологически представляет собой шар, стенки которого образованы множеством клеток, каждая из которых имеет жгутик, ядро, сократительную вакуоль и хроматофоры (зеленый пигмент), а внутреннее содержание каждой является жидкостью. Следовательно, этот шар и является колониальной формой. Размножение происходит за счет того, что отдельные из клеток, входящих в состав стенки шара, служат гаметам. Последние сливаются и образуют зиготу, из которой в результате дальнейшего развития формируется колония.

Свободноживущие жгутиковые являются частью фитопланктона водоемов и служат кормом для водных животных (беспозвоночных и позвоночных).

Паразитические формы. Отряд кинетопластидные (*Kinetoplastida*). Организмы, классифицируемые в пределах этого отряда, являются паразитами растений, а также многих беспозвоночных и позвоночных животных, включая млекопитающих и человека. Наиболее известным в отряде является семейство трипаносомовых (*Trypanosomatidae*).

Семейство Трипаносомовые (*Trypanosomatidae*). Организмы большинства видов этого семейства имеют размеры порядка 2-60 мкм и характеризуются полиморфностью. Встречаются шарообразные и вытянутые веретенообразные формы, на переднем конце которых расположен жгутик. Содержат все органеллы общего назначения. Являются паразитами не только многих животных, но и человека.

Это семейство подразделяют на роды: *Leptomonas*, *Crithidia*, *Herpetomonas*, *Trypanosoma*, *Leishmania*, *Blastocrithidia*, *Phytomonas* и *Endotrypanum*. Организмы родов *Leptomonas*, *Crithidia*, *Herpetomonas* и т. д. паразитируют только на беспозвоночных животных (насекомые и т. д.). Активно размножающиеся жгутиковые формы этих организмов обнаруживаются в кишечной полости хозяев, где они прикрепляются к эпителиальным клеткам или активно внедряются в эти клетки. Мигрируя, жгутиковые формы попадают в испражнения хозяев в качестве лейшманиальных цист, которые являются инвазионными. Заражение других насекомых происходит в результате заглатывания инвазионных цист.

Организмы родов *Trypanosoma* и *Leishmania* паразитируют как на беспозвоночных, так и позвоночных животных (рис. 86). Однако они не специфичны относительно хозяев, так как легко адаптируются к животным других видов. Хорошо поддаются культивированию, приобретая на питательных средах форму, обитающую в организме переносчика.

Род *Trypanosoma*. Организмы, принадлежащие к этому роду, являются в основном паразитами крови (плазмы) позвоночных всех классов. Для них характерно прохождение в процессе развития через трипомастиготную форму в плазме крови. Но патогенные формы проникают также в лимфу и тканевые жидкости. Трипаносомы, обнаруживаемые в крови, диплоидны.

Для трипаносом характерно морфологическое разнообразие, которое детерминируется не только наличием округлого ядра с большой кариосомой, но и наличием в теле трипаносом одиночной митохондрии, внутри которой локализовано базофильно окрашивающееся дисковидное тело, называемое кинетопластом, состоящее из большого округлого парабазального тельца и малого точкоподобного блефаропласта. От блефаропласта на поверхность тела отходит аксо-нема, где она становится свободным жгутиком. Если кинетопласт отстоит от ядра, то ундулирующая мембрана обрамляет границу тела по большей части длины. Поэтому свободный жгутик может присутствовать или отсутствовать. Жгутик состоит из двух центральных и девяти периферических нитей, окруженных футляром. В кинетопласте содержится ДНК (20% от общей клеточной ДНК), которая представлена 5000-10 000 копиями малых кольцевых молекул, что составляет 95% кинетопластной ДНК, и 20-40 копиями более крупных кольцевых молекул.

Размножение трипаносом обычно происходит продольным делением, причем первым делится кинетопласт. Новый жгутик возникает из дочернего кинетопласта. Ядро делится эндомитотически. Наконец, происходит разделение всего организма от переднего конца до заднего. У организмов большинства видов деление осуществляется на любой стадии развития. У организмов некоторых видов встречается множественная шизогония. Половой процесс у трипаносом неизвестен. Однако в последнее время опубликованы данные об образовании гибридов путем слияния разных клоновых форм *T. brucei* в

организме мухи *Clossina morsitans centralis*, что указывает на возможность генетического обмена между разными трипаносомами.

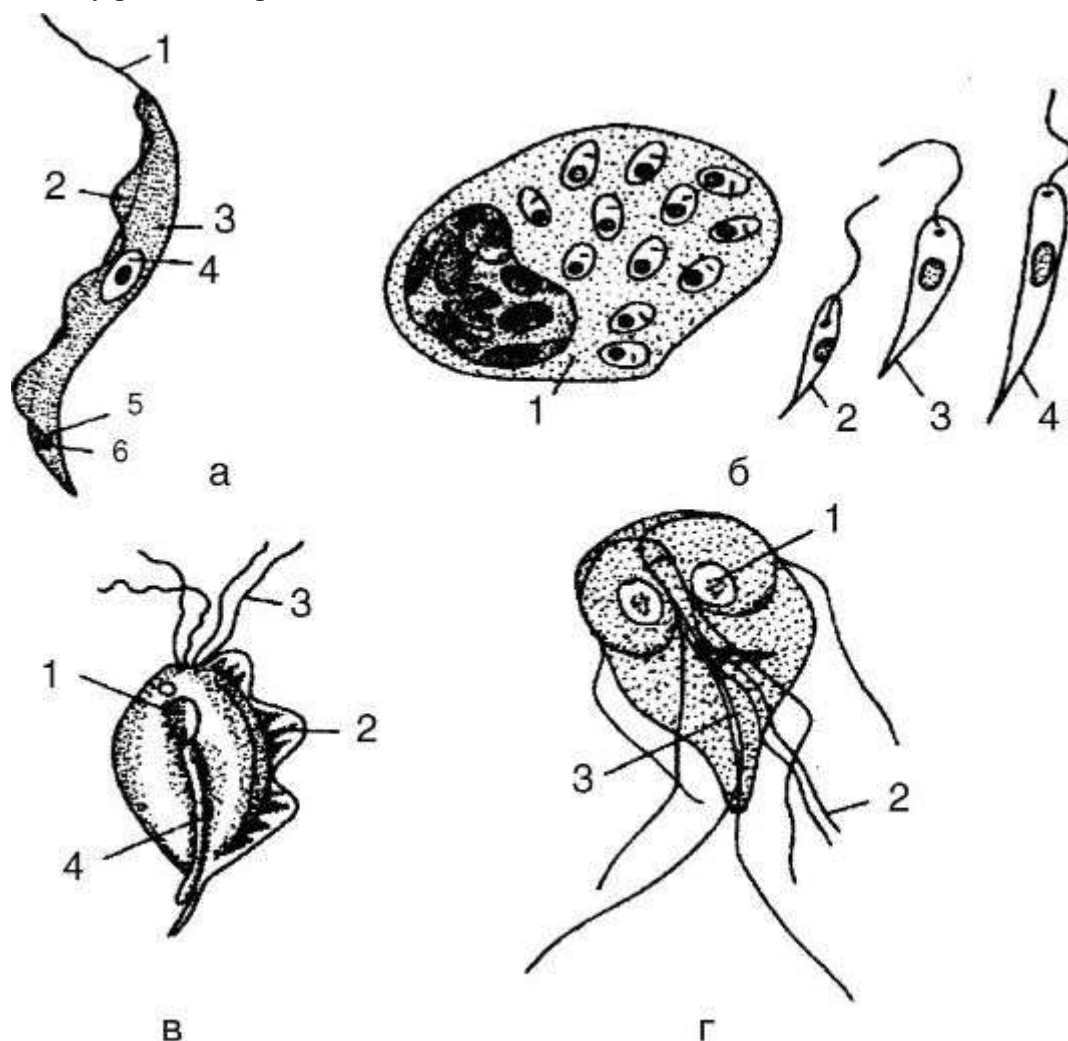


Рис. 86. Паразитические жгутиковые: а - трипаносома: 1 - жгутик, 2 - ундулирующая мембрана, 3 - протоплазма, 4 - ядро, 5 - блефаропласт, 6 - кинетопласт; б - лейшмания: 1 - протоплазма макрофага, 2-4 - лейшмановые формы из культуры; в - трихомонада: 1 - ядро, 2 - ундулирующая мембрана, 3 - конец жгутика, 4 - аксостиль; г - лейшмания:

1 - ядро, 2 - жгутик, 3 - аксостиль

Передача трипаносом от одних организмов к другим происходит с помощью организмов-переносчиков. Трипаносомы рыб и земноводных переносятся коловратками, трипаносомы наземных позвоночных - кровососущими насекомыми. Для трипаносом характерны сложные жизненные циклы, т. е. циклическое развитие, связанное с размножением и превращениями паразитов в кишечнике переносчика-насекомого. Циклическое развитие трипаносом в кишечнике насекомых не опасно для позвоночных, но когда паразиты мигрируют к слюнным железам или в прямую кишку, то эти метациклические формы становятся заразительными. Существуют многие вариации этой схемы развития, но для каждого вида трипаносом есть свой специфический жизненный цикл.

Медицинское значение имеют *Trypanosoma brucei gambiense* и *T. brucei rhodesiense*, являющиеся двумя подвидами *T. brucei*. Третий подвид *T. brucei brucei* не инвазивен для человека. *T. brucei* имеет одну крупную митохондрию. В период развития трипаносом в организме насекомых эта митохондрия полностью сформирована, и синтез

АТФ обеспечивается фосфорилированием. Напротив, в период развития трипаносом в организме позвоночных митохондрия редуцируется. В результате этого жизненный цикл трипаносом зависит только от АТФ, продуцируемого во время гликолиза. Установлено, что большинство молекул мРНК трипаносом транскрибируется с последовательности ДНК длиной в 35 нуклеотидов, причем в синтез мРНК вовлечено три РНК-полимеразы. Антигены *T. brucei* классифицируют на обычные и переменные. Свойствами протективных антигенов обладают переменные, которые имеют глико-протеиновую природу и количество которых составляет несколько сот на трипаносому (рис. 87).

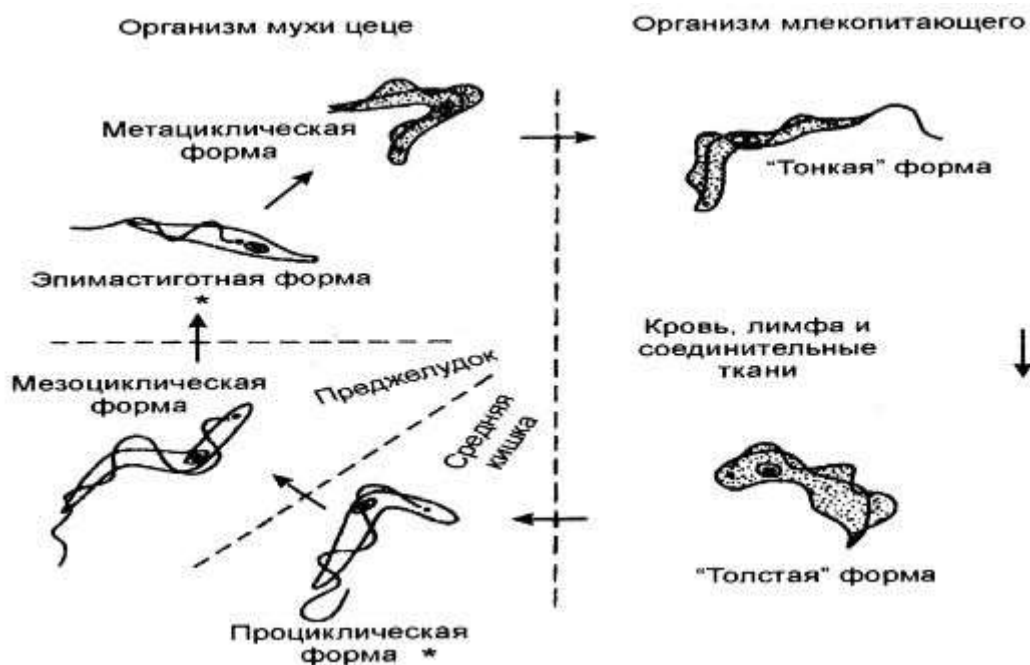


Рис. 87. Цикл развития *T. brucei*. Заштрихованные фигуры - стадии, на которых происходит экспрессия переменных антигенов; * - стадии размножения

T. brucei gambiense - возбудитель медленно развивающегося трипаносомоза, относящегося к антропозоозам и называемого африканской сонной болезнью (гамбийский тип). Этот трипаносомоз распространен в Экваториальной Африке и представляет собой типичную трансмиссивную природно-очаговую болезнь. Возбудитель паразитирует в плазме крови, лимфе, лимфатических узлах, спинномозговой жидкости, тканях головного и спинного мозга человека. Резервуаром возбудителя являются человек, козы, овцы и собаки.

Форма тела паразита сплюснутая, изогнута, с заостренными концами, размером 10-30x1-3 мкм. Имеются одно ядро, один жгутик и ундулирующая мембрана. Культивируются на питательных средах.

Трипаносомы этого вида очень изменчивы, причем генетические механизмы этой изменчивости различны. Во-первых, трипаносомы обладают генетическим механизмом, детерминирующим изменения антигенной структуры их гликопротеиновой оболочки. Предполагают, что имеется около 1000-2000 генов, контролирующих синтез антигенов, однако в результате перестроек ДНК может происходить экспрессия лишь одного из этих генов. Перестройки ДНК обеспечивают систему рекомбинации генов, контролирующей синтез антигенов. Во-вторых, источником генетической изменчивости может быть ДНК кинетопласта, которая соответствует митохондриальному геному других эукариотов.

Паразит размножается бесполом путем (делением), но для него характерен сложный жизненный цикл, связанный со сменой хозяев. Первая часть жизненного цикла начинается и проходит в пищеварительном тракте и слюнных железах мух цеце (*Glossina*

palpalis и *G. tachinoides*), которые являются переносчиками этого паразита. После того как муха всосала кровь больного человека во время питания на его коже, трипаносомы попадают вначале в ее желудок, а затем в кишечник, где размножаются в течение 20 дней (трипомастиготная стадия), после чего переходят в слюнные железы (эпимастиготная стадия). В результате деления эпимастиготных трипаносом последние становятся инвазионными. Вторая часть жизненного цикла проходит в организме домашних животных (крупный и мелкий рогатый скот, свиньи, собаки), диких животных и человека, к которым попадают инвазионные формы трипаносом. В организм человека инвазионные формы попадают после укуса его мухой цеце и где проходят в лимфу, затем в кровь и ЦНС.

Болезнь характеризуется сонливостью, мышечной слабостью, истощением, умственной депрессией и длится 7-10 лет, заканчиваясь смертью.

Лабораторную диагностику проводят путем микроскопического исследования периферической крови, пунктатов лимфатических узлов и спинномозговой жидкости на наличие в них трипаносом. В необходимых случаях прибегают к биопробам. Используют также серодиагностику и молекулярную гибридизацию образцов ДНК в дифференциальной диагностике.

Личная профилактика заключается в приеме лекарств, общественная - в уничтожении мух-переносчиков.

T. brucei rhodesiense - возбудитель быстро развивающейся африканской сонной болезни родезийского типа, являющейся также антро-позоонозом. Морфологически сходен с *T. brucei gambiense* и характеризуется таким же жизненным циклом. Однако переносчиком его являются мухи *G. palpalis*, *G. pallidipes*, *C. morsitans* и *G. swyn nertoni*. Резервуаром возбудителя служит человек, но в большей степени лесные антилопы.

Лабораторная диагностика и профилактика такие же, как и в случае *T. gambiense*.

T. cruzi - возбудитель американского трипаносомоза (болезни Чагаса). Этот трипаносомоз встречается в Южной, Центральной и Северной Америке, включая США, и также является природно-очаговой болезнью. Форма тела паразита закругленная, имеется один жгутик. Паразит локализуется и размножается в макрофагах и мышечных клетках (сердце, скелетная мускулатура). Часто его обнаруживают в глиальной ткани мозга, иногда в клетках печени и селезенки. Резервуаром являются мелкие млекопитающие - броненосцы, опоссумы, муравьеды и др. Паразит передается летающими кровососущими триатомовыми клопами рода *Triatoma*, а также клопами родов *Rhodnius*, *Panstrongylus* и *Eratus*. Часто этих клопов называют поцелуйными из-за того, что они питаются кровью ночью на слизистых губ, носа и глаз человека. Человек заражается трипаносомами, попадающими на поврежденную кожу с фекалиями клопов.

Размножение осуществляется бесполым путем. Жизненный цикл связан со сменой хозяев. В организм человека или животного трипаносомы попадают в метациклической трипомастиготной стадии, проникая в кровь, где они приобретают S-образную форму. Проникнув затем в разные клетки, они становятся там амастиготами и превращаются в эпимастиготы. Последние развиваются в трипо-мастиготы, дальнейшее развитие которых происходит в организме клопов, заражающихся при кровососании. В кишечнике клопов происходят морфологические изменения паразита, во время которых формируются амастиготная, промастиготная и эпимастиготная формы. Трипаносомы затем переходят в прямую кишку, где они уже инвазионны.

Болезнь характеризуется рядом неблагоприятных признаков (вялость, температура).

Диагностика осуществляется путем микроскопии крови. Профилактика трипаносомоза связана с уничтожением клопов-переносчиков и другими мероприятиями (как и в случае африканского трипаносомоза).

В Южной Азии встречается болезнь сурра, вызываемая *T brucei*.

Род *Leishmania*. Лейшмании являются внутриклеточными паразитами ретикулоэндотелиальной системы животных многих видов. В макрофагах человека они обнаруживаются в амастиготной форме размером 3-5x1 мкм, причем в огромных количествах. Проникновение их в макрофаги связано с тем, что они активируют комплемент, а это сопровождается повышенным восприятием паразита макрофагами через рецепторы комплемента. В клетках переносчика лейшмании существуют в промастиготной форме размером 10-12x4-6 мкм.

Известно несколько видов патогенных лейшманий, вызывающих лейшманиозы человека, являющиеся природно-очаговыми трансмиссивными болезнями.

L. tropica major и *L. tropica minor* - возбудители кожного лейшманиоза (болезнь Боровского), распространенного в субтропических районах Европы, Азии и Америки и протекающего в поздноизъязвляющейся (городской лейшманиоз, или «ашхабадка») и остронекро-тизирующей (пендинская язва) формах.

Форма лейшманий округлая, размеры в амастиготной форме порядка 2x 6-2x3 мкм. Внутри лейшманий видны округлые ядра (трофонуклеус) и блефаропласт.

Лейшмании являются внутриклеточными паразитами ретикуло-эндотелиальной системы человека.

Жизненный цикл лейшманий этих видов заключается в двух стадиях, одна из которых представлена округлыми или овальными только безжгутиковыми (амастиготными) формами и протекает в цитоплазме фагоцитирующих клеток кожи организма человека или животных, другая имеет жгутиковую (промастиготную) форму и протекает в организме переносчиков, какими являются москиты родов *Phlebotomus* и *Lutzomyi*, принадлежащие к отряду *Diptera*.

Естественным резервуаром *L. tropica major* являются человек, а также песчанки, суслики, хомяки и другие грызуны, тогда как *L. tropica minor* - человек и собаки. Заражение человека происходит при питании на нем зараженных москитов. При кожном лейшманиозе на месте укуса (преимущественно на лице) москитами появляются узелки, которые затем превращаются в язвы, заживающие рубцами.

Лабораторная диагностика заключается в микроскопии мазков, приготовленных из соскобов или отделяемого язв. Личная профилактика заключается в защите от укусов москитов, общественная - в прививках, уничтожении москитов, истреблении грызунов, больных и бродячих собак. Приобретенный иммунитет к лейшманиозу сохраняется всю жизнь. Предполагают, что важную роль в иммунитете играет комплемент сыворотки крови организма-хозяина.

L. braziliensis вызывает кожно-слизистый лейшманиоз, распространенный в Центральной и Южной Америке и имеющий различные местные названия - «ута» в Перу, «нос тапира» или «эспундия» в Бразилии и др. Поражаются слизистые оболочки носа, носоглотки, дыхательных путей. Резервуарами возбудителя являются человек и животные. Лейшмании этого вида обнаружены у грызунов, сумчатых млекопитающих.

Лабораторная диагностика заключается в микроскопическом изучении отдельных язв и биопсии пораженных тканей. Профилактика сходна с профилактикой кожного лейшманиоза.

L. donovani и *L. infantum* - первая вызывает висцеральный (генерализованный) лейшманиоз (кала-азар), распространенный в Индии, вторая - лейшманиоз, распространенный в странах Средиземноморья, в Закавказье, Средней и Малой Азии.

Жизненные циклы лейшманий этих видов также состоят из двух стадий. В организме человека и животных эти лейшмании в безжгутиковой форме вначале оказываются в клетках кожи, а затем попадают в клетки печени, селезенки, костного мозга. В москитах они существуют в жгутиковой форме.

Заражение происходит через укусы москитов, зараженных лейш-маниями от больных людей, собак, шакалов и других животных, включая грызунов. Висцеральным лейшманиозом болеют преимущественно дети в возрасте до 12 лет. Заболевание характеризуется периодическим повышением температуры, потемнением кожи, анемией, увеличением печени, селезенки, поражением лимфатических узлов.

Для диагностики используют пунктаты лимфатических узлов или грудины (реже), которые исследуют микроскопически на наличие внутриклеточных паразитов и из которых получают культуры лейшманий на искусственных питательных средах.

Личная профилактика заключается в защите от москитов, общественная - в уничтожении москитов, истреблении грызунов, уничтожении больных бродячих собак.

L. enriettii - естественный паразит морских свинок в Бразилии.

Отряд Многожгутиковые (*Polymastigida*). Организмы, классифицируемые в пределах этого отряда, обладают несколькими жгутиками. Медицинское значение имеют представители семейств *Trichomonadidae* и *Hexamitidae*.

Семейство Трихомонадовые (*Trichomonadidae*). В составе этого семейства представлено несколько видов организмов, вызывающих трихомонозы.

Кишечная трихомонада (*Trichomonas intestinalis s. hominis*) - возбудитель кишечного трихомоноза, который распространен повсеместно. Однако патогенность точно не установлена, ибо существует мнение, что трихомонады этого вида не имеют самостоятельного значения в этиологии трихомоноза, а являются лишь сопутствующими организмами. Форма организма округлая, размеры 5-15 мкм в длину и 4-5 мкм в ширину. Паразит содержит одно ядро, обладает 3-4 свободными жгутиками и ундулирующей мембраной. Имеет клеточный рот. Питается бактериями или жидкими материалами осмотически.

Локализуется в толстом и тонком кишечнике. Заражение человека происходит через загрязненную воду, руки, овощи и фрукты.

Размножается путем продольного деления. Цикл развития ограничивается лишь вегетативной стадией. Есть данные о способности трихомонад к инцистированию.

Лабораторная диагностика заключается в микроскопическом обнаружении вегетативных форм в фекалиях. Профилактика является личной (соблюдение правил гигиены) и общественной (предупреждение загрязнений среды фекалиями, санпросветрарбота).

Урогенитальная (влагалищная) трихомонада (*Z. vaginalis*) - возбудитель урогенитального (влагалищного) трихомоноза. Морфологически выглядит в виде грушевидного образования с ядром, четырьмя жгутиками, ундулирующей мембраной и аксостилем (опорным стержнем) с шипом на конце. Размеры порядка 7-30 мкм.

Локализуется в мочеполовых путях в виде вегетативной формы. У мужчин поражает уретру, предстательную железу, мочевой пузырь и другие органы. У женщин паразитирует во влагалище, в цервикальном канале, уретре, мочевом пузыре и других органах. Трихомонады этого вида паразитируют только в организме человека.

Заражение человека происходит половым путем, через постельные принадлежности, белье и другие личные вещи больных.

Диагностика состоит в микроскопическом обнаружении вегетативных форм в отделяемом влагалища и уретры. Профилактика заключается в личной гигиене и гигиене половых отношений.

Семейство *Hexamitidae*. Организмы этого семейства характеризуются усложненной организацией, им присуща билатеральная симметрия и очень широкое распространение. Медицинское значение имеет только один вид.

Lambliа intestinalis - возбудитель лямблиоза. Болезнь распространена повсеместно. Тело лямблий имеет грушевидную форму. Длина около 15 мкм, ширина 7-8 мкм. Благодаря билатеральной симметрии оно разделено продольно на две половины, в каждой из которых имеется ядро и другие органоиды. Из базальных зерен, располагающихся между ядрами, отходит четыре пары жгутиков. На брюшной стороне тела имеются так называемые присасывательные диски, позволяющие паразиту прикрепиться к слизистой оболочке тонкого кишечника хозяина.

Заражение происходит при заглатывании цист через загрязненные продукты и воду. Попадая в организм человека и проходя в тонкий кишечник, цисты превращаются в вегетативные формы, размножаются. К клеткам они прикрепляются с помощью присасывательных дисков. Паразит способен к инцистированию, образуя цисты округлой формы и с плотной оболочкой. Цисты образуются в толстом кишечнике, куда вегетативные формы попадают из тонкого кишечника.

Лямблии нарушают пищеварение, всасывание жиров и углеводов, синтез отдельных ферментов.

Лабораторная диагностика заключается в микроскопическом обнаружении вегетативных форм и цист в фекалиях, а также вегетативных форм в содержимом двенадцатиперстной кишки, получаемом путем дуоденального зондирования. Профилактика является личной (гигиена) и общественной (обследование работников общественного питания, детских учреждений, санпросветработа и др.).

Класс Споровики (*Sporozoa*)

В составе этого класса насчитывают около 2000 разных видов. Его представители характеризуются простотой организации. Они не имеют органоидов пищеварения и выделения. Питание, дыхание и выделение обеспечиваются всей поверхностью их тела.

Все споровики являются внутриклеточными паразитами, что и служит причиной их упрощенной организации. Особенностью этих организмов является также то, что для них характерны сложные циклы развития, прохождение которых связано с образованием спор и сменой хозяев. Жизненные циклы обусловлены чередованием бесполого размножения, дающего трофозоитов (шизонтов), полового размножения и спорогонии.

Бесполое размножение заключается в шизогонии, приводящей к образованию мелких одноядерных клеток, называемых мерозоитами. Половое размножение связано с образованием гамонтов (макро-гаметоцитов и микрогаметоцитов), которые дают начало гаметам. Последние вовлекаются в половой процесс путем копуляции, дающей начало диплоидным зиготам. Когда вокруг зигот появляется мембрана, то это сопровождается их инцистированием, т. е. образованием ооцист. Зиготы (ооцисты) подвергаются мейотическому делению, т. е. спорогонии, в результате которой внутри ооцист формируются гаплоидные спорозоиты. Последние служат инвазивной формой. Благодаря мембране спорозоиты способны противостоять жестким физическим и химическим условиям.

О глубоком приспособлении споровиков к паразитизму свидетельствуют их сложные циклы, ведущие к заражению разных хозяев.

Передача споровиков от одних организмов к другим обеспечивается только переносчиками. Поэтому циклы развития споровиков связаны как с беспозвоночными, так и с позвоночными организмами.

Центральным моментом циклов развития является спорогония, которая представляет собой фактически деление диплоидных зигот путем мейоза и дает начало формам с гаплоидным набором хромосом.

Споровики являются паразитами всех животных, начиная от простейших и заканчивая хордовыми. Споровиков классифицируют на несколько отрядов. Медицинское значение имеет отряд кокцидий (*Coccidiida* и *Haemosporidia*).

Отряд кокцидии (*Coccidiida*). Споровики, классифицируемые в составе этого отряда, характеризуются многочисленностью видов, а также тем, что в циклах развития имеют стадию споры. В пределах этого отряда классифицируют подотряд *Eimeriidea*.

Подотряд *Eimeriidea* - наиболее многочислен и включает многие роды, представители которых патогенны для мелких и крупных домашних животных. Для человека патогенны роды *Eimeria*, *Isospora*, *Sarcocystis* и *Toxoplasma*.

Isospora belli - изоспора, возбудитель кокцидиоза (эймериоза) человека. Паразитирует преимущественно в органах пищеварительной системы. Болезнь распространена повсеместно, но редко.

Жизненный цикл изоспор этого вида проходит только в организме человека, который заражается при проглатывании с пищей и водой ооцист со спорозоитами, выделившихся с фекалиями больных кокцидиозом людей и созревающих в почве в течение 3-5 суток. Оказавшись в кишечнике, спороцисты освобождаются из ооцист и затем внедряются в клетки кишечного эпителия или подслизистого слоя кишечной стенки, где становятся шизонтами. Последние размножаются путем шизогонии, дающей начало мерозоитам, разрушающим клетки и выходящим в просвет кишечника. Будучи подвижными, мерозоиты вновь внедряются в клетки, разрушают их, размножаются шизогонией и опять превращаются в мерозоиты. После нескольких шизогоний мерозоиты превращаются в гамонты, а последние развиваются в гаметы. Копуляция микрогамет и макрогамет происходит в клетках и оплодотворение ведет к образованию зигот. Выйдя в просвет кишечника, зигота превращается в ооцисту (зигоцисту) размером 20-30x12-15 мкм. Последняя с фекалиями попадает во внешнюю среду, где зигота делится на две клетки, превращающиеся в спороцисты, в каждой из которых образуется по четыре спорозоита. Спороцисты являются инвазивными.

Лабораторная диагностика заключается в микроскопическом обнаружении ооцистов в фекалиях. Профилактика является личной и общественной, как и в случае амебиаза и других кишечных инвазий.

Isospora hominis также является возбудителем кокцидиоза человека. Но этот паразит и болезнь встречаются очень редко.

Sarcocystis bovi hominis - возбудитель саркоцистоза человека. Болезнь, вызываемая саркоцистой этого вида, распространена повсеместно, но встречается очень редко. Известны другие виды саркоцист, обнаруженные у домашних животных, пресмыкающихся, рыб и птиц. Степень родства между разными паразитами, обнаруженными при саркоцистозе, не совсем ясна. Форма цист паразита различна и зависит от места их локализации. Размеры - от микроскопических до видимых.

Жизненный цикл саркоцист протекает со сменой хозяев. Дефинитивным хозяином могут быть человек, собака, кошка, лисица, промежуточным - крупный и мелкий рогатый

скот, свиньи. В тонком кишечнике дефинитивных хозяев осуществляется спорогония паразита с образованием зигот, ооцист. Ооцисты (зрелые спороцисты) попадают во внешнюю среду с фекалиями. Основными распространителями спороцист являются собаки и кошки. Промежуточные хозяева заражаются спороцистами, попавшими в окружающую среду с фекалиями дефинитивного хозяина. В организме промежуточного хозяина спорозоиты выходят из спороцисты, внедряются в клетки внутренних органов и подвергаются в них шизогонии. Затем они проникают в мышечные клетки, превращаясь в них в мышечные цисты с цистозоидами. Последние переходят затем в эпителиальный и подслизистый слой тонкого кишечника, где они затем развиваются в макро- и микрогаметоциты и, наконец, в гаметы. После оплодотворения макрогаметы в стенке кишечника развиваются в ооцисты, дефинитивные хозяева-хищники заражаются, поедая сырое мясо промежуточных хозяев. Человек заражается, поедая сырое мясо или недостаточно проваренное мясо промежуточных хозяев.

Лабораторная диагностика основана на микроскопическом обнаружении спороцист в фекалиях. Профилактика является личной (соблюдение правил гигиены) и общественной (соблюдение ветеринарно-санитарных правил содержания животных, уничтожение туш и органов животных, сильно пораженных цистами).

Toxoplasma gondii - возбудитель токсоплазмоза, являющегося природно-очаговой болезнью животных и человека (зооантропонозом). Размеры 4-7x2-4 мкм. Болезнь распространена повсеместно, протекает хронически с поражением нервной системы.

Паразит по форме напоминает зерно миндаля, дольку апельсина или полулуние. Один конец заострен, другой закруглен. На заостренном конце имеется образование, получившее название коноида и служащее для прикрепления паразита к клетке, в которую он проникает. В центральной части тела паразита располагается ядро. Описан врожденный токсоплазмоз.

Для паразита характерен сложный цикл развития, протекающий в одном или двух хозяевах (рис. 88). Жизненный цикл паразита протекает в одном хозяине, если он является и дефинитивным и промежуточным. Роль таких хозяев обычно выполняют кошки, тигры, леопарды и другие животные из семейства кошачьих (*Felis*). Жизненный цикл может протекать в двух хозяевах, из которых дефинитивным хозяином может служить кошка или другой представитель семейства кошачьих, тогда как промежуточным - птицы (около 100 видов), млекопитающие (более 200 видов) и человек.

В дефинитивном хозяине протекает гаметогенез и образуются зиготы. Дефинитивный хозяин (кошка) заражается, поедая загрязненное цистами мясо зараженного промежуточного хозяина. В пищеварительном тракте кошки из цист освобождаются трофозоиты, которые проникают затем в эпителиальные клетки кишечника, где размножаются бесполом путем, давая начало мерозоидам. Последние проникают в просвет кишечника, а затем в другие эпителиальные клетки, превращаясь в шизонты, которые снова размножаются бесполом путем. В результате нескольких циклов бесполого размножения многие мерозоиты превращаются в гамонты, а последние в гаметы. Оплодотворяясь, гаметы образуют зиготы, которые превращаются в покрытые плотной оболочкой ооцисты размером около 20-100 мкм. Последние выделяются в среду с калом кошки, где в них через несколько дней при оптимальной влажности, температуре и доступе кислорода образуется по две спороцисты с четырьмя спорозоидами каждая. Эти ооцисты инвазионны.

Заражение промежуточных хозяев происходит тогда, когда они заглатывают инвазионные ооцисты, а также цисты, псевдоцисты или трофозоиты с загрязненным кормом либо поедают зараженных промежуточных хозяев. Возможно и трансплацентарное заражение. Человек также заражается ооцистами при снятии шкур и разделке туш, а цистами, псевдоцистами или трофозоидами - при употреблении в пищу

недостаточно проваренного (прожаренного) мяса. Как и другие промежуточные хозяева, человек может заразиться и трансплацентарно. В организме промежуточных хозяев, включая человека, спорозоиты или трофозоиты проникают в клетки нижнего отдела тонкого кишечника, а оттуда с током лимфы в лимфатические узлы, где они размножаются. После проникновения в кровяное русло разносятся в клетки печени, селезенки, сердце, скелетных мышц и в нервные клетки. Здесь токсоплазмы продолжают размножаться и образуют трофозоиты, которые развиваются затем в цисты и псевдоцисты. Разрушение пораженных клеток сопровождается освобождением псевдоцист и проникновением последних в новые клетки. Цисты сохраняются в организме практически всю жизнь.

Лабораторная диагностика заключается в микроскопии мазков крови и пунктатов лимфатических узлов с целью обнаружения паразита, а также в биопробах на лабораторных животных и выделении культур паразита. Используют также серологические реакции и аллергические пробы. Профилактика является личной (соблюдение правил гигиены) и общественной (борьба с токсоплазмозом животных, соблюдение правил ухода за животными и обработки мясопродуктов), тщательное обследование беременных женщин.

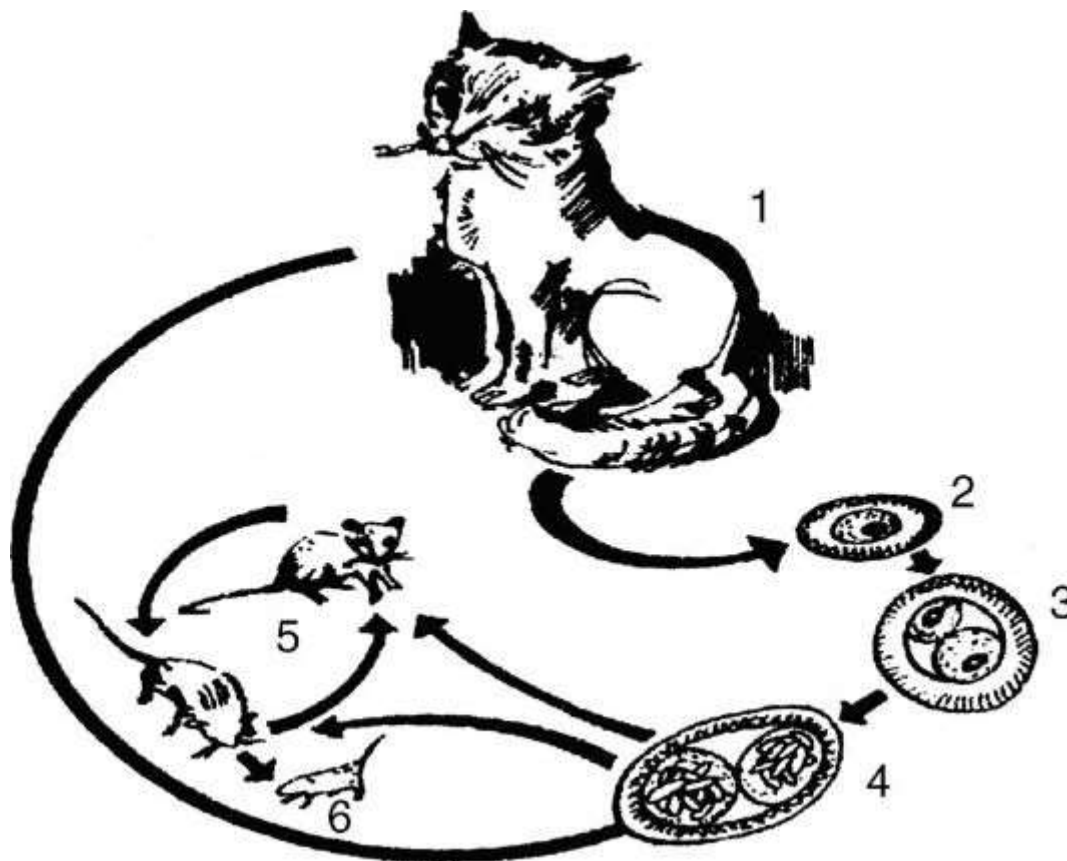


Рис. 88. Жизненный цикл токсоплазмы: 1 - развитие в кишечнике кошки; 2-4 - ооцисты токсоплазмы; 5 - пролиферативная стадия в организме мыши; 6 - зараженный трансплацентарно новорожденный мышонок

Отряд гемоспоридии (*Haemosporidia*). Этот отряд представлен паразитами, которые развиваются и размножаются в эритроцитах животных и человека. Медицинское значение имеет входящее в этот отряд семейство плазмодиевых (*Plasmodidae*), в котором различают несколько родов. Род *Haemoproteus* представлен организмами, паразитирующими в форме гаметоцитов в эритроцитах птиц и некоторых пресмыкающихся. Род *Leucocytozoon* представлен организмами, паразитирующими в лейкоцитах птиц. Род *Hepaticystis* представлен организмами, паразитирующими в форме гаметоцитов в

эритроцитах млекопитающих. Род *Plasmodium* представлен примерно 60 видами различных плазмодиев, паразитирующих в эритроцитах пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, включая человека. Род *Plasmodium*. Малярийные плазмодии этого рода паразитируют в эритроцитах диких птиц (воробьиных, сов, ястребов), кур, голубей, уток, индюков. Многие виды плазмодиев обнаруживаются в эритроцитах пресмыкающихся (особенно ящериц), земноводных (лягушек и жаб). У млекопитающих плазмодии паразитируют в эритроцитах грызунов (особенно крыс), антилоп, водных буффало, летучих мышей, обезьян и человека.

В эритроцитах человека паразитируют четыре вида плазмодиев: *P. vivax*, который наиболее распространен, встречаясь в тропических и умеренных районах; *P. falciparum*, который наиболее опасен и встречается в жарких районах мира; *P. malariae*, который распространен подобно *P. vivax*, но относительно редок; *P. ovale*, который тоже широко распространен, но редок по сравнению с остальными видами. В России не встречается. Они вызывают малярию, которой поражено около 10% населения земного шара, из них более 1 млн заканчивается смертью. В Африке умирает 1 из 20 детей в возрасте до 5 лет.

На шимпанзе паразитирует также *P. rodheini*, сходный с *P. malariae*, на других обезьянах паразитирует *P. knowlesi*, к которому восприимчив и человек.

Отряд гемоспоридии (*Haemosporidia*). Этот отряд представлен паразитами, которые развиваются и размножаются в эритроцитах животных и человека. Медицинское значение имеет входящее в этот отряд семейство плазмодиевых (*Plasmodidae*), в котором различают несколько родов. Род *Haemoproteus* представлен организмами, паразитирующими в форме гаметоцитов в эритроцитах птиц и некоторых пресмыкающихся. Род *Leucocytozoon* представлен организмами, паразитирующими в лейкоцитах птиц. Род *Hepatocystis* представлен организмами, паразитирующими в форме гаметоцитов в эритроцитах млекопитающих. Род *Plasmodium* представлен примерно 60 видами различных плазмодиев, паразитирующих в эритроцитах пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, включая человека. Род *Plasmodium*. Малярийные плазмодии этого рода паразитируют в эритроцитах диких птиц (воробьиных, сов, ястребов), кур, голубей, уток, индюков. Многие виды плазмодиев обнаруживаются в эритроцитах пресмыкающихся (особенно ящериц), земноводных (лягушек и жаб). У млекопитающих плазмодии паразитируют в эритроцитах грызунов (особенно крыс), антилоп, водных буффало, летучих мышей, обезьян и человека.

В эритроцитах человека паразитируют четыре вида плазмодиев: *P. vivax*, который наиболее распространен, встречаясь в тропических и умеренных районах; *P. falciparum*, который наиболее опасен и встречается в жарких районах мира; *P. malariae*, который распространен подобно *P. vivax*, но относительно редок; *P. ovale*, который тоже широко распространен, но редок по сравнению с остальными видами. В России не встречается. Они вызывают малярию, которой поражено около 10% населения земного шара, из них более 1 млн заканчивается смертью. В Африке умирает 1 из 20 детей в возрасте до 5 лет.

На шимпанзе паразитирует также *P. rodheini*, сходный с *P. malariae*, на других обезьянах паразитирует *P. knowlesi*, к которому восприимчив и человек.

Географическое распространение малярийных плазмодиев очень широко. Особенно распространены плазмодии птиц из-за миграций последних. Некоторые виды плазмодиев установлены даже у пингвинов в Антарктиде, хотя эти птицы не мигрируют. Малярия человека встречается на территориях от 63° с. ш. до 32° ю. ш.

Находясь в эритроцитах, малярийные плазмодии обеспечивают свои питательные потребности за счет глобиновой части молекул гемоглобина. Они поддаются

культивированию на искусственных питательных средах. Их антигенная структура характеризуется вариабельностью.

В ДНК *P. falciparum* имеется 24 млн оснований, 14 хромосом и 5300 генов. ДНК *P. falciparum*, кодирующая антигенные белки, содержит 16 повторов из 30 пар нуклеотидов. Около 200 генов этого паразита вовлечено в инвазию иммунной системы человека. В проявлении вирулентности плазмодиев играют роль как генетические, так и негенетические факторы.

Дефинитивными хозяевами и переносчиками малярийных плазмодиев человека являются комары рода *Anopheles* (около 80 видов). Человек является промежуточным хозяином. В организме позвоночных паразит живет в эритроцитах. Здесь же паразит и репродуцируется, часто с заметной периодичностью репродуктивного цикла.

Жизненные циклы всех четырех видов плазмодиев человека очень сходны (рис. 89). В организме человека плазмодии размножаются бесполом путем с образованием мерозоитов, шизонтов и гамонтов, в организме комара - половым. В организме комара происходит также спорогония.

Часть цикла, проходящего в организме человека, осуществляется в две фазы - проэритроцитарной и эндоэритроцитарной шизогонии.

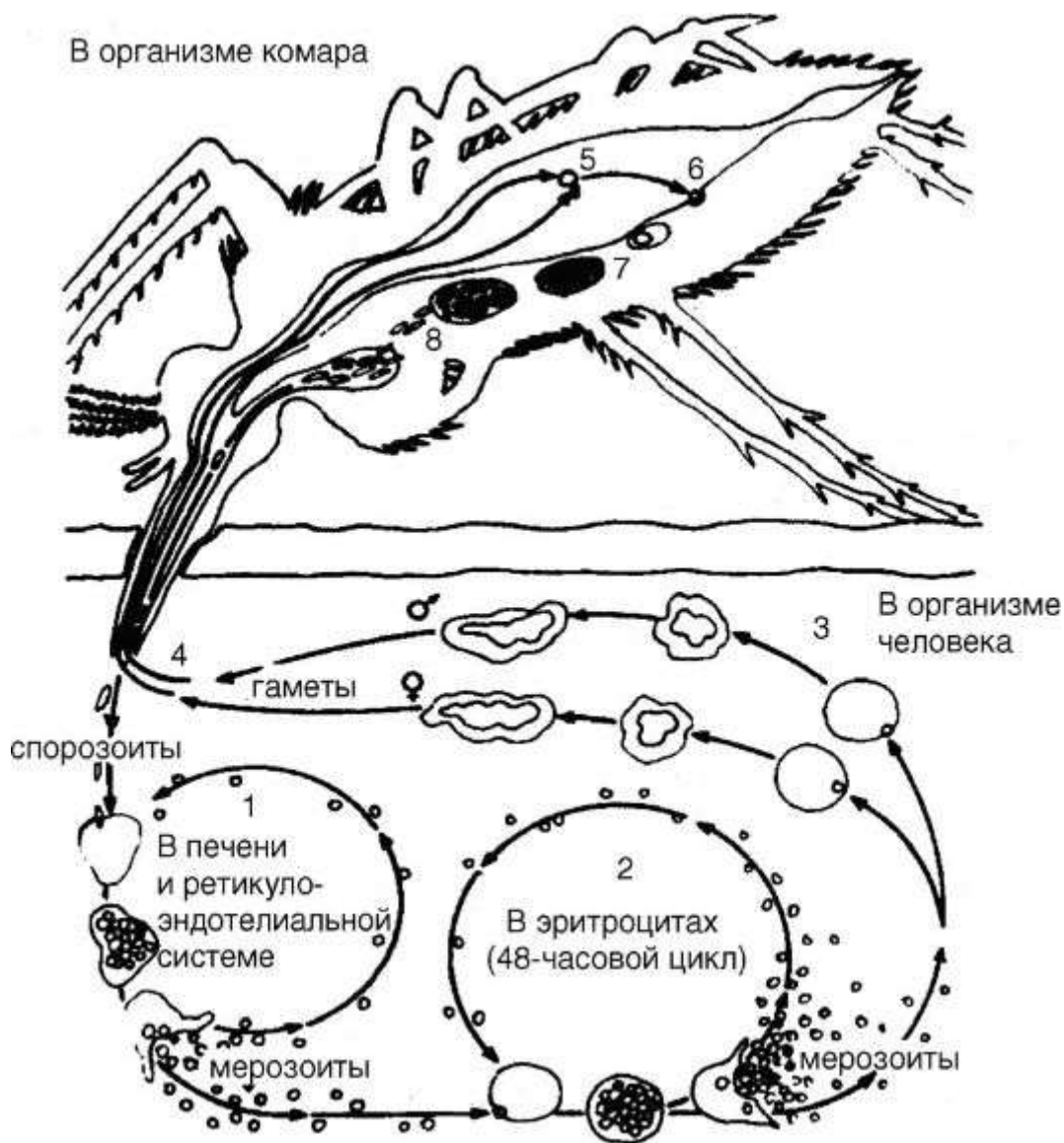


Рис. 89. Жизненный цикл *P. vivax*: 1 - проникновение спорозоитов в клетки печени и ретикулоэндотелиальной системы и развитие в тканевые шизонты; 2 - проникновение

мерозоитов в эритроциты (48-часовой цикл) и развитие в шизонты; деление шизонтов и образование мерозоитов; 3 - развитие гамет; 4 - поступление гамет в организм комара; 5 - слияние гамет в желудке комара; 6 - проникновение зигот под эпителий желудка комара; 7 - формирование ооцист; 8 - образование спорозоитов в ооцистах

Проэритроцитарная фаза начинается тогда, когда во время питания на коже человека зараженный комар со слюной вводит в кровь полулунные формы плазмодиев, называемые спорозитами и являющиеся для человека инвазионной формой. С током крови спорозиты проникают в клетки печени и ретикулоэндотелиальной системы, где они растут и приобретают округлую форму, становясь тканевыми шизонтами. Здесь через некоторое время шизонты начинают размножаться путем шизогонии, заключающейся в многократном делении ядра и обособлении вокруг ядра участков цитоплазмы. Каждый шизонт дает начало 1000-5000 тканевым одноядерным мерозоитам. Время тканевого развития *P. vivax* составляет от 8 дней до нескольких месяцев, *P. falciparum* - 6 дней. После разрушения печеночных клеток часть мерозоитов вновь поступает в новые печеночные клетки, подвергаясь там повторной шизогонии. Однако другая часть мерозоитов попадает в кровяное русло, где внедряется в эритроциты. Установлено, что для внедрения плазмодиев в эритроциты требуется эритроцитарный АТФ. С этого времени начинается эндоэритроцитарная фаза. В конце концов эритроциты разрушаются и освобождающиеся мерозоиты инфицируют другие эритроциты. Параллельно разрушение может происходить и в печеночных клетках, что отвечает за рецидивы болезни, которая тянется годы, если не подвергается лечению.

В эритроцитах мерозоиты превращаются в шизонтов, для которых характерно округление и наличие в теле вакуоли, увеличивающейся и оттесняющей через 2-3 часа цитоплазму и ядро к периферии. Из-за этого шизонт приобретает форму кольца, вследствие чего его называют шизонтом в стадии кольца. Юный шизонт быстро растет, поглощая гемоглобин (глобиновую часть) эритроцитов, выпускает псевдоподии и начинает совершать амёбовидные движения внутри эритроцита. Эту форму называют амёбовидным шизонтом. Заполняя эритроцит, амёбовидный шизонт начинает размножаться путем шизогонии, давая начало мерозоитам. В случае *P. vivax* образуется 22 мерозоита, *P. malariae* - 6-12, *P. falciparum* - 12-18. После образования мерозоитов эритроциты разрушаются и мерозоиты поступают в плазму крови. Вместе с ними в плазму поступают и продукты их обмена, что сопровождается у человека лихорадкой. Свободные мерозоиты проникают затем в другие эритроциты, размножаются в них шизогонией, после чего эритроциты разрушаются и освобождается новое поколение мерозоитов.

Шизогония повторяется через регулярные промежутки времени. Например, шизогония *P. vivax*, *P. falciparum* и *P. ovale* в эритроцитах длится 48 часов, в результате чего болезнь называют трехдневной малярией. Благодаря 72-часовой шизогонии *P. malariae* болезнь получила название четырехдневной малярии.

Патогенное действие плазмодиев сопровождается периодическими приступами малярии в виде озноба и повышения температуры. Повторные шизогонии ведут к быстрому увеличению числа плазмодиев в организме человека. Однако некоторые мерозоиты после повторной шизогонии, внедрившись в эритроцит, не превращаются в шизонты. Напротив, в эритроцитах они превращаются в незрелые половые формы - гамонты - в мужские микрогаметоциты и женские макрогаметоциты. По сравнению с шизонтами гаметоциты имеют большие размеры, более округлую форму и интенсивнее окрашенные ядра. На этом развитие плазмодиев в организме человека заканчивается.

Чтобы развиваться дальше, макро- и микрогаметоциты должны попасть в организм комара, для которого они являются инвазионной формой. В организм комара они попадают, когда последние питаются на коже человека, больного малярией. Попадая вместе

с кровью человека в желудок комара, гаметоциты развиваются в зрелые макро- и микрогаметы, вслед за чем следует их слияние (оплодотворение), дающее начало зиготам, называемым оокинетами. Развитие гаметоцитов в организме комаров происходит при температуре 14,5 °С и выше. Образовавшиеся оокинететы переходят в наружную стенку желудка (под эпителий) комара, где увеличиваются, покрываются оболочкой и становятся ооцистами. В результате деления ядра и цитоплазмы (спорогонии) ооцист формируются спорозоиты, которые после разрушения оболочки ооцист освобождаются. Каждая ооциста способна дать до 1000 спорозоитов. Образовавшиеся споро-зоиты проникают во все органы комара, скапливаясь в наибольшем количестве в их слюнных железах. Когда комары нападают на человека, то во время питания на коже в кровь человека с их слюной поступают спорозоиты и процесс начинается сначала.

Малярия представляет собой типичный антропоноз. Источником инвазии служит человек, зараженный плазмодиями.

Лабораторная диагностика заключается в микроскопическом обнаружении плазмодиев в мазках или каплях крови, полученной от больных во время приступа болезни. Профилактика является личной (защита от укусов комаров) и общественной, основанной на выявлении и лечении больных и паразитоносителей, а также на уничтожении комаров.

Класс Инфузории (*Infusoria*)

Инфузории представляют собой строго ограниченную гомогенную группу организмов, важнейшими признаками которых является наличие ресничек и ядерного диморфизма. В этом классе насчитывают свыше 6000 видов.

Реснички являются локомоторными органеллами, структура которых гомологична структуре жгутиковых. Однако они более коротки, встречаются в большем количестве и расположены в продольных или трансверсивных рядах на поверхности тела.

Уникальность ядерного аппарата определяется тем, что он дифференцирован на высокополиплоидный макронуклеус (без различимой хромосомной организации), необходимый для непрерывной метаболической активности, и на типичный диплоидный микронуклеус, эквивалентный ядру большинства других организмов и обеспечивающий источник гаметных ядер в течение половой репродукции. Организмы отдельных видов могут быть одним или несколькими ядрами каждого типа.

Различают свободноживущих и паразитирующих инфузорий. Наиболее известной свободноживущей формой является парамеция, или туфелька (*Paramecium caudatum*). Форма тела этого организма вытянута, но постоянна, так как снаружи окружена плотной пелликулой, а внутри в экто- и эндоплазме имеются к тому же и выполняющие роль опорного скелета нити. Реснички, покрывающие тело, имеют свои базальные гранулы. Для парамеции характерна цитологическая специализация (наличие предротового углубления - перистома клеточного рта, глотки, ануса и трихоциста). Они способны к размножению не только бесполом путем (деление), но и половым (конъюгация)

На основе морфологии ресничек класс подразделяют на отряды *Holotricha* и *Spirotricha*. Медицинское значение имеет отряд *Holotricha*.

Отряд *Holotricha*. Балантидий (*Balantidium coli*) - возбудитель балантидиоза (рис. 90). Болезнь распространена повсеместно, но особенно в странах с жарким климатом.

Балантидий имеет овальную форму и является наиболее крупным простейшим животным. Его размеры составляют 30-200x20-70 мкм. Снаружи покрыт ресничками. В его цитоплазме расположены два ядра (макронуклеус и микронуклеус) и две пульсирующие вакуоли.

Локализуется в просвете толстого отдела кишечника, но иногда внедряется в кишечную стенку. Болезнь характеризуется главным образом язвенными поражениями кишечника.

Основным источником возбудителя болезни являются свиньи, в кишечнике которых образуется много цист этого паразита. Попадая во внешнюю среду, цисты загрязняют окружающие предметы. Заражение человека происходит цистами в результате употребления зараженной пищи и воды, а также через загрязненные предметы.

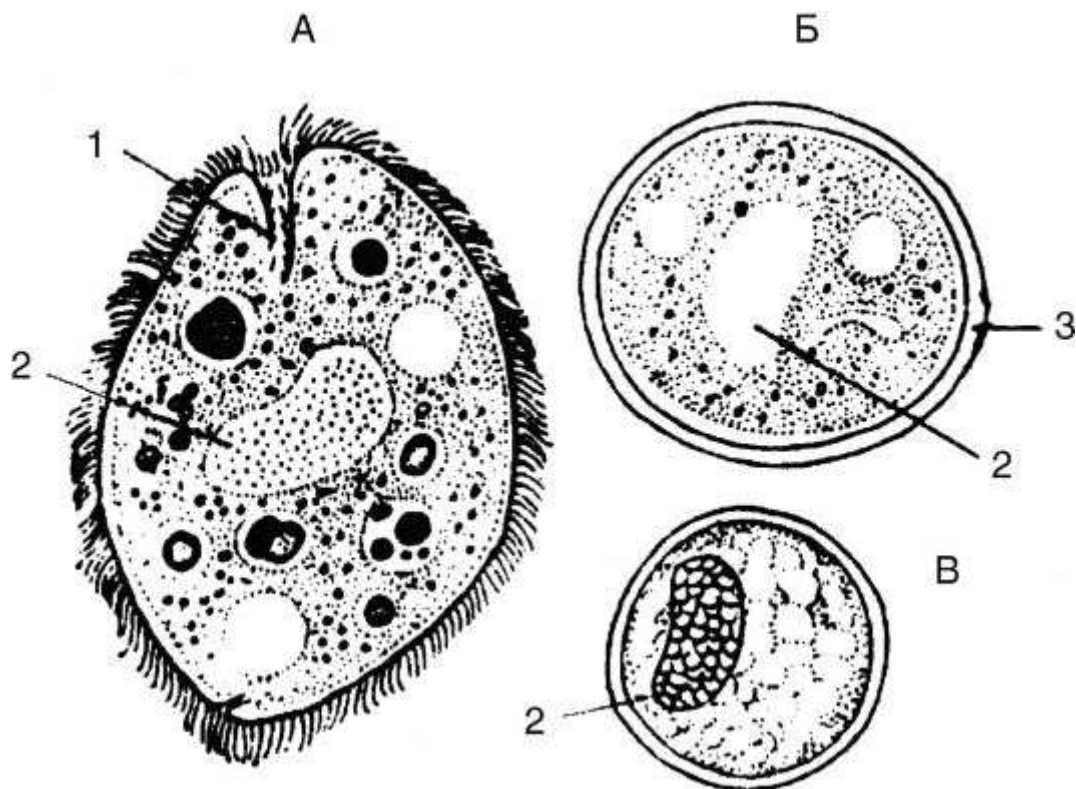


Рис. 90. *Balantidium coli*: А - вегетативная форма; Б - неокрашенная циста; Б' - окрашенная циста; 1 - ротовое отверстие; 2 - ядро (микронуклеус); 3 - оболочка цисты

Лабораторный диагноз производят микроскопией фекалий, в которых обнаруживают паразита. Профилактика является личной (соблюдение правил гигиены) и общественной (выявление носителей, повышение санитарного уровня на фермах, бойнях и мясных комбинатах, а также санитарно-просветительская работа).

Происхождение и филогенетические связи простейших

Несомненно, простейшие являются древнейшими обитателями Земли. Предполагая родство между саркодовыми и жгутиковыми, многие протистологи считают, что архетипами современных простейших являются саркодовые, в частности лучевики, солнечники и фораминиферы, а также жгутиковые. Одновременно существует предположение о том, что все простейшие произошли от древнейших жгутиковых форм, которые дали начало также водорослям и многоклеточным организмам. У простейших имели место ароморфозы - возникновение ядра. Наряду с этим были и идиоадаптации - приспособление к жизни в новых условиях.

Происхождение споровиков не совсем ясно. Предполагают, что одни из них произошли от саркодовых, другие - от жгутиковых. Гемоспоридии и, в частности, плазмодии являются более «молодыми» видами в этом классе и, вероятно, произошли от кокцидий. Поскольку большинство кокцидий живет в тканях, выстилающих пищеварительный тракт различных позвоночных, то считают, что некоторые из кокцидий

могли когда-то попасть в кровяное русло и затем перейти от позвоночных к кровососущим насекомым, например комарам. Когда адаптивные формы кокцидий прочно приспособились к жизни в организме комаров, то это завершилось установлением цикла комар-позвоночные. В соответствии с альтернативной гипотезой полагают, что первичными хозяевами были комары или их предковые формы. Поскольку плазмодии в основном встречаются в Африке и Азии, то, возможно, их родиной была Африка или единый афро-азиатский континент до его расхождения.

Что касается инфузорий, то вопреки их сходству по ряду свойств со жгутиковыми еще неясно, насколько они связаны с простейшими. Считают, что они наиболее близки к животным более организованных типов, поскольку характеризуются рядом «животных» черт (билатеральная симметрия, подвижность и др.).

Давно обсуждается вопрос о роли простейших в эволюции многоклеточности. Предполагают, что колониальные жгутиковые филогенетически связаны с предковыми формами примитивных многоклеточных животных. Считая, что колониальные формы воротничковых жгутиковых дали начало губкам (двухслойным многоклеточным животным), многие зоологи придают большое значение простейшим в эволюции всего органического мира. Распространению паразитов способствовали их сложные циклы.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Как много видов входит в состав простейших и какова их роль в природе?
2. Дайте определение свободноживущих и паразитических простейших.
3. Что вы понимаете под циклами развития паразитических простейших?
4. Сформулируйте понятие о переносчиках паразитарных заболеваний.
5. Что вы понимаете под трансмиссивным путем передачи болезни? Приведите соответствующие примеры.
6. Что вы понимаете под резервуаром возбудителя болезни? Проиллюстрируйте ваше определение двумя-тремя примерами.
7. Сформулируйте определение природной очаговости болезней.
8. Назовите основные свойства саркодовых. Что вы знаете о медицинском значении этих организмов?
9. Каков эволюционный возраст саркодовых?
10. Назовите основные свойства жгутиковых. Перечислите паразитических жгутиковых. Какова роль жгутиковых в эволюции полового процесса?
11. Как вы понимаете классификацию споровиков? Какие споровики имеют медицинское значение?
12. В чем заключается цикл развития токсоплазм?
13. Назовите малярийных плазмодиев. Чем характеризуются их жизненные циклы?
14. Что характерно для части цикла малярийных плазмодиев, проходящей в организме человека?
15. Какая разница между трехдневной и четырехдневной малярией в связи с циклами развития малярийных плазмодиев?
16. Что вы знаете о части цикла развития малярийных плазмодиев в организме комара?
17. Назовите основные свойства инфузорий. Перечислите «животные» свойства инфузорий. В чем заключается медицинское значение инфузорий?

18. Каков эволюционный возраст простейших?

19. Можете ли вы определить филогенетические связи между простейшими, принадлежащими к разным классам?

20. Какова роль простейших в эволюции многоклеточности?

21. Какова роль простейших в эволюции органического мира?

22. Каково происхождение паразитизма?

ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (*PLATHELMINTHES*)

Плоские черви являются наиболее примитивно устроенными животными, характеризующимися вытянутой билатерально симметричной формой и обитающими в воде, почве и организме растений и животных, ведя в основном паразитический образ жизни. Они составляют один из наиболее крупных типов животного царства (около 12 000 видов). Размеры от 0,5 см до 30 м.

Характерной особенностью этих животных является разнообразие в строении и экологических особенностях. Животным этого типа, помимо билатеральной симметрии и дорсовентральной сплюсценно-

сти, свойственны трехслойность в эмбриональном развитии, наличие кожно-мышечного мешка, развитых мышечной, пищеварительной, выделительной, нервной и половой систем. Особенностью является и тот факт, что между кожно-мышечным мешком и внутренними органами располагается паренхима, происходящая из мезенхимы. Плоские черви являются первичноротыми животными. Им присущи также общие особенности негативного характера (отсутствие метамерии, скелетной, сосудистой и дыхательной систем).

Среди гельминтов, принадлежащих к этому типу, широко распространен паразитизм, так как большинство видов, входящих в состав этого типа, являются паразитическими. В пределах типа прослеживаются систематические единицы, представители которых иллюстрируют все стадии постепенного перехода от свободноживущих до полного паразитизма. В результате этого органы, которые функционируют наиболее активно у свободноживущих, подвергаются прогрессивной редукции вплоть до полного исчезновения у паразитов. Например, инактивация и атрофия сенсорных и локомоторных органов у паразитических форм сопровождаются дегенеративными изменениями в их нервной системе. С развитием способности к адсорбции пищи поверхностью тела подвергается регрессии алиментарный тракт. В связи с этим у ленточных гельминтов нет даже следов пищеварительной системы. Нервная система представлена ганглиями.

Общий уровень метаболизма у паразитических видов существенно не изменен, и продукция азотистых остатков обеспечивается эффективной экскреторной системой. Однако, находясь в кишечнике животных (человека) и других местах, где количество кислорода ограничено, многие плоские черви развили анаэробный тип дыхания, при котором кислород получается путем восстановления углеводов.

У паразитических форм неподвижный образ жизни и обилие пищи нашли отражение в их гигантской репродуктивной способности, которая компенсирует потери при переходе паразитов от одного хозяина к другому. Личиночные стадии являются мелкими организмами, неспособными к восприятию пищи и с ограниченной локомоторной способностью и долговечностью. У некоторых видов лишь один экземпляр на 1 млн удачлив в переживании. Поэтому переживание паразитических видов обеспечивается, возможно, лишь гигантской частотой их репродукции.

Тип классифицируют на три класса: Ресничные, или Турбеллярии (*Turbellaria*), Сосальщикообразные, или Ленточные (*Cestoidea*), и Трематоды (*Trematodes*), и

Класс Турбеллярии (*Turbellaria*)

Ресничные черви являются наиболее примитивными многоклеточными животными, представляя собой мельчайших свобод-ноживущих водных животных. Многие из этих червей живут в условиях комменсализма или в паразитических ассоциациях. В пределах этого класса насчитывают свыше 3000 видов, обитающих в пресных и соленоватых водах. Длина большинства турбеллярии составляет меньше 5 мм. Некоторые земные турбеллярии достигают 50 см в длину. Форма турбеллярии довольно однообразна - от овальной до вытянутой. Большинство их бесцветно, но иногда встречаются и пигментированные формы.

Примером турбеллярии являются планарии. Тело планарий заключено в кожно-мышечный мешок, в котором имеются одноклеточные слизистые железы (появляющиеся впервые в животном мире). Верхний слой этого мешка представлен эпидермисом (кожей). Внутри мешка содержится губчатая ткань, называемая паренхимой и представляющая собой клетки, между которыми имеется тканевая жидкость. Планарии не имеют ни кровеносной, ни дыхательной систем. Однако они обладают пищеварительной, нервной и выделительной системами.

Пищеварительная система разделена на отделы - рот, эпидермальную глотку и слепой кишечный отдел. Непереваренные остатки пищи выбрасываются через рот. У некоторых планарий кишечник отсутствует, пищеварительную функцию осуществляют фагоцитарные клетки. Следовательно, у организмов этого класса наряду с внеклеточным пищеварением существует и внутриклеточное.

Выделительная система представлена протонефридиями, которые начинаются с «мерцательных» клеток в паренхиме, формирующих каналы, впадающие в более крупные каналы. Последние прикрепляются к отверстиям, открывающимся наружу.

Нервная система состоит из продольных волокон, располагающихся в эпидермисе и объединяемых комиссурами, и мозгового нервного кольца, что делает ее более сложной по сравнению с нервной системой кишечнорастных.

Планарии имеют развитую половую систему, являются гермафродитами. Их яйца очень богаты питательными веществами. Некоторые

турбеллярии размножаются бесполым путем (делением или фрагментацией).

Турбеллярии не имеют хозяйственного значения. Обладая гигантской способностью к регенерации, раньше они имели медико-биологический интерес. Их иногда использовали в качестве объектов в исследованиях по регенерации тканей и органов, а также дифференциации клеток.

Класс Сосальщикообразные (*Trematodes*)

Этот класс в видовом отношении довольно многочислен, так как в его составе насчитывают около 6000 видов.

Трематоды - биогельминты. Для них характерны сложные жизненные циклы с половыми и бесполовыми генерациями, а также наличие промежуточных хозяев. Все трематоды являются паразитами. Их классифицируют на три подкласса: аспидогастриды (*Aspidogastriidea*), буцефалиды (*Bucephalidea*) и прозостомиды (*Pro-sostomidea*).

Трематоды подкласса *Vucephalidea* почти полностью являются эктопаразитами водных позвоночных, в основном (95%) рыб. Отдельные виды многогенетических трематод обнаружены у амфибий и рептилий.

Морфологически эти трематоды сходны с турбелляриями. Их длина порядка 5 мм - 25 см. Задняя часть является органом прикрепления, передняя имеет рот и глотку. Кишечник разветвлен. Выделительная система является двойной с передними дорсолатеральными отверстиями. Имеется один яичник, но семенников два и более.

Жизненный цикл этих трематод является простым (без смены хозяев), но развитие непрямым. Личинки, которые вылупляются из яиц, имеют реснички. После короткого периода самостоятельного плавания они прикрепляются к хозяину и развиваются на нем до взрослого состояния.

Подкласс *Aspidogastridea* представлен паразитами моллюсков, рыб и черепах. Для них характерно прямое развитие со сменой хозяев.

Подкласс *Prosostomidea* представлен эндопаразитами. Около 40 видов являются паразитами человека, причем 10 из них имеют очень большое медицинское значение. Развитие идет со сменой хозяев. Бесполое поколение продуцируется полиэмбрионией в моллюсках, в то время как половые формы генерируются в организме позвоночных. Трематоды этого подкласса паразитируют в морских, пресноводных и наземных животных-хозяевах, локализуясь в пищеварительной железе и гонадах моллюсков, в кишечнике, печени, легких, поджелудочной железе, почках и сосудистом русле позвоночных.

Эти трематоды имеют ротовую и брюшную присоски, которые состоят из кольцевых мышечных валиков и служат для прикрепления к тканям. Тело с поверхности имеет цитоплазматический тегумент, состоящий из слившихся между собой клеток (синцития). Наружная часть тегумента содержит митохондрии, внутренняя - ядра. Полость тела отсутствует.

Пищеварительная система представлена глоткой, пищеводом и двумя слепыми кишечными стволами. Анального отверстия нет.

Органы дыхания и кровообращения отсутствуют.

Морфологически эти трематоды. Выделительная система представлена разбросанными по телу мерцательными клетками с капиллярами, которые формируют пару боковых каналов, открывающихся в экскреторный пузырь с выделительным отверстием.

Все трематоды, кроме шистосом теплокровных, являются гермафродитами. Семенники спарены. Кроме них, половая система представлена двумя семяпроводами и семяизвергательным каналом, который открывается в орган копуляции (циррус). Женская половая система имеет яичники, желточники и семяприемник, открывающийся в оотип, где происходит оплодотворение яиц. Оплодотворенные яйца из оотипа поступают в матку, после чего выбрасываются наружу через половое отверстие. Кровяные сосальщики холонокровных позвоночных также являются гермафродитами, обитают в артериях. Кровяные сосальщики птиц и млекопитающих раздельнополые и обитают в венах.

Жизненные циклы (развитие) трематод сложны и проходят со сменой хозяев (рис. 91). В яйце развивается личинка (мирацидий), причем яйца могут развиваться непосредственно в воде или после попадания их в организм промежуточного хозяина (моллюска), где мирацидии выходят из яиц. В организме моллюска происходит партеногенетическое размножение личинок, результатом которого служит образование огромного количества церкарий. Последние, попав в организм окончательного хозяина, развиваются в половозрелые формы. Смена партеногенетических поколений

обеспечивает очень высокую плодовитость трематод. Трематоды некоторых видов имеют четырех хозяев.

Церкарии кровяных сосальщиков рыб, рептилий, птиц и млекопитающих проникают через кожу их хозяев и достигают сосудистой системы, где развиваются в зрелые формы.



Рис. 91. Жизненные циклы трематод: I-развитие без промежуточного хозяина; II, III, IV- развитие, соответственно, с двумя, тремя и четырьмя обязательными промежуточными хозяевами

Трематоды сходны с турбелляриями. Их длина порядка 5 мм - 25 см. Задняя часть является органом прикрепления, передняя имеет рот и глотку. Кишечник разветвлен. Выделительная система является двойной с передними дорсолатеральными отверстиями. Имеется один яичник, но семенников два и более.

Жизненный цикл этих трематод является простым (без смены хозяев), но развитие непрямым. Личинки, которые вылупляются из яиц, имеют реснички. После короткого периода самостоятельного плавания они прикрепляются к хозяину и развиваются на нем до взрослого состояния.

Подкласс *Aspidogastriidea* представлен паразитами моллюсков, рыб и черепах. Для них характерно прямое развитие со сменой хозяев.

Подкласс *Prosostomidea* представлен эндопаразитами. Около 40 видов являются паразитами человека, причем 10 из них имеют очень большое медицинское значение. Развитие идет со сменой хозяев. Бесполое поколение продуцируется полиэмбрионией в моллюсках, в то время как половые формы генерируются в организме позвоночных. Трематоды этого подкласса паразитируют в морских, пресноводных и наземных животных-хозяевах, локализуясь в пищеварительной железе и гонадах моллюсков, в кишечнике, печени, легких, поджелудочной железе, почках и сосудистом русле позвоночных.

Эти трематоды имеют ротовую и брюшную присоски, которые состоят из кольцевых мышечных валиков и служат для прикрепления к тканям. Тело с поверхности имеет цитоплазматический тегумент, состоящий из слившихся между собой клеток (синцития). Наружная часть тегумента содержит митохондрии, внутренняя - ядра. Полость тела отсутствует.

Пищеварительная система представлена глоткой, пищеводом и двумя слепыми кишечными стволами. Анального отверстия нет.

Органы дыхания и кровообращения отсутствуют.

Классификация этого подкласса трематод противоречива. В разных классификациях подклассы включают разные количества семейств. Медицинское значение имеет ряд сосальщиков.

Печеночный сосальщик (*Fasciola hepatica*), или печеночная двуустка, - возбудитель фасциолеза человека и крупного рогатого скота (рис. 92). В спорадических случаях регистрируется в большинстве стрглий, светочувствительный орган, органы выделения и клетки, развивающиеся партеногенетически.

Мирацидии являются инвазионной формой для промежуточного хозяина. Когда они внедряются в тело прудовика малого, то теряют реснички и проникают в печень, где в течение 30-60 дней проходят несколько личиночных стадий развития. Вначале мирацидий превращается в спороцисту, которая затем лопаается, и из нее выходят редии (материнские и дочерние формы), развивающиеся в результате пар-теногенетического деления. Редии имеют рот, глотку, пищеварительную трубку и отверстия. В результате последующего развития редий внутри них из зародышевых клеток партеногенетически образуется новое поколение личинок - церкарии. Последние, как и марита (взрослая форма), содержат присоски и многие органы (кишечник, нервную и выделительную системы), но имеют дополнительный орган - хвост. Церкарии выходят из моллюсков и вскоре инцисти-руются на траве или на поверхности воды, становясь адолескариями, которые являются инвазионной формой. Попав в кишечник окончательного хозяина, цисты (адолескарии) разрушаются, и из них выходят зародыши фасциол. Прорывая стенку кишок, зародыши фасциол проникают в брюшную полость, достигают печени и оказываются в желчных протоках, где становятся половозрелой формой. Время развития в окончательном хозяине составляет 2,5-4 месяца. Таким образом, цикл сводится к следующему: марита-яйцо-мирацидий- спороциста-редия-церкарии-адолескарий.

Заражение человека происходит через загрязненные овощи с огородов, поливаемых водой, в которой содержатся адолескарий.

Патогенное действие фасциол заключается в том, что они разрушают клетки печени, вызывая цирроз. Закупорка желчных ходов ведет к желтухе.

Лабораторный диагноз основан на обнаружении яиц фасциол в фекалиях (овогельминтоскопия). Яйца, размер которых около 135x80 мкм, имеют овальную форму, желтовато-коричневую окраску и крышечку на одном из полюсов.

Паразитирует в желчных протоках печени, желчном пузыре, редко в поджелудочной железе человека. Фасциолез распространен повсеместно. Природно-очаговая инвазия.

Размеры фасциол достигают 20-30 мм в длину и 8-12 мм в ширину. Особенностью фасциол является то, что у них матка располагается позади брюшной присоски, а за маткой следует яичник. В средней части тела располагаются семенники.

Для фасциол этого вида характерен сложный жизненный цикл, в котором постоянным (окончательным) хозяином являются овцы, крупный рогатый скот и человек, а промежуточным - прудоник малый (*Galba truncatula*).

Фасциолы продуцируют огромное количество овальных желто-коричневых с крышечкой яиц (около 2 млн за две недели), размеры которых составляют 135x80 мкм. Яйца с фекалиями животных (человека) выделяются во внешнюю среду. Попав в воду, яйца развиваются, в результате чего через 2-3 недели в них формируется личинка - мирацидий, который выходит из воды. Мирацидий покрыт ресничками, что позволяет ему плавать в воде, имеет нервный ган-

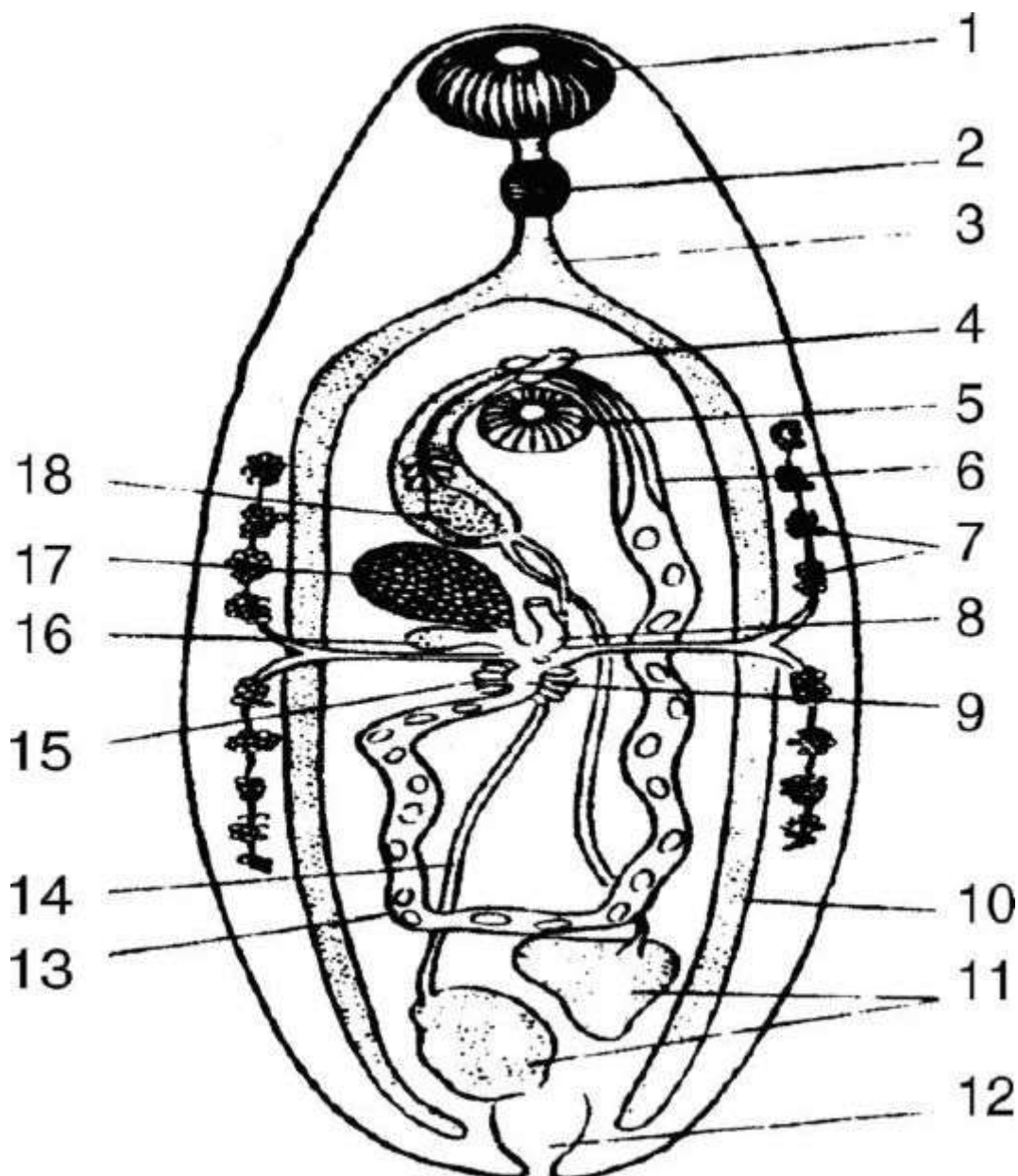


Рис. 92. Печеночный сосальщик и его жизненный цикл: 1 - ротовая присоска; 2 - глотка; 3 - пищевод; 4 - половое отверстие; 5 - брюшная присоска; 6 - концевой отдел матки; 7 - желточный; 8 - лауреров канал; 9 - оотип; 10 - ветви кишечника; 11 - семенники; 12 - экскреторный пузырь; 13 - матка с яйцами; 14 - семяпроводы; 15 - тельце Мелиса; 16 - семяприемник; 17 - яичник; 18 - сумка цирруса

Профилактика сводится к использованию кипяченой или фильтрованной воды, мытью или обвариванию овощей.

Кишечный сосальщик (*Fasciolopsis buski*) - возбудитель кишечного фасциоза человека и свиней. Паразит регистрируется в Центральной и Юго-Восточной Азии. Его длина составляет 2-7 см. Для паразита характерен сложный цикл, в котором постоянным хозяином является человек или свинья, а промежуточным - улитка. ЧДиагноз основан на обнаружении паразита и его яиц в фекалиях. Профилактика Размеры шистосом составляют от 10 до 20 мм в длину (рис. 94). Они раздельнополые. Самцы шире и короче самок. Половозрелые особи соединены попарно. Брюшная сторона самцов имеет желобок (гинекофорный канал), в котором находится самка. Паразиты локализуются в кровеносных сосудах (в крови).

Жизненный цикл шистосом связан со сменой хозяев. Окончательным хозяином *S. haematobium* и *S. mansoni* является человек, а *S. japonicum* - человек, домашние и дикие млекопитающие, грызуны (собаки, кошки, свиньи, козы и лошади). Промежуточным хозяином служат пресноводные моллюски. Яйца, попавшие вместе с фекалиями окончательного хозяина в воду, подвергаются развитию, в результате чего из них выходят мирацидии, инвазивные для моллюсков. Попав в организм моллюска, мирацидии развиваются в первое, а затем во второе поколение спороцист, которые превращаются в церкарии. Последние покидают моллюсков и выходят в воду, являясь инвазивными для окончательных хозяев. Церкарии попадают в организм человека, внедряясь через его кожу (при купании, работе на рисовых плантациях и т. д.).

S. haematobium вызывает урогенитальный шистосомоз (бильгар-циоз). Паразитирует в крупных брюшных венах и венах органов мочеполовой системы. Яйца паразита, благодаря имеющемуся на них шипу, проникают через стенку кровеносных сосудов в мочеточник или мочевой пузырь, откуда с мочой поступают в окружающую среду. Из яиц освобождаются мирацидии. Паразит локализуется в венах

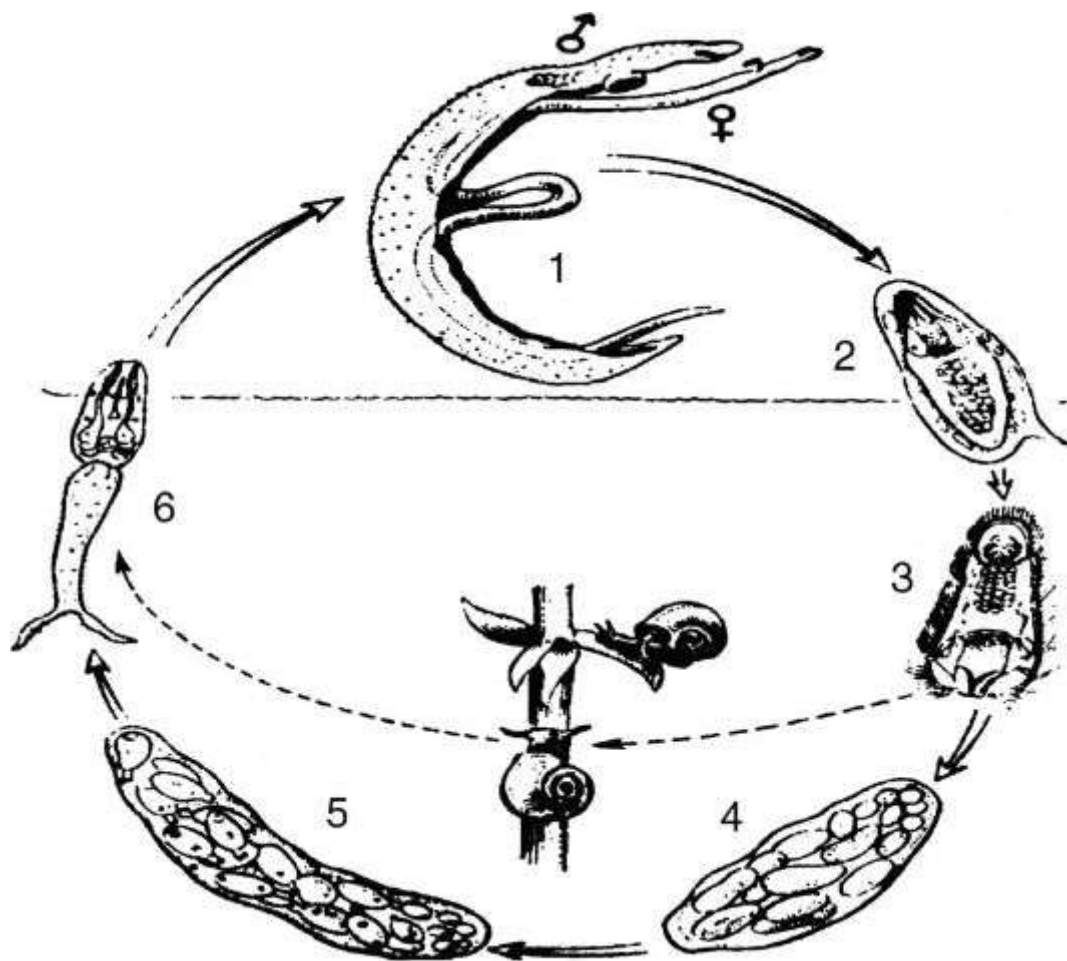


Рис. 94. Шистосомы: 1 - взрослая особь; 2 - яйца; 3 - мирацидии; 4 - материнская спороциста; 5 - дочерняя спороциста; 6 - церкарии. Выделительная система имеет протонефридиальный тип строения и состоит из мерцательных клеток. Когда личинка из организма промежуточного хозяина попадает в организм окончательного хозяина, а это происходит при поедании окончательным хозяином промежуточных, то в кишечнике окончательного хозяина головка личинки выворачивается и прикрепляется к стенке кишки. Вслед за этим начинается развитие от шейки проглоттид.

Класс цестод классифицируют на 9 отрядов, из которых медицинское значение имеют отряды цепней (*Cyclophyllidea*) и лентецов (*Pseudophyllidea*). У цепней различают

молодые и старые (более зрелые) проглоти́ды. У них нет свободноживущих стадий. Онкосферы развиваются лишь после заглатывания яиц подходящим хозяином. В организме позвоночных хозяев онкосферы развиваются в пузыреподобные цистицерки, беспозвоночных - в цистицеркоиды. Проглоттиды лентецов созревают симультанно, онкосферы вылупляются в воде. Попадая в организм ракообразных, они становятся проциркоидами, а попав от ракообразных в организм рыб превращаются в плероцеркоидов. Окончательное созревание происходит в организме окончательного хозяина (рыбоядного).

Отряд Цепни (*Cyclophyllidea*). Семейство *Taenidae*. Организмы этого семейства в половозрелой форме очень часто паразитируют в организме домашних и диких плотоядных животных, человека. Личиночные формы цепней паразитируют у крупного и мелкого рогатого скота, свиней, грызунов, человека. Медицинское значение имеет ряд видов цепней.

Цепень вооруженный (*Taenia solhim*) - возбудитель тениидоза или тениоза. Биогельминтоз, антропоноз. Болезнь распространена повсеместно, особенно в тропических странах.

Тело состоит из головки или сколекса, шейки и стробилы, состоящей из проглоти́д.

Длина паразитов доходит до 2-8 м, ширина - 12 мм (рис. 95), причем длина каждого членика превышает его ширину. Благодаря огромному количеству проглоти́д (до 1000) количество семенников составляет несколько сот. Циррус в каждом членике открывается в половую клоаку. Матка разветвленная, количество ветвей доходит до 7-12, яичник имеет третью дополнительную долю, что служит диагностическим признаком. Нервная система состоит из головного узла и продольных стволов.

Нервная система состоит из двух нервных ганглиев, заложенных в сколексе, и двух продольных стволов, тянущихся вдоль стробилы.

Половая система сходна с таковой у трематод. Цестоды являются гермафродитами. Строение и положение половой системы в теле цестоды является одним из диагностических признаков вида, родов и семейств этих гельминтов. Проглоттиды, прилегающие к шейке, свободны от половых органов, однако развитие половой системы усиливается по мере отступления члеников от шейки. В более отдаленных от шейки члениках отмечаются вначале мужские, а затем и женские половые органы. Уже в средней части стробилы имеются зрелые гермафродитные проглоти́ды, содержащие яичник, желточник, влагалище, оотип, недоразвитую матку и семенники с семязвергательным каналом. Конец канала служит в качестве цирруса. У цестод некоторых видов матка не имеет наружного выхода, что ведет к ее сильному разрастанию. При наличии этого выхода у других видов яйца с онкосферами выводятся наружу. У всех цестод оболочка яиц имеет крышечку.

Цестоды - биогельминты. Жизненные циклы протекают с участием разных хозяев. Промежуточными хозяевами являются ракообразные, насекомые, моллюски. Развитие начинается еще в матке, когда в яйцах развивается зародыш с шестью крючьями (онкосфера). Дальнейшее развитие происходит в промежуточном хозяине, где онкосферы превращаются в личинки (финны), которые в зависимости от формы получили разные названия, а именно: цистицерк (пузырь, заполненный жидкостью, в которой вложена головка паразита с присосками), ценур (пузырь, в который вложено несколько головок паразитов), цистицерко-ид (пузырь со вздутой передней частью с головкой и отростковидным придатком), эхинококк (пузырь, в котором содержатся дочерние и внучатые пузыри, в которых в свою очередь развиваются сколексы) и пле-роцеркоид (форма в виде червеобразного отростка).

S. mansoni вызывает кишечный шистосомоз (бильгарциоз), паразитируя в венах. *S. japonicum* вызывает японский шистосомоз. Паразит паразитирует в кровеносных сосудах кишечника. Яйца в окружающую среду поступают с фекалиями.

Размеры яиц *S. haematobium* составляют 55-65x110-170 мкм, *S. mansoni* - 69-70x115-175 мкм, *S. japonicum* - 55-65x70-100 мкм. В половозрелой стадии паразит локализуется в кишечнике. Личиночная стадия, которая для человека все же редка, обнаруживается в тканях глаз и в центральной нервной системе.

Жизненный цикл протекает со сменой хозяев, которых может быть 2, реже 3. Окончательным хозяином является человек, промежуточным - свиньи, иногда человек. Промежуточный хозяин заражается, заглатывая яйца паразита, которые оказываются в среде с фекалиями человека. Например, свиньи поедают нечистоты, в которых могут оказаться даже проглоттиды паразита. Следовательно, для промежуточного хозяина инвазионной формой являются яйца паразита. В желудке свиньи в результате развития яиц из последних выходят шестикрючные онкосферы, которые затем проникают в сосуды и с кровью достигают мышц, в которых уже через 2 месяца развиваются в финнозную форму (цистицерки).

Финны инвазионны для человека. Они содержат свернутые сколексы. Человек заражается, употребляя в пищу сырое или плохо обработанное термически мясо свиней, больных (финнозных) тениидозом, т. е. свинину, инвазированную личинками паразита. Промежуточным хозяином он становится, когда случайно заглатывает яйца или проглоттиды паразита, результатом которого является образование цистицерков в печени, легких. С испражнениями человека из его кишечника выходят членики паразита, содержа миллионы яиц, на его тело. Размер яиц 35x45 мкм. Цвет желто-коричневый. В теле человека этот паразит живет более 10 лет.

Болезнь проявляется желудочно-кишечными и нервными расстройствами (тошнота, боли в животе, быстрая утомляемость), анемией.

Лабораторная диагностика осуществляется путем обнаружения в фекалиях человека яиц и зрелых проглоттид, в которых матка имеет

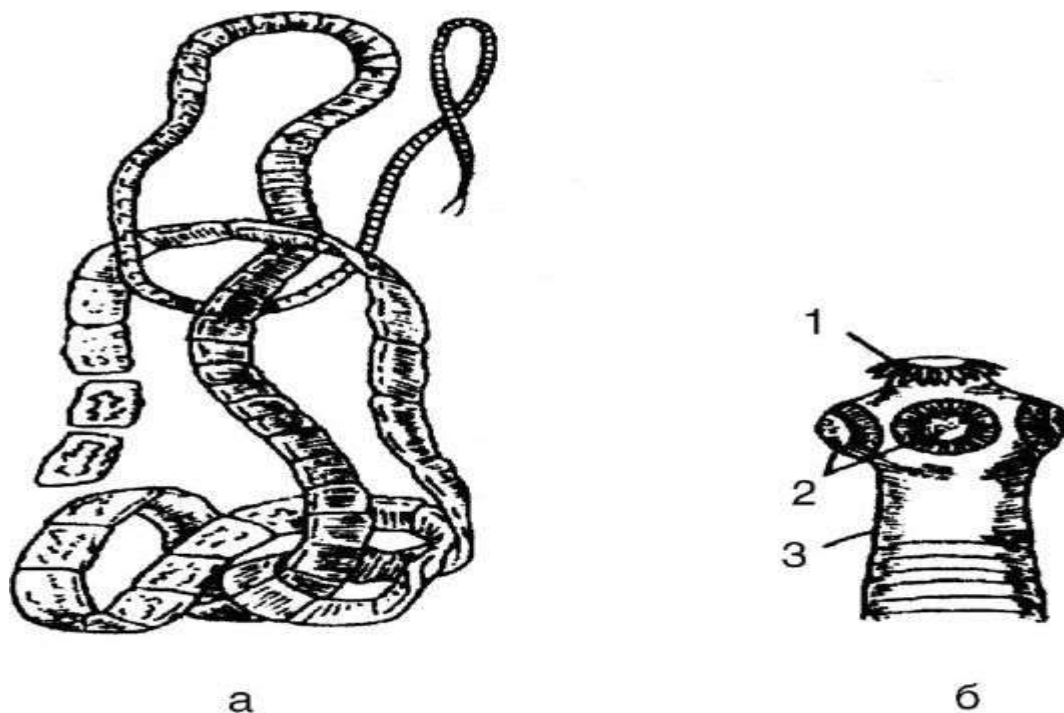


Рис. 95. Цепень свиной: а - стробила; б - сколеке: 1 - хоботок с крючьями, 2 - присоски, 3 - шейка

Лабораторная диагностика заключается в микроскопическом обнаружении яиц в фекалиях или в моче. Профилактика является личной и общественной. Личная состоит в предупреждении контактов с водой, зараженной церкариями, общественная - в поддержании санитарного уровня водоемов.

Класс Ленточные гельминты (*Cestoidea*)

Ленточные гельминты, или цестоды, являются эндопаразитами млекопитающих, включая человека. Насчитывают более 3000 видов цестод, которые в половозрелой форме паразитируют в кишечнике позвоночных животных и человека. Описаны еще в начале XIX в.

Паразиты достигают в длину нескольких метров (6-10 м). Тело их по форме лентовидное, сплющенное в дорзовентральном направлении, покрыто микроворсинками и состоит из головки (сколекса), пролиферативной зоны (шейки) и многих члеников (проглоттид), отпочковывающихся от шейки и составляющих стробилу. Сколекс снабжен (вооружен) ботриями, ботридиями, присосками и крючьями, используемыми для фиксации к стенкам кишечника. Каждая проглоттида физиологически автономна. Стенку тела составляет кожно-мускульный мешок. Полость тела заполнена паренхимой, содержащей органы выделительной, нервной и половой систем.

Пищеварительная система у цестод отсутствует. Питаются пищей, переваренной в кишечнике хозяина, всасывая ее всей поверхностью тела. Тегумент цестод содержит много разных ферментов. В сорбции питательных веществ действуют пиноцитоз, активный транспорт. Переваривание глюкозы происходит без кислорода.

Легочный сосальщик, или двуустка (*Paragonimus westermani*), - возбудитель парагонимоза. Болезнь распространена в России (Дальний Восток), в странах Азии, Африке, Северной и Южной Америке. Является природно-очаговой болезнью.

Паразит локализуется в легких. Форма паразита овальная, длина 4-16 мм, ширина 2,3-10 мм.

Жизненный цикл проходит со сменой хозяев. Дефинитивными хозяевами являются человек, плотоядные животные и свиньи, промежуточными - пресноводные моллюски, дополнительными - пресноводные раки и крабы.

Яйца выделяются во внешнюю среду с мокротой или фекалиями дефинитивного хозяина, после чего они поступают в организм моллюсков, а затем раков или крабов.

Человек заражается, употребляя в пищу зараженных раков или крабов с метацеркариями, которые попадают в тонкий кишечник. В организме паразиты проходят через стенку кишечника и диафрагму в легкие, где через 2-2,5 месяца становятся половозрелыми. Патогенное действие напоминает картину туберкулеза.

Лабораторный диагноз основан на обнаружении яиц в мокроте и фекалиях. Яйца овальные, размером порядка 0,5-50 мкм, золотисто-желтого цвета. Профилактика: личная заключается в предупреждении использования сырых пресноводных раков и крабов, общественная - в санитарно-просветительских мероприятиях.

Кровяные сосальщики, или шистосомы - обитатели крови птиц и млекопитающих. Медицинское значение имеют *Shistosoma haematobium*, *S. mansoni* и *S. japonicum* - возбудители шистосомозов человека, являющихся природно-очаговыми болезнями и встречающихся в тропических и субтропических странах Африки, Азии, Карибского бассейна, Южной Америки, Дальнем Востоке. В Египте шистосомоз был известен еще 5000 лет назад.

Человек за Зрелые церкарии выходят из спороцист и проникают в легкие моллюсков, где инцистируются и в форме цист выбрасываются в среду. Оказавшись на траве, они поедаются дополнительным хозяином (муравьями). В организме муравьев цисты через 1-2 месяца превращаются в метацеркарии, которые уже инвазионны для постоянных хозяев. Поступая в кишечник окончательного хозяина с муравьями, метацеркарии освобождаются от цист и по общему желчному протоку проходят в печень. Через 1,5-2,5 месяца метацеркарии в печени превращаются в половозрелые формы, которые живут более 6 лет.

Заражение людей происходит в результате случайного проглатывания муравьев при контакте с травой. Патогенное действие сходно с действием фасциол.

Лабораторная диагностика заключается в микроскопическом обнаружении яиц в фекалиях. Размеры яиц порядка 38-45x22-30 мкм. Они имеют округлую форму, окрашены в разные оттенки (от желтоватого до коричневатого) и снабжены крышечкой. Профилактика разработана недостаточно, но в любом случае необходима обработка мяса от зараженного скота.

Клонорхис, или китайский сосальщик (*Clonorchis sinensis*), - возбудитель клонорхоза. Болезнь распространена в дальневосточной части России, в Китае, Корее, Японии и других Юго-Восточных странах.

Размеры паразита составляют 10 мм в длину и 2-4 мм в ширину. Паразит локализуется в желчных протоках, желчном пузыре и протоках поджелудочной железы definitive хозяина. Размер яиц составляет 29x16 мкм.

Жизненный цикл проходит со сменой хозяев. Definitивными хозяевами являются человек и плотоядные (кошки, собаки, свиньи, куницы). Промежуточными хозяевами служат моллюски, дополнительными - рыбы и пресноводные раки.

Заражение людей происходит при употреблении в пищу сырой рыбы. Болезнь сопровождается лихорадкой, мышечными болями и другими неблагоприятными явлениями.

Биологический цикл сходен с печеночным сосальщиком (марита- яйцо-мирацидий-спороциста-редия-церкарии). Диагностика и профилактика, как и при фасциолезе.

Кошачий (сибирский) сосальщик, или двуустка кошачья (сибирская) (*Opistorchosis felineus*), - возбудитель описторхоза (рис. 93). Болезнь распространена в Западной Европе, в России встречается в Западной Сибири, Пермской области, в бассейне Западной Двины и в Казахстане.

Длина паразита составляет 4-13 мм. Характеризуется бледно-желтой окраской, имеет ротовую и брюшную полости. В задней части тела располагаются два семенника, в середине тела - разветвленная матка, около которой расположен округлый яичник.

Локализуется в печени, желчном пузыре и поджелудочной железе человека, кошек, собак и диких плотоядных животных.

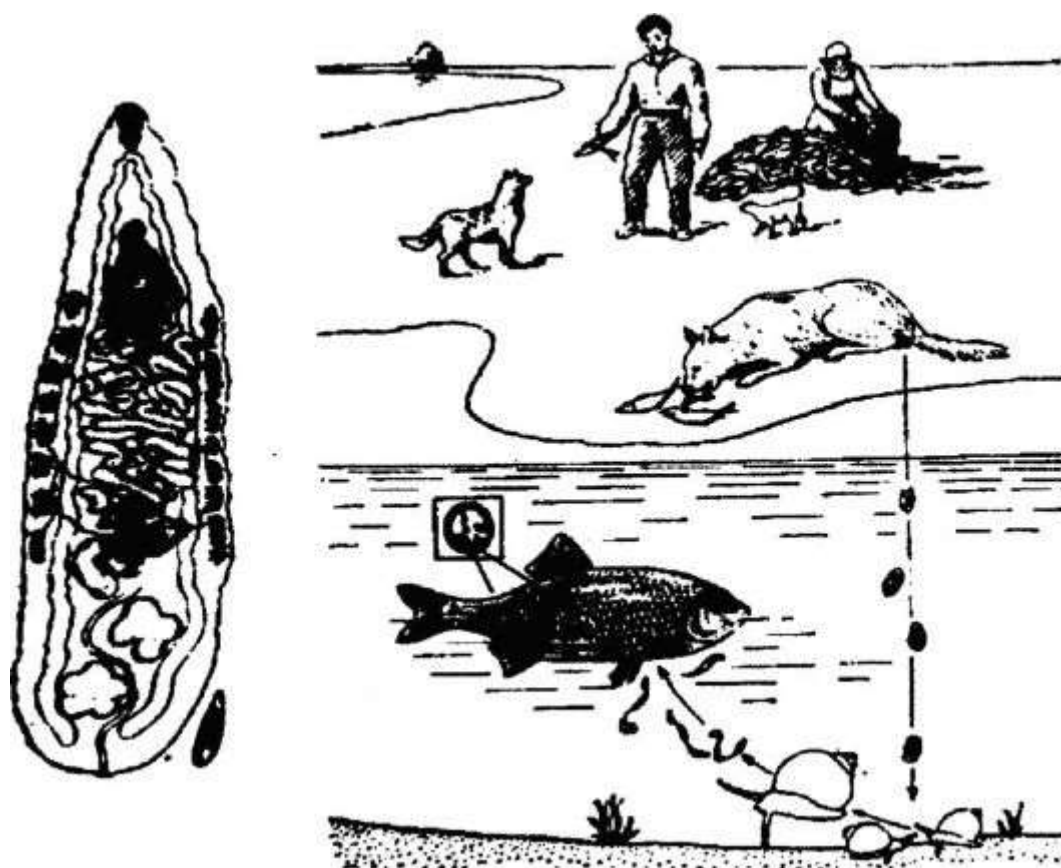


Рис. 93. Кошачий сосальщик и цикл его развития

Жизненный цикл сложен, развитие проходит с участием окончательных, промежуточных и дополнительных хозяев. Попадая в воду, яйца проглатываются улитками *Bithunia leachi* (промежуточный хозяин), в организме которых выходят мирацидии. Последние проникают в печень моллюска, где развиваются в спороцисты. В каждой спороцисте партеногенетически развиваются редии, которые в свою очередь развиваются в церкарии. Последние покидают моллюска и уходят в воду, где плавают, а затем внедряются в тело рыб (язь, елец, чебан, плотва и др.) или заглатываются ими (дополнительный хозяин). В организме рыб они проникают в подкожную клетчатку и в мышцы, где превращаются в метацеркариев, каждый из которых окружен двойной оболочкой (цистой), одна из которых образована паразитом, вторая - хозяином. Когда зараженная и недостаточно обезвреженная рыба поедается окончательными хозяевами (человек, кошка, собака и другие плотоядные животные), то в кишечнике метацеркарии освобождаются из цист и проникают в печень и поджелудочную железу, где развиваются в половозрелые формы.

Профилактика является личной и общественной. Личная связана с исключением из пищи сырой и полусырой свинины, общественная - с ветеБолезнь имеет те же симптомы, что и при тениидозе. развиваются дочерние пузыри с выводковымиЖизненный цикл проходит тонкого кишечника. Развившиеся молодые цепни прикрепляются к стенкам кишечника, где достигают половой зрелости.

Болезнь встречается чаще у детей дошкольного возраста и характеризуется головными болями, расстройствами деятельности кишечника, слабостью, быстрой утомляемостью.

Лабораторная диагностика заключается в овогельминтоскопии (обнаружении члеников и яиц в фекалиях). Профилактика является личной (соблюдение правил гигиены) и общественной (уборка детских учреждений, санитарно-просветительская работа среди родителей и сотрудников детских учреждений).

Отряд *Pseudophyllidea*. Семейство *Diphyllobothridae*. Цестоды этого семейства в половозрелой форме паразитируют у животных. Медицинское значение имеет один из этих цестод.

Лентец широкий (*Diphyllobothrium latum*) - возбудитель дифиллоботриоза. Распространен почти повсеместно. Чаще встречается в Прибалтике, на северо-западе и востоке России. Является природно-очаговой болезнью, причем очаги приурочены обычно к местностям с водоемами.

Паразит локализуется в тонком кишечнике человека и плотоядных. Длина половозрелых форм достигает 7-10 м и более.

Сколекс без крючков, но имеет две глубокие ботрии, с помощью которых присасывается к стенке кишечника. Членики короткие, содержат по три половых отверстия. Внутри члеников матка образует петли, формирующие розетку. Желточники располагаются в боковых частях. На брюшной стороне расположена половая клоака.

Жизненный цикл проходит со сменой хозяев (рис. 99). Окончательный хозяин - человек и плотоядные животные (собаки, кошки, лисицы, песцы и др.). Человек является главным распространителем дифиллоботриоза. Что касается промежуточного хозяина, то их два. Первый промежуточный хозяин - циклоп, второй - рыба.

Цикл начинается с того, что яйца паразита вместе с фекалиями пКруглые гельминты характеризуются трехслойностью, билатеральной симметрией, наличием первичной полости тела и кожно-мышечного мешка. Помимо круглой формы, для гельминтов этого типа типичным является наличие мышечной, пищеварительной, выделительной, нервной и половой систем. Для пищеварительной системы характерно наличие анального отверстия. Кровеносная и дыхательная системы отсутствуют. Организмы такого типа являются раздельнополыми.

Для свободноживущих нематод характерно очень большое разнообразие в половом размножении. Их можно культивировать в лабораторных условиях.

Тип Круглые черви классифицируют на несколько классов. Медицинское значение имеет класс Собственно круглые черви (*Nematoda*).

Класс Собственно круглые черви (*Nematoda*)

Наружная часть тела собственно круглых червей имеет кож-но-мышечный мешок, который состоит из кутикулы, гиподермы и мышц. Кутикула является образованием, верхний слой которого представлен исключительно тонкой липидной или липопротеидной мембраной, пронизанной субмикроскопическими порами. Гиподерма лежит под кутикулой и представляет собой неклеточный слой (масса протоплазмы с ядрами), или синцитий. За гиподермой следует мощный слой продольных мышц, которые разделены валиками гиподермы. Внутри кожно-мышечного мешка находятся органы пищеварительной и половой систем.

Пищеварительный тракт представляет собой довольно прямую трубку со ртом и пищеводом в передней части тела, средней и задней кишками, а также анусом в задней части тела. Рот обычно окружен губными и сенсорными структурами. Ротовая полость представляет собой отверстие, ведущее в глотку. В ротовом отверстии паразитов растений и некоторых паразитов животных имеется гиподермическая игла, служащая для прободения клеток хозяина и экстрагирования их содержимого. Средняя часть кишечника представлена трубкой толщиной в один слой клеток. Иногда клетки этой части кишечника многоядерны, в их цитоплазме обнаруживаются запасные белки, липиды и другие гранулярные включения. Нижняя часть кишечника (прямая кишка у женских особей и клоака у мужских) представляет собой сплюснутую короткую трубку, выходящую

вентрально в заднем конце. Передний и задний отделы кишечника имеют экто-дермальное происхождение, средний - энтодермальное.

Постоянного хозяина поступают в воду, где из них примерно через месяц выходят подвижные личинки, снабженные тремя парами крючьев и называемые корацидиями. Они являются инвазионными для первого промежуточного хозяина, поэтому дальнейшее развит.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Каковы характерные черты плоских червей?
2. Дайте определение биогельминтам и геогельминтам. Как часто встречается паразитизм среди плоских червей?
3. Назовите основные свойства турбеллярий.
4. Назовите основные свойства трематод и приведите классификацию этого класса.
5. В чем заключаются принципиальные черты жизненных циклов трематод?
6. Что вы понимаете под окончательным, промежуточным и дополнительным хозяевами?
7. Назовите основные свойства ленточных червей.
8. Какие свойства ленточных червей имеют диагностическое значение?
9. Каково, по вашему мнению, биологическое значение гермафродитизма трематод?
10. В чем заключаются жизненные циклы ленточных червей?
11. Какое значение имеет знание жизненных циклов паразитов для организации профилактики гельминтозов?
12. Какие гельминтозы, вызываемые плоскими червями, являются природно-очаговыми?
13. Что такое аутореинвазия, в случае каких плоских гельминтов она встречается и какое имеет значение в биологии этих гельминтов?
14. Насколько эффективна овогельминтоскопия в лабораторной диагностике гельминтозов человека, вызываемых плоскими гельминтами?
15. Как вы объясните происхождение трематод?
16. Как вы объясните происхождение цестод?
17. Как вы понимаете место плоских червей в эволюции органических форм?
18. Что можно сказать об эволюционном возрасте плоских червей?
19. Целесообразно ли уничтожение плоских червей в свете необходимости сохранения генофонда животных разных видов?

ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (*NEMATHELMINTHES*)

Круглые гельминты характеризуются удлинённым цилиндрическим телом, не имеющим сегментации, ресничек или жгутиков. Насчитывают более 10 000 видов этих организмов. Они адаптированы к жизни почти во всех условиях. Многие из них являются паразитами растений, животных и человека.

Такие корацидии продолжается, когда они проглатываются первым промежуточным хозяином - пресноводным рачком (циклопом или диаптомусом). В

организме (кишечнике) циклопа корацидии превращаются в онкосферы проникают в полость тела, где они развиваются в личинку (процер-коид), обладающую на заднем конце тела 6 крючьями.

Следующая часть жизненного цикла связана с развитием про-церкоидов в организме второго промежуточного хозяина, которым являются рыбы, куда они попадают вместе с поедаемыми циклопами. Будучи инвазионной формой для второго хозяина, процеркоиды внедряются в мускулатуру рыб (окунь, ерш, налим, щука, судак, лосось и др.), где превращаются в плероцеркоиды, являющиеся личинками следующего поколения.

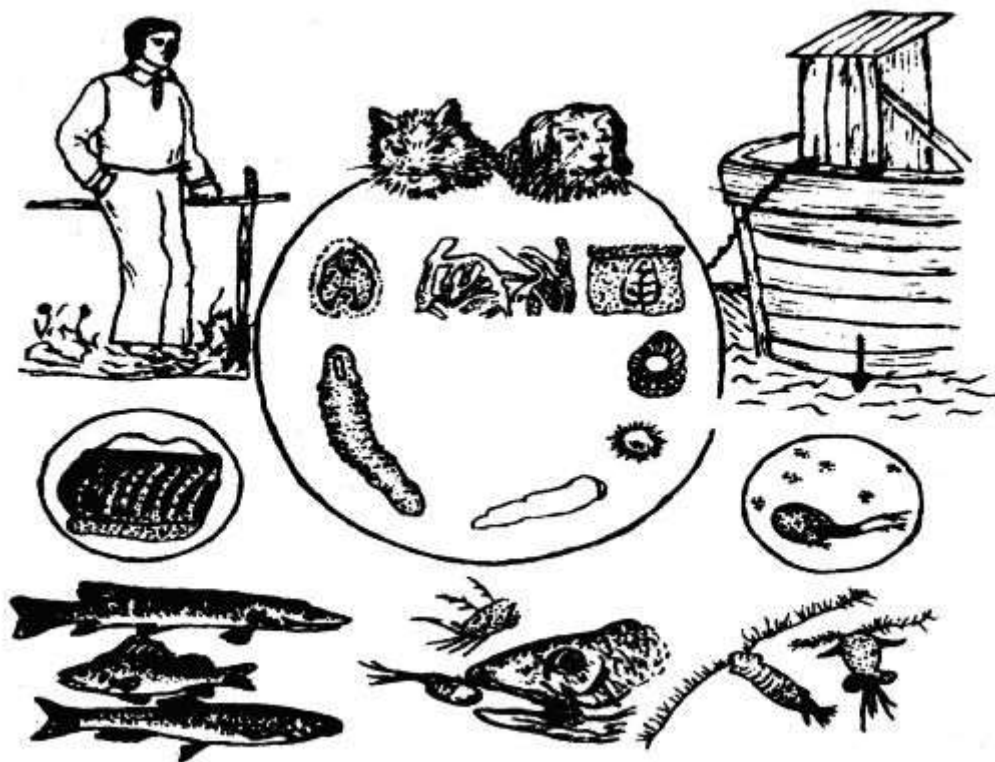


Рис. 99. Жизненный цикл лентеца широкого

Человек заражается в результате поедания им сырой и полусырой рыбы или икры. Попав в организм человека, инвазионные для него плероцеркоиды развиваются в половозрелые формы, которые прикрепляются к стенкам тонкого кишечника.

Болезнь проявляется в общей слабости и анемии больных.

Лабораторный диагноз устанавливают овогельминтоскопией, используя фекалии больных. Яйца имеют размер 70x45 мкм, овальную форму, желтовато-коричневый цвет, крышечку на одном из полюсов.

Профилактика является личной (исключение из пищи сырой и полусырой рыбы, свежесоленной икры) и общественной (санитарно-просветительская работа, а также выявление носителей инвазии).

Предполагают, что плоские черви произошли либо от древних кишечнополостных, либо от предков, общих с древними кишечнополостными. Что касается происхождения разных классов этих червей, то они возникли в результате дивергенции предковых форм и адаптации образовавшихся вариантов к разным экологическим нишам.

Предполагают, что ресничные черви произошли либо от кте-ноформ, либо от бескишечных предковых форм, перешедших к ползанию. Вероятно, сосальщики произошли от ресничных червей, перешедших к паразитическому образу жизни. Ленточные черви произошли тоже от ресничных. В процессе паразитизма у них развились

органы фиксации, подверглась интенсивному развитию половая система. По другой гипотезе ленточные черви произошли от древних трематод. Как видно, вопрос об эволюции плоских червей весьма противоречив.

Окончательными хозяевами паразита являются собаки, кошки, лисицы, волки, в организме которых паразит в ленточной форме паразитирует в кишечнике, промежуточными - мышевидные грызуны, иногда человек. У человека личиночная форма локализуется в печени, реже в легких, лимфатических узлах, головном мозге. Природная очаговость этого гельминтоза определяется циркуляцией паразита среди диких животных (ондатры, полевки, крысы, хомяки и др.).

Диагностика, как и в случае эхинококкоза, вызываемого *E. granulosus*. Профилактика сводится к соблюдению правил личной гигиены и санитарно-просветительской работе.

Семейство *Hymenolepididae*. Гельминты этого семейства паразитируют в основном в организме птиц и млекопитающих. Медицинское значение имеет, вероятно, лишь один вид цепней, принадлежащих к этому семейству.

Цепень карликовый (*Hymenolepis nana*) - возбудитель гимено-лепидоза. Болезнь распространена повсеместно.

Длина цепня карликового составляет 1-5 см. Сколекс имеет 4 присоски и хоботок с венчиком из крючьев. В стробиле обычно насчитывают 20 и более члеников. Паразит локализуется в тонком кишечнике. Размер яиц составляет 40-60х30-50 мкм.

Жизненный цикл проходит только в организме человека, который служит и окончательным, и промежуточным хозяином. Описаны в качестве промежуточных хозяев различные виды жуков и блохи. Яйца созревают в организме человека и поступают в среду с его фекалиями. После заглатывания человеком яиц (занесенных в рот грязными руками) они в кишечнике подвергаются воздействию пищеварительных соков, в результате чего из них выходят онкосферы, которые затем внедряются в ворсинки кишечника и развиваются в них в течение нескольких дней в цистицеркоиды. После распада пораженных ворсинок цистицеркоиды оказываются в просвете камерами, в которых находятся сколексы. В жидкости пузыря концентрируются продукты жизнедеятельности паразитов.



Рис. 98. Жизненный цикл эхинококка

Окончательные хозяева заражаются, поедая трупы павших животных или финнозные органы (субпродукты) эхинококковых домашних животных. Таким образом, для человека инвазионной формой являются яйца, для постоянных хозяев - финнозная стадия в виде эхинококковых пузырей. Человек является, по существу, слепой ветвью в развитии эхинококка, так как трупы людей подвергаются захоронению, недоступному для собак и других дефинитивных хозяев.

Эхинококкоз человека протекает часто в виде общей интоксикации организма, нарушений функции органов в зависимости от локализации пузырей.

Диагноз устанавливают на основе клинического и рентгенологического обследования, серологических и аллергических проб. Профилактика является личной (соблюдение правил гигиены, особенно при контакте с собаками и другими домашними животными) и общественной (ветеринарно-санитарный контроль за убоем мясного скота, обследование населения в неблагополучных по эхинококкозу районах, уничтожение бродячих собак и санитарно-просветительская работа).

Альвеококк (*Alveococcus multilocidaris*) - возбудитель многокамерного (альвеолярного) эхинококкоза. Болезнь распространена в Европе, Азии, Северной Америке, России (Сибирь) и является природно-очаговым гельминтозом. Биогельминт, зооноз.

Паразит в половозрелой форме имеет длину 1,2-3,0 мм и состоит из сколекса с 4 присосками и хоботком с 26-36 мелкими крючьями и 3-4 члеников. Личиночная форма представляет собой конгломерат мелких пузырей, покрытых снаружи общей соединительной оболочкой, на внутреннем (зародышевом) слое которой развивается множество сколексов.

Лабораторная диагностика осуществляется путем обнаружения проглоттид или яиц в фекалиях человека. Профилактика является личной и общественной, как и в случае тенидоза.

Эхинококк (*Echinococcus granulosus*) - возбудитель эхинококкоза. Болезнь распространена повсеместно, особенно в овцеводческих районах земного шара. Биогельминтоз, зооноз.

Ленточная (половозрелая) форма эхинококка имеет всего лишь 2-6 мм в длину и состоит из сколекса с 4 присосками и хоботком (с двумя венцами крючьев), а также 3-4 члеников. Из них предпоследний является гермафродитным, а последний - зрелым. В нем располагается матка, в которой находятся около 5000 яиц, содержащих онкосферы.



Рис. 97. Жизненный цикл цепня невооруженного

Эхинококк паразитирует в организме человека в личиночной стадии, локализуясь в печени, легких, головном мозге.

Жизненный цикл проходит со сменой хозяев (рис. 98). Дефинитивными хозяевами являются собаки, волки, шакалы, лисицы, промежуточными - человек, крупный и мелкий рогатый скот, лошади, верблюды, олени, свиньи, кролики и другие млекопитающие. Оказавшись с фекалиями постоянного хозяина во внешней среде, яйца или подвижные половозрелые членики эхинококка загрязняют пастбища (почву, траву), шерсть собак и травоядных животных. Сами источники инвазии (промежуточные хозяева) имеют второсортное значение. Человек и другие промежуточные хозяева заражаются, когда в их организм попадают яйца (через загрязненные руки после общения с собаками). Из яиц в пищеварительном тракте выходят онкосферы, которые проникают в сосуды, а затем с

током крови разносятся по тканям и органам (печень, легкие, мозг), где медленно развиваются в пузырьчатую (финнозную) форму. Пузырь (финна) состоит из двухслойной стенки и жидкости. На внутреннем слое стенки ринарно-санитарным надзором за мясом на бойнях и рынках, кулинарной обработкой мяса в местах общественного питания и медицинскими осмотрами лиц, работающих в животноводстве.

Цепень невооруженный, или обычный (*Taeniarhynchus saginatus*), - возбудитель тениаринхоза. Болезнь распространена повсеместно. Антропоноз.

Длина паразита составляет 4-7 м (рис. 96). Сколекс очень мал и имеет 4 присоски, крючья отсутствуют. Пищеварительной системы нет. Питание происходит путем всасывания пищи в кишечник поверхностью тела. В гермафродитных члениках, количество которых составляет 1000-1200, содержится до 1000 семенников. Яичник состоит из двух долек. Для матки характерны боковые ветки, количество которых доходит до 17-35 на каждой стороне членика. В каждом членике концентрируется огромное количество яиц (до 175 000), размер которых 35x45 мкм.

В половозрелой форме паразит локализуется в тонком кишечнике.

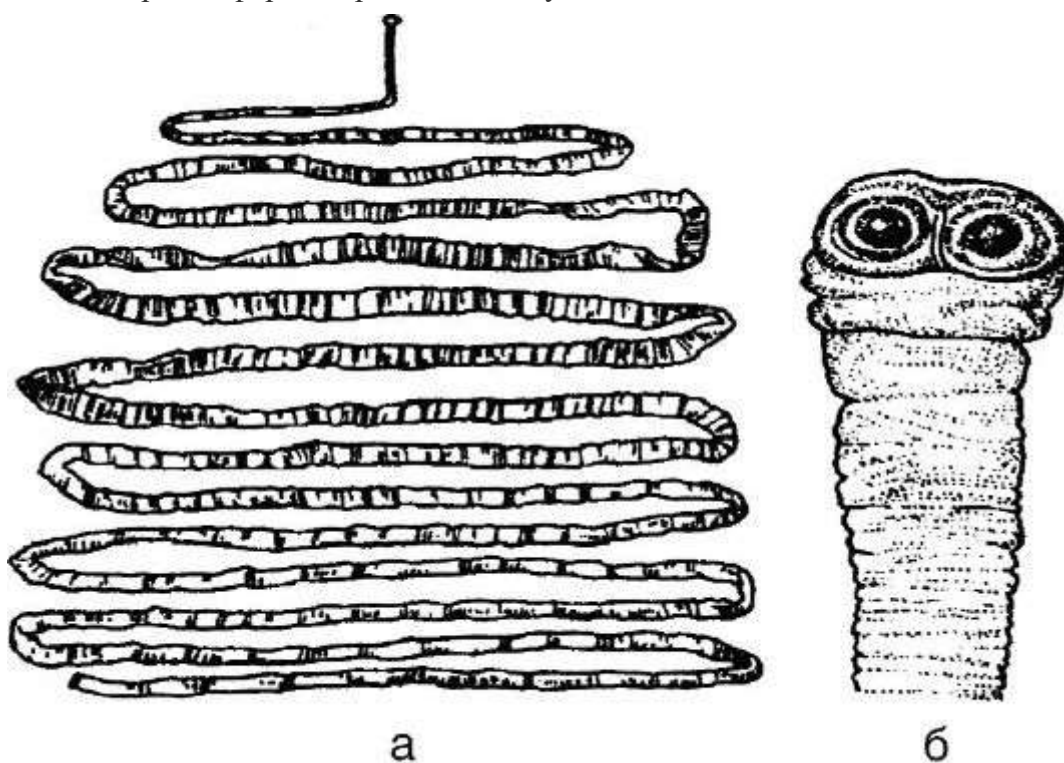


Рис. 96. Цепень невооруженный: а - стробила; б - сколекс

Жизненный цикл этого паразита проходит со сменой хозяев (рис. 97). Окончательным хозяином является человек, промежуточным - крупный рогатый скот. Половозрелые формы освобождают яйца (проглоттиды) с фекалиями, которые загрязняют воду и почву. Крупный рогатый скот заражается, поедая траву или употребляя воду, загрязненную яйцами (проглоттидами), которые являются инвазионной формой для промежуточного хозяина. В желудке животных из яиц освобождаются онкосферы (зародыши), которые проникают в мышечные ткани, инфицируют их и превращаются в них в финнозную стадию - цистицерки, инвазионные для человека. Заражение окончательного хозяина происходит при употреблении в пищу говядины, инвазированной личинками (финнами) паразита. Личиночная (финнозная) форма у человека не развивается. Этот цепень живет до 10 лет.

Дыхание осуществляется через кутикулу и кишечник.

Экскреторная функция и регуляция осмотического давления выполняются шейной экскреторной железой, которая состоит из двух и более гигантских клеток и протока, открывающегося наружу в область пищевода.

Нервная система имеет эктодермальное происхождение и состоит из передней окологлоточной комиссуры (окологлоточного нервного кольца), от которого отходят продольные нервные стволы (спинной, брюшной и два боковых). Органы чувств представлены боковыми обонятельными ямками (амфидами), осязательными сосочками или щетинками. Нематод Характер болезни определяется токсичностью продуктов жизнедеятельности аскарид. Для Размеры женских особей составляют 10-18 мм в длину, мужских - порядка 8-10 мм. Тело паразита окрашено в красноватый цвет, передний конец паразита искривлен на дорсальную поверхность. В головной части имеется ротовая капсула с 4 зубцами, с помощью которых паразит прикрепляется к слизистой кишечника, питаясь кровью.

Паразит локализуется в двенадцатиперстной кишке.

Жизненный цикл проходит только в организме человека. Попав с фекалиями больного во внешнюю среду, оплодотворенные яйца при наличии кислорода, достаточной влажности и температуре 30-32 °С очень быстро развиваются, в результате чего из них уже через сутки выходят личинки. Эти личинки еще не инвазионны (рабдитные). Для них характерно то, что они имеют длинный пищевод и шаровидный бульбус, который снабжен жевательными пластинками. Питаются фекалиями. После второй линьки личинки становятся инвазионными или, как их называют, филяриевидными. В этой форме они могут внедряться в организм человека через кожу, особенно если работа связана с землей (шахтеры, рабочие чайных плантаций и др.), либо с загрязненной пищей или водой. С током крови личинки проникают в сердце, а затем в легкие и через дыхательные пути в глотку, где заглатываются и попадают в желудок, после чего проникают в двенадцатиперстную кишку. В последней они развиваются в половозрелые формы, время жизни которых обычно составляет 4-5 лет.

Болезнь проявляется болями в области двенадцатиперстной кишки, расстройствами пищеварения, головными болями и другими неблагоприятными симптомами.

Лабораторный диагноз устанавливают на основе обнаружения яиц и личинок в фекалиях. Яйца размером 60x40 мкм имеют овальную форму с притупленными полюсами и тонкой оболочкой. При благоприятных условиях во внешней среде (почве) рабдито-видные личинки развиваются в самок и самцов свободноживущих поколений, питающихся органическими остатками. После оплодотворения самок из отложенных яиц снова развиваются рабдито-видные личинки, которые могут снова развиваться в свободноживущие формы либо стать инвазионными.

Болезнь проявляется в том, что вскоре после заражения у больного появляются лихорадка и крапивница, а позднее тошнота, рвота, понос.

Лабораторный диагноз устанавливают на основе обнаружения личинок в очень свежих фекалиях. Профилактика та же, что и при анкилостомидозе.

Семейство *Trichocephalidae*. Гельминты этого семейства очень широко распространены среди млекопитающих. Медицинское значение имеет один вид.

Власоглав человеческий (*Trichocephalus trichiurus*) - геогельминт, возбудитель трихоцефалеза, являющегося антропонозом и распространенного повсеместно.

Длина власоглава составляет около 5 см (рис. 102). Тело разделено на переднюю головную часть, вытянутую в виде волоса, и меньшую заднюю часть, в которой содержатся кишечник и половые органы. Питается кровью. Самцы имеют одну спинулу со спиккулярным влагалищем.

Паразит локализуется в слепой кишке и в верхнем отделе толстого кишечника, будучи вонзенным передним концом в слизистую.

Жизненный цикл власоглава прост и определяется тем, что он паразитирует только у человека. Паразит продуцирует в день 3000- 10 000 яиц. Попав с испражнениями больного человека в воду, яйца начинают быстро развиваться, и уже через несколько дней в них развиваются личинки, достигающие инвазионной зрелости. Заражение человека происходит в результате проглатывания яиц при употреблении загрязненных овощей и фруктов. Личинки выходят из яиц лишь в толстом кишечнике человека (без миграций), где после нескольких линек развиваются в половозрелую форму, время их жизни составляет 5-6 лет.

Профилактика является личной и общественной. Личная профилактика обеспечивается исключением контакта с землей в анки-лостомозных очагах, общественная - в обследовании рабочих шахт, обработке почвы, где скапливаются фекалии, санитарно-Некатор (*Necator americanus*) - геогельминт, возбудитель нека-тороза. Длина 11 мм, яйца размером 60x35 мкм. Болезнь является антропонозом и распространена в странах с тропическим и субтропическим климатом, особенно в Южной Америке, Африке и Азии. Паразит очень сходен с кривоголовкой, но отличается от нее несколько меньшими размерами и присутствием в ротовой полости вместо зубцов двух режущих пластинок. Что касается яиц, то они практически не отличаются от яиц кривоголовки.

Лабораторный диагноз и профилактика те же, что и при анкило-стомидозе.

Семейство *Strongyloididae*. Гельминты этого семейства очень распространены среди млекопитающих. Медицинское значение имеет как минимум один вид.

Угрица кишечная (*Strongyloides stercoralis*) - геогельминт, возбудитель стронгилоидоза. Будучи антропонозом, заболевание распространено во многих районах мира, особенно в странах с жарким климатом. Регистрируют также в США, Молдавии, на Украине, в Закавказье и Средней Азии.

Длина мужских особей менее 1 мм, женских - порядка 2-3 мм (рис. 101). У мужских особей задний конец тела загнут на вентральную сторону. Паразит (самцы и самки) локализуется в тонком кишечнике (в слизистой оболочке).

Жизненный цикл паразита связан лишь с одним хозяином (человеком), но развитие его довольно сложное, так как имеет паразитическую и свободноживущую стадии (поколения).

Отложенные в кишечнике яйца (размером 55x30 мкм) там же развиваются в рабдитовидные личинки (в слизистой), а затем попадают с фекалиями во внешнюю среду.

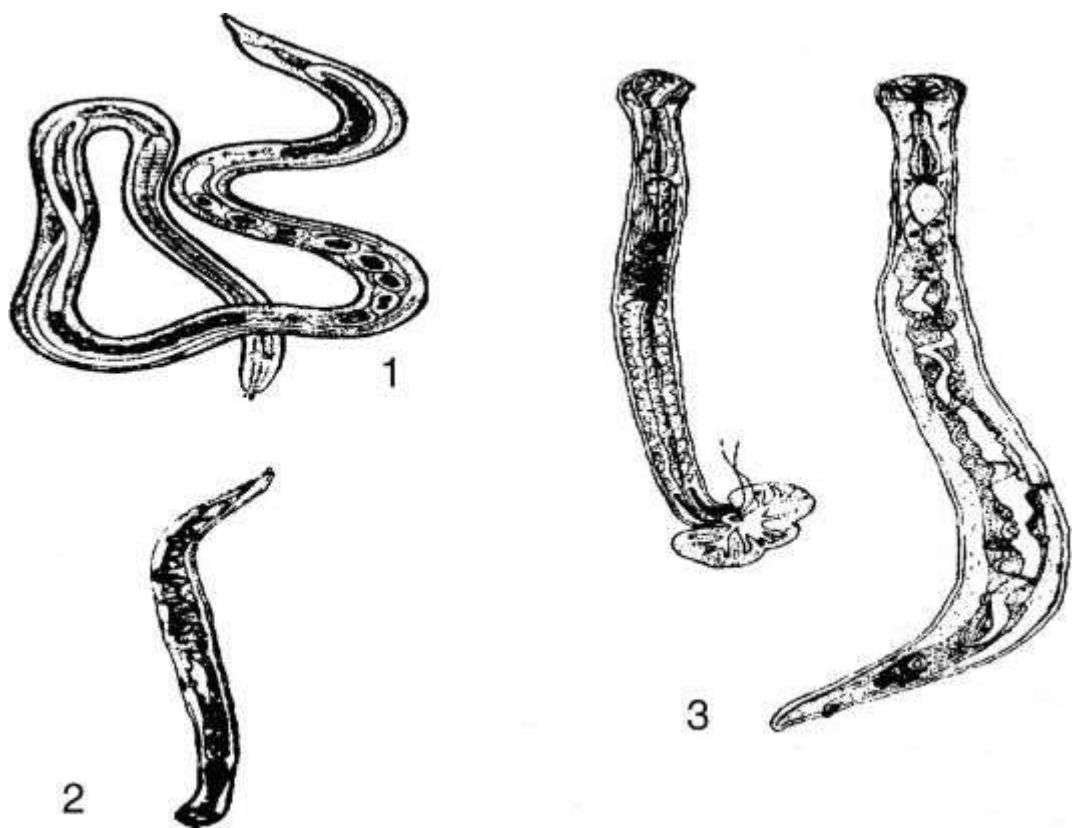


Рис. 101. Круглые черви: 1 - угрица кишечная; 2 - кривоголовка; 3 - некатор

При неблагоприятных условиях рабдитовидные личинки превращаются в филяриеvidные.

Человек заражается в результате проникновения зрелых (инвазионных) филяриеvidных личинок паразитов через кожу с загрязненной пищей и водой. Личинки проникают в кровеносные сосуды и с током крови поступают в сердце, а затем и в легкие, где в альвеолах часть из них через несколько дней развивается в половозрелые формы. Последние мигрируют в глотку и ротовую полость, откуда после заглатывания попадают в тонкий кишечник и двенадцатиперстную кишку, где и паразитируют в слизистой оболочке.

Лабораторный диагноз устанавливают овогельминтоскопией фекалий. Яйца имеют овальную форму размером 40-70x35-50 мкм и окружены толстой бугристой оболочкой. Профилактика является личной и общественной. Личная заключается в соблюдении правил гигиены (тщательное мытье овощей, ягод и фруктов перед едой),

общественная - в благоустройстве территорий, компостировании фекалий, санитарно-просветительской работе.

Ascaris suum - геогельминт, возбудитель аскаридоза свиней. Медицинское значение аскарид этого вида определяется тем, что их личинки могут мигрировать в организме человека (не развиваясь далее) и повреждать его органы. Профилактика заключается в соблюдении гигиенических правил при контакте со свиньями.

Toxoscaris leonina - геогельминт, возбудитель токсокароза плотоядных. Личинки этого паразита тоже могут мигрировать в организме человека, инкапсулируясь в разных органах и вызывая повреждения последних. Профилактика заключается в соблюдении гигиенических правил при контакте с собаками.

Toxocara canis - геогельминт, возбудитель токсокароза плотоядных. Опасность для человека такая же, как и в случае *T. leonina*. Профилактика, как при *Toxoscaris leonina*.

Семейство *Ancylostomatidae*. Медицинское значение имеют два вида.

Кривоголовка (*Ancylostoma duodenale*) - геогельминт, возбудитель анкилостомоза, являющегося антропонозом. Встречается в Закавказье и Средней Азии. Часто регистрируется в качестве шахтного гельминтоза даже в районах с умеренным климатом. Распространен также в странах с субтропическим и тропическим климатом.

классифицируют на два подкласса - *Secernentea*, или *Phasmidia* и *Adenophorea*, или *Aphasmidia*. Подкласс *Secernentea* классифицируют на 3 отряда, подкласс *Adenophorea* - на 4 отряда, в пределах которых известны как свободноживущие, так и паразитические формы. Медицинское значение имеют гельминты, классифицируемые в пределах более 10 семейств, принадлежащих к разным отрядам, указанным выше.

Семейство Аскариды (*Ascarididae*). В пределах этого семейства медицинское значение имеет несколько видов.

Аскарида человеческая (*Ascaris lumbricoides*) - геогельминт, возбудитель аскаридоза. Будучи антропонозом, болезнь встречается повсеместно, кроме, возможно, Крайнего Севера, пустынь и полупустынь.

Длина половозрелых самок составляет 15-25 см, ширина около 5 мм, длина самцов достигает 14 см, ширина 4 мм (рис. 100).

Форма тела цилиндрическая, концы сужены. Задний конец самцов даже загнут в вентральную сторону. Паразит локализуется в тонком отделе кишечника. Общий срок жизни не превышает 11-12 месяцев.

Жизненный цикл аскариды человеческой определяется тем, что она паразитирует только в организме человека. Каждая самка выделяет около 240 000 яиц в сутки. Оплодотворенные яйца выводятся из организма вместе с фекалиями. Попадая в окружающую среду, яйца при температуре 24-25 °С и наличии свободного кислорода через 2-3 недели развития становятся инвазионными. В это время они уже содержат подвижную личинку. Человек заражается инвазионными яйцами через загрязненные овощи и ягоды.

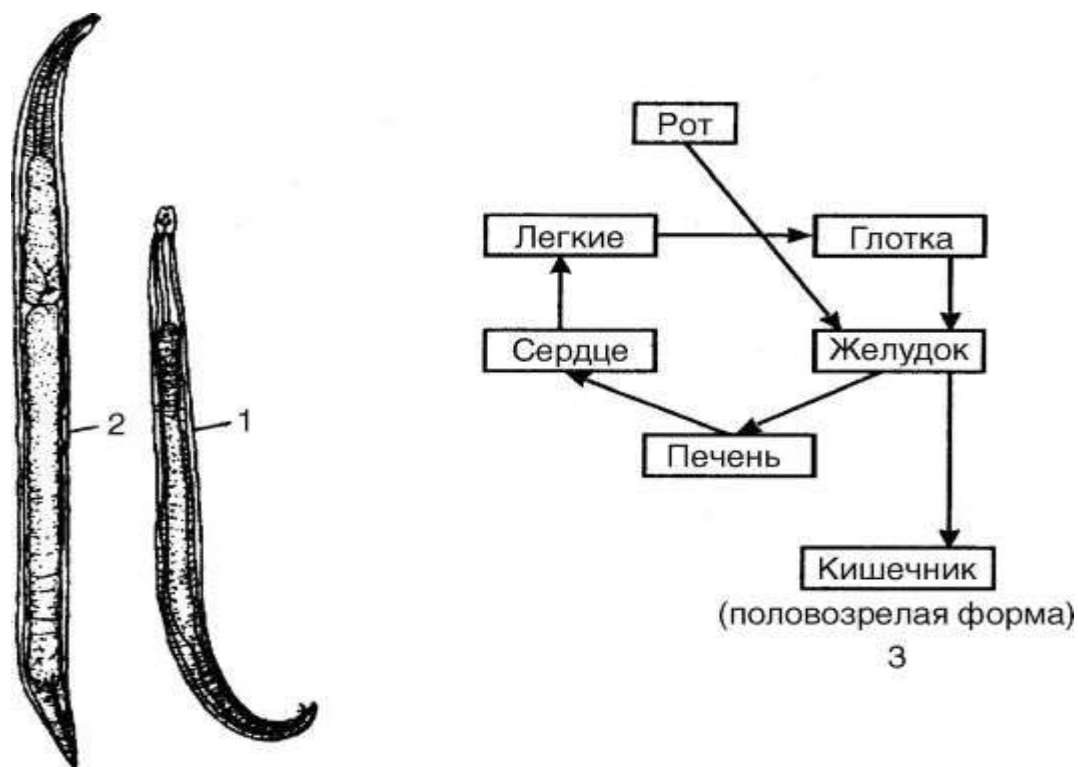


Рис. 100. Аскарида человеческая: 1 - самец; 2 - самка; 3 - миграция личинок аскариды в организме человека

Попав в кишечник человека, яйца разрушаются и из них выходят личинки размером 250x15 мкм, которые прободают стенку кишечника и проникают в кровеносные сосуды. С током венозной крови личинки поступают в печень, правое предсердие и желудочек, а затем в легкие, где есть кислород, необходимый для их развития. Из капилляров личинки проникают в легочные альвеолы, затем в бронхи, трахею и, наконец, в глотку, где снова заглатываются. Оказавшись вторично в кишечнике, личинки развиваются в половозрелые формы. В кишечнике человека может обитать одновременно до 100-200 аскарид. Одна аскарида продуцирует 200 000 яиц ежедневно. Иногда они могут проникать в печень. Время жизни взрослых аскарид составляет около 1 года.

Нематоды размножаются только половым путем. Половая система состоит из двух трубчатых гонад у женских особей и одной у мужских. Зародышевые клетки покрыты гонадным эпителием. Помимо левого и правого яичника, у женских особей имеются пара яйцеводов и пара маток, которые соединяются в общее влагалище, открывающееся на брюшной стороне. У мужских особей, помимо семенника, имеются семяпроводы и семяизвергательный канал, переходящий (открывающийся) в заднюю кишку и образующий с ней клоаку, две или более спикул. Сперматозоиды вводятся в организм женских особей в результате их копуляции с мужскими. Яйца имеют овальную форму и состоят из многослойного покрытия (скорлупы) и заключенного в нем зародыша.

У круглых червей в развитие вовлечен обычно один хозяин, т. е. нематоды являются геогельминтами. Оплодотворенные яйца начинают развиваться уже в матке. После оплодотворения яиц внутри зиготы формируется желточная мембрана. Дальнейшее развитие их происходит в окружающей среде при наличии кислорода. Для развития личиночных форм характерны четыре линьки. У отдельных видов существует живорождение. Среди паразитических нематод известны также биогельминты.

Болезнь проявляется недомоганием, поносами, болями в животе, головокружением и другими неблагоприятными симптомами. Иногда регистрируется аппендицит, вызываемый паразитом.

Лабораторный диагноз основан на результатах овогельмин-тоскопии. Яйца размером 50-52x20-25 мкм имеют форму бочонка с пробками на концах.

Профилактика является личной и общественной, как и в случае аскаридоза.

Семейство *Oxyuridae*. Среди нематод этого семейства медицинское значение имеет один вид.

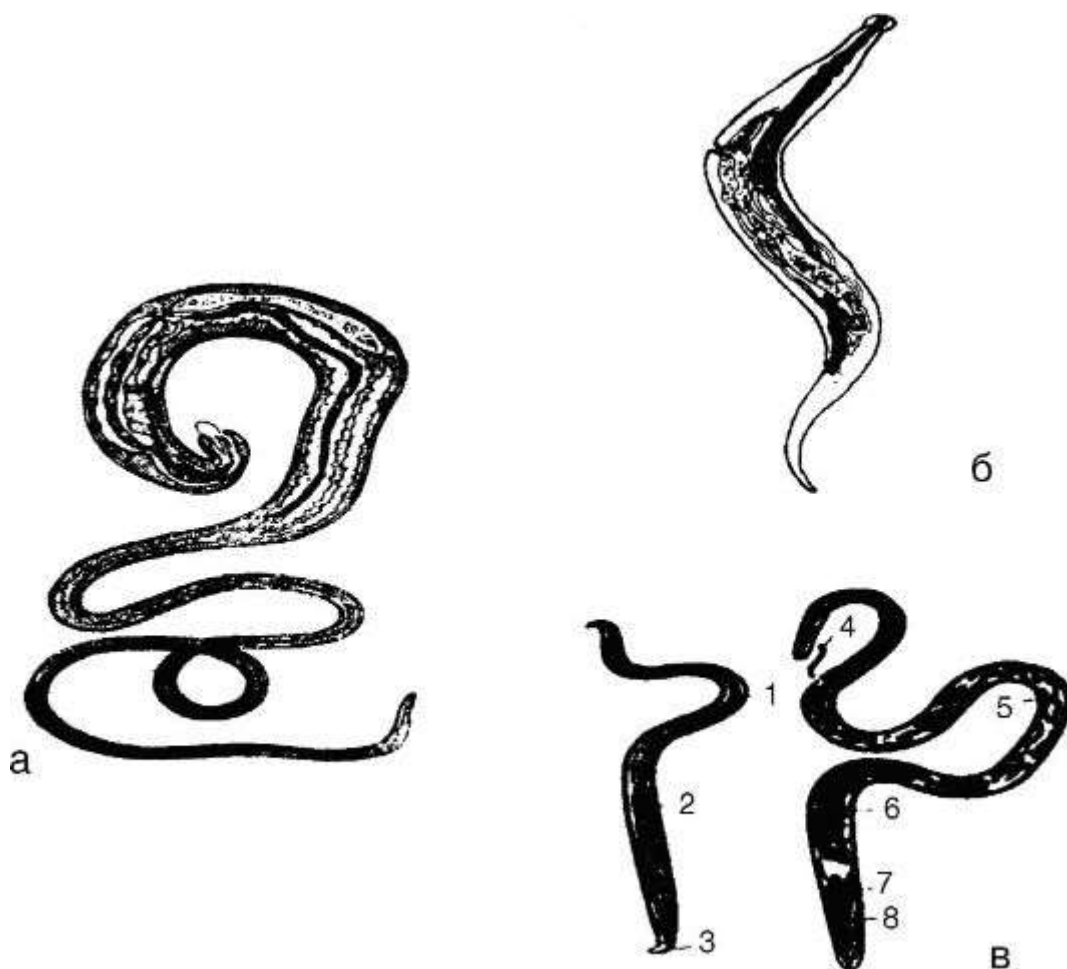


Рис. 102. Круглые черви: а - власоглав человеческий; б - острица; в - трихинелла; 1 - пищевод; 2 - семенники; 3 - носовой придаток; 4 - личинка; 5 - личинка, развившаяся в матке; 6 - эмбрионы в матке; 7 - яичник; 8 - кишечник

Острица (*Enterobius vermicularis*) - геогельминт, возбудитель энтеробиоза. Являясь антропонозом, болезнь распространена повсеместно и наиболее часто встречается у детей.

Длина женских особей составляет 10х 0,5 мм, мужских - около 2х0,5 мм. Задний конец мужских особей закручен спиралью. Питание обеспечивается за счет содержимого кишечника. Паразит локализуется в нижнем отделе тонкого кишечника.

Жизненный цикл острицы проходит только в организме человека (без смены хозяев). Половозрелые женские особи преимущественно в ночное время выходят из тонкого кишечника в толстый, проникают через сфинктер и оказываются на коже промежности, где откладывают по 10 000-15 000 яиц размером 60 мкм, после чего погибают. Яйца быстро развиваются и уже через 6-7 часов становятся инвазионными. Заражение происходит либо путем аутоинвазии через руки, после расчесывания зудящих мест, либо при заглатывании яиц через загрязненные предметы. Попав в организм, яйца подвергаются развитию, превращаясь в половозрелые особи, время жизни которых составляет всего лишь 1 месяц. Болезнь проявляется в преждевременном утомлении, иногда в нервных расстройствах и т. д. Острицы могут проникнуть также в слепую кишку и вызвать аппендицит.

Лабораторный диагноз устанавливают путем обнаружения яиц в соскобах с перианальных складок и нахождения самих гельминтов на коже. Профилактика личная - соблюдение гигиенических правил и общественная - уборка помещений, санитарно-просветительская работа.

Семейство *Trichinellidae*. Видовой состав этого семейства очень небольшой, но медицинское значение его очень важно.

Трихинелла (*Trichinella spiralis*) - биогельминт, возбудитель трихинеллеза. Болезнь является зооантропонозом. Спорадические случаи трихинеллеза отмечаются повсеместно, но для него все же характерна природная очаговость.

Длина мужских особей составляет 1,2-1,6 мм, женских - около 3,5-4,5 мм. Половозрелые формы трихинелл (трихин) локализуются в тонком кишечнике (между ворсинками), личиночные - в поперечнополосатой мускулатуре.

Жизненный цикл трихинелл определяется тем, что они имеют одного хозяина, который является для них одновременно и постоянным, и промежуточным. Таким хозяином является человек, а также свиньи, медведи, тюлени, барсуки, собаки, волки, кошки и другие млекопитающие. К трихинеллезу восприимчивы более 100 видов животных, включая морских. Заражение человека происходит при употреблении в пищу три-хинеллезной свинины или мяса других животных (медведь). Длина мужских особей составляет 12-30 см, толщина - 0,4 мм, длина женских особей - до 1 м, толщина - около 1-1,7 мм. Паразит локализуется в подкожной клетчатке (ноги, ступни, лодыжки).

Жизненный цикл ришты проходит со сменой хозяев. Окончательным хозяином является человек и плотоядные, промежуточным - циклопы, принадлежащие к родам *Cyclops*, *Macrocylops*, *Eucyclops* и др.

Ришты живородящи: самки рожают множество личинок. Оказавшись в воде, личинки становятся добычей циклопов, в теле которых продолжается их развитие, приводящее к образованию личинок, называемых микрофиляриями. Человек заражается при питье воды, в которой содержатся циклопы, пораженные микрофиляриями. В желудке человека циклопы разрушаются с освобождением микрофилярий, которые затем оказываются в кишечнике. Проникнув через стенку кишечника, они достигают подкожной клетчатки, где через год становятся половозрелыми формами.

Болезнь проявляется в затвердении кожи, ограничении подвижности суставов, кожном зуде.

Диагноз устанавливают путем осмотра мест локализации паразита под кожей, о чем свидетельствует наличие кожных валиков. Профилактика личная (питье только кипяченой или профильтрованной воды в очагах дракункулеза) и общественная (обеспечение санитарной охраны водоемов, строительство водопроводов, уничтожение бродячих собак и санитарно-просветительская работа).

Семейство *Filaridae*. Это семейство немногочисленно в видовом отношении. К семейству относят гельминтов, имеющих нитевидную форму тела, заостренного на концах. Все филярии являются биогельминтами, и вызываемые ими заболевания наиболее часто регистрируются в странах с тропическим климатом.

Жизненные циклы филярий проходят со сменой хозяев. Дефинитивными хозяевами обычно являются люди, промежуточными - комары, мошки, слепни, мокрицы, блохи, клещи и другие членистоногие. Будучи в основном сходными, жизненные циклы разных филярий различаются между собой промежуточными хозяевами, способностью паразитировать на животных, локализацией стадий развития и другими особенностями. У всех представителей этого семейства развито живорождение.

Поскольку трихины очень устойчивы к нагреванию, то мясо является опасным независимо от степени термической обработки.

Основным резервуаром возбудителя являются дикие плотоядные (волки, лисицы, медведи и др.), заражающиеся в результате хищничества и некрофагии. Заражение свиней, которые представляют наибольшую угрозу для человека, происходит в результате

поедания ими тушек убитых и павших диких животных, а также необезвреженных мясных отходов (с бойни, кухонных), зараженных личинками трихинеллы.

У человека через 20-25 дней после заражения температура поднимается до 39 °С и выше, наступает отек лица, возникают головные боли и другие неблагоприятные явления (аллергические реакции на метаболиты и продукты распада трихинеллы). К трихинеллезу развивается длительный иммунитет в виде клеточных (паразитарные гранулемы) и гуморальных (антитела в крови) защитных реакций.

Диагноз устанавливают клинически и обнаружением паразитов в кусочках поперечнополосатых мышц.

Профилактика заключается в ветеринарном надзоре за содержанием свиней, а также в ветеринарно-санитарной экспертизе туш свиней, кабанов и морских млекопитающих, используемых в пищу. Проводят санитарно-просветительскую работу.

Семейство *Dracunculidae*. Среди представителей этого семейства медицинское значение имеет один вид.

Ришта (*Dracunculus medinensis*) - биогельминт, являющийся антропонозом, возбудитель дракункулеза (зооантропоноз). Болезнь распространена в Ираке, Иране, Индии, Саудовской Аравии, странах тропической Африки и др. Она была известна древним грекам, арабам. Ришта относится к наиболее крупным нематодам.

После копуляции самцы погибают, а особи женского пола в течение 2 месяцев рожают личинок (1500-2000 экземпляров), после чего также погибают. Личинки вначале проникают в лимфатическую систему, после чего в течение 2-6 недель разносятся по всему организму, а достигнув диафрагмы, межреберных, жевательных, дельтовидных и икроножных мышц, останавливаются в них, свертываются спиралью, окружаются оболочкой за счет тканей хозяина и обызвествляются. В таких капсулах паразит сохраняет жизнеспособность многие годы. В случае животных инцистированные личинки не развиваются до тех пор, пока с мясом не попадут в организм другого хозяина.

Медицинское значение имеют несколько видов (рис. 103).

Онхоцерка (*Onchocerca volvulus*) - возбудитель онхоцеркоза. Болезнь является антропонозом, широко распространенным в Центральной и Южной Африке.

Длина самцов около 2,5-4 см, самок до 50 см. Длина микро-онхоцерок всего лишь 0,03 мм. Паразит локализуется под кожей в соединительнотканых узлах в разных участках тела человека (в подмышечных впадинах, около суставов, позвоночника и ребер). Самки рожают живых микроонхоцерок.

Жизненный цикл проходит со сменой хозяев. Дефинитивный хозяин - человек, промежуточный (переносчик) - мошки рода *Simulium*. При укусах больных людей мошками микроонхоцерки вместе с кровью попадают в желудок насекомого, оттуда они совершают миграцию, проникают в их грудные мышцы и хоботок. Заражение человека происходит при питании на его коже мошек, пораженных микроонхоцерками. Последние проникают в поверхностные слои кожи, откуда проходят под кожу, где приобретают половозрелую форму.

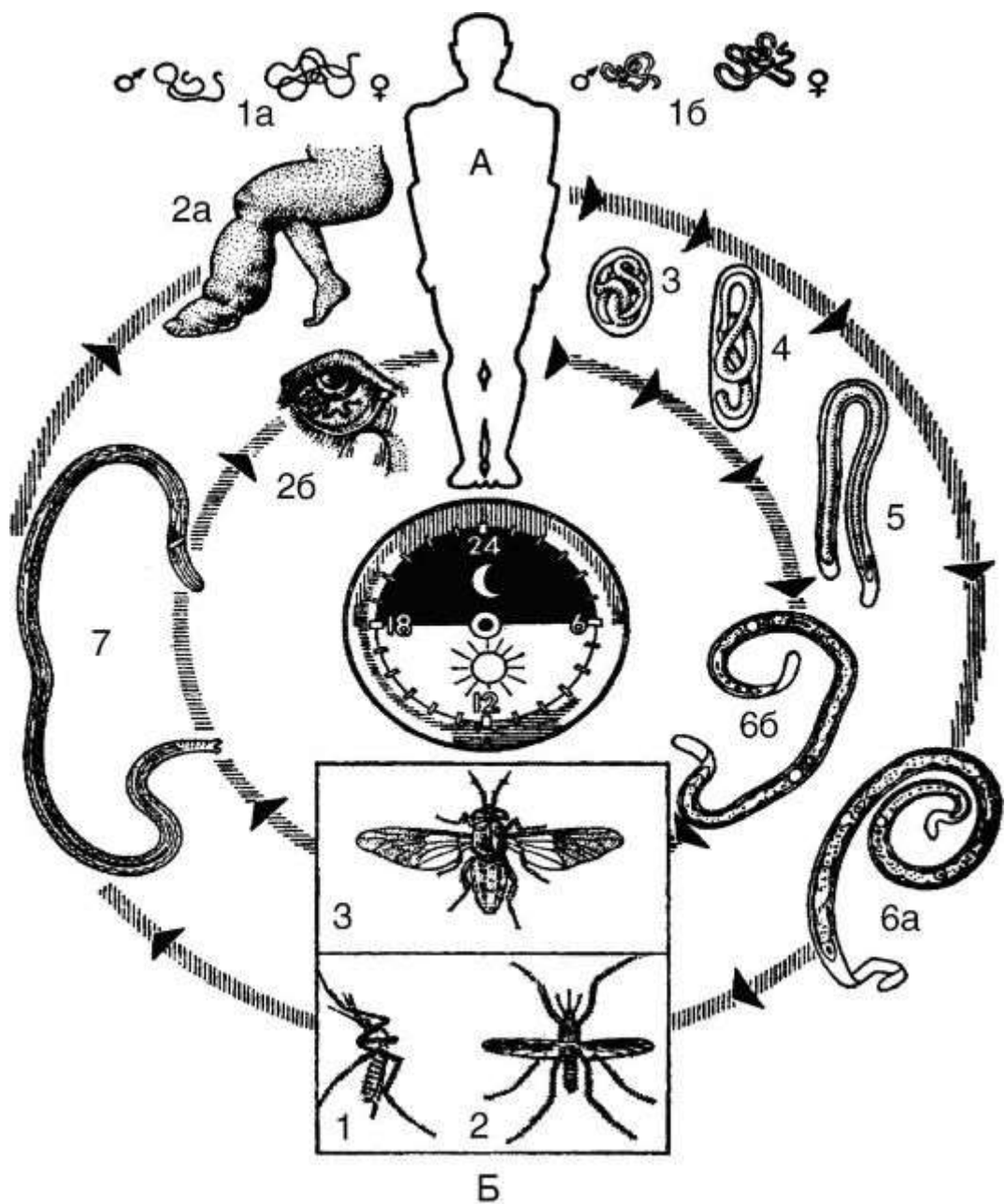


Рис. 103. Схема жизненного цикла филярий *Wuchereria bancrofti*, *Brugia malayi* (внешний круг) и *Loa loa* (внутренний круг): А - окончательный хозяин: 1а и 1б - половозрелые самцы и самки *W. bancrofti*, *B. malayi*, *Loa loa*; 2а - слоновость, вызванная *W. bancrofti*, *B. malayi*; 2б - миграция в конъюнктиву *Loa loa*; 3-5 - последовательные стадии развития микро-филярий в организме человека; 6а - микрофилярии *W. bancrofti*, *B. malayi* в крови; 6б - *Loa loa*; 7- инвазионная личинка из хоботка промежуточного хозяина; Б - промежуточные хозяева: 1, 2 - для *W. bancrofti*, *B. malayi* (комары *Culex*, *Aedes*); 3 - для *Loa loa* (слепень *Chrisops*)

Патогенное действие сопровождается поражениями кожи, а также осложнениями, в частности в виде поражения глаз вплоть до слепоты.

Лабораторная диагностика основывается на обнаружении микро-онхоцерок в срезах кожи. Профилактика - выявление и лечение больных, уничтожение мошек-переносчиков.

Вухерерия (*Wuchereria bancrofti*) - биогельминт, возбудитель вухе-рериоза. Являясь антропонозом, болезнь распространена в Африке, Азии и Южной Америке.

Длина самцов составляет 2,5-4 см, ширина - около 0,1 мм. Длина самок - до 10 см, ширина - порядка 0,2-0,3 мм. Размеры новорожденных личинок (микрофилярии) 0,3x0,1 мм.

Взрослые филярии локализуются в лимфатических сосудах и узлах человека, где они могут обитать до 20 лет. В лимфососудах и узлах самки рожают микрофилярии, которые затем переходят в крупные и малые кровеносные сосуды. Днем филярии обитают в крупных кровеносных сосудах, включая сосуды внутренних органов, ночью переходят в мелкие периферические. Личинка, выходящая ночью в периферические сосуды, получила название микрофилярии ночной (*Microfilaria nocturna*).

Жизненный цикл связан со сменой хозяев. Дефинитивным хозяином является лишь человек, промежуточным - комары разных родов, причем в городе промежуточным хозяином являются комары рода *Culex*, в сельской местности - рода *Anopheles*, на островах Океании - рода *Aedes*. Комары заражаются во время питания на коже больных людей, при этом микрофилярии вместе с кровью попадают в желудок насекомого. Из желудка комара микрофилярии проникают в грудные мышцы, а затем и в хоботок. Этот период развития занимает 8-36 дней. Человек заражается во время питания на его коже комаров, зараженных микрофиляриями. Последние, прорвав оболочку хоботка, очень активно внедряются в кожу, после чего проникают в лимфатические сосуды и узлы и там продолжают развитие вплоть до формирования половозрелых форм.

Патогенное действие вухерерий сопровождается тяжелыми последствиями, в частности, нарушениями функций лимфатических сосудов и в виде затруднения оттока лимфы, что ведет к развитию элифантиаза (слоновости).

Лабораторный анализ устанавливают на основе обнаружения микрофилярий в мазках периферической крови и результатов кожных проб. Профилактика заключается в массовом обследовании населения, уничтожении и защите от переносчиков.

Бругия (*Brugia malayi*) - биогельминт, возбудитель бругиоза. Болезнь является антропонозом, но может быть и природно-очаговым антропозоонозом и распространена в Индии, Китае, Таиланде, Индонезии и других странах Азии и Африки.

Строение и локализация бругий сходны со строением вухерерий, но их размеры являются несколько меньшими. Кроме того, гельминтологи различают две разновидности бругий - периодическую и субпериодическую. Для периодических бругий характерно то, что они появляются в крови лишь в ночное время, дефинитивным хозяином их является человек, промежуточными (переносчиками) - комары родов *Mansonia*, *Anopheles* и *Aedes*. Болезнь, вызываемая этими бругиями, является антропонозом. Напротив, для субпериодических бругий характерно то, что они находятся в крови в любое время суток, хотя большая концентрация приходится на ночное время, их постоянными хозяевами являются человек, обезьяны (некоторые виды), кошки, собаки, а промежуточными - комары родов *Mansonia* и *Anopheles*. Болезнь, вызываемая этими бругиями, является природно-очаговым антропозоонозом.

Жизненный цикл и патогенное действие являются такими же, как и у вухерерий. Лабораторная диагностика и профилактика сходны с таковыми при вухерериозе.

Лоа (Loa loa) - биогельминт, возбудитель лоаоза. Длина 40-70 мм. Болезнь встречается в ряде стран Африки.

Паразит локализуется в подкожной клетчатке, под серозными оболочками и конъюнктивой. Самки рожают живых микрофилярий, которые проникают в капилляры легких, а затем в периферические сосуды. Ночные микрофилярии обитают в сосудах внутренних органов, но в дневное время выходят в сосудистую систему кожи.

Жизненный цикл связан со сменой хозяев. Постоянным хозяином является человек, промежуточными - слепни рода *Chrysops*.

Слепни заражаются микрофиляриями с кровью больных людей, на которых они нападают во время лёта. В организме слепней микрофилярии становятся инвазионными. Человек заражается в результате укусов слепнями, пораженными микрофиляриями этого вида.

Патогенный эффект паразита заключается в неблагоприятных воздействиях продуктов метаболизма паразитов на органы человека (отеки кожи, менингоэнцефалиты и т. д.).

Лабораторный диагноз устанавливают на основе обнаружения микрофилярий в крови, результатов аллергических проб и серологических реакций. Профилактика состоит в обследовании на гельминтоз, лечении больных, уничтожении и защите от переносчиков.

Мансонелла (*Mansonella ozzardi*) - биогельминт, возбудитель мансонеллеза. Являясь трансмиссионным антропонозом, болезнь регистрируется в странах Южной и Центральной Америки, Карибского бассейна. Симптомы гнатостомоза изучены плохо.

Диагноз устанавливают путем овогельминтоскопии. Профилактика сводится к общим санитарно-гигиеническим и ветеринарно-санитарным мероприятиям.

Гнатостома (*G. spinggerum*) - биогельминт, возбудитель гнатосто-моза, регистрируемого в Японии, Индии, КНР, Таиланде, Малайзии, Австралии и других странах с теплым климатом.

Биология этого паразита сходна с гнатостомой, описанной выше. Диагностика и профилактика такие же.

Семейство *Setariidae*. Это тоже филярии. Медицинское значение имеют два вида дипеталонем.

Дипеталонемы (*Dipetalonema perstans* и *D. streptocerca*) - биогельминты, возбудители дипеталонематоза. Являясь антропонозом, болезнь распространена в Африке, Центральной и Южной Америке.

D. perstans регистрируется в Африке, Центральной и Южной Америке. Микрофилярии имеют тупой задний конец, к которому прилегают ядра. Паразит локализуется в брыжейке, печени, перикарде, плевральной полости.

D. streptocerca регистрируется лишь в странах Западной и Центральной Африки. Микрофилярии имеют суженный и загнутый в виде крючка задний конец. На их переднем конце располагаются ядра. Паразит локализуется в коже практически по всему телу.

Жизненные циклы паразитов проходят со сменой хозяев. Постоянным хозяином является человек, промежуточным (переносчиком) - мокрецы рода *Culicoides*.

Болезнь характеризуется интоксикацией организма продуктами метаболизма и распада гельминтов.

Лабораторный диагноз в случае *D. perstans* устанавливают на основе обнаружения микрофилярии в крови (в любое время суток), при *D. streptocerca* - обнаружением взрослых особей в местах отеков кожи, а микрофилярии - в крови. Профилактика - обследование населения в очагах и лечение больных, борьба с переносчиками, санитарно-просветительская работа.

Паразит локализуется в брыжейке, а также в разных участках под серозной оболочкой брюшной полости. Микрофилярии циркулируют в кровеносном русле вне зависимости от времени суток. Дирофилярии (*Dirofilaria immitis* и *D. repens*) -

биогельминты, возбудители дирофиляриозов плотоядных. Болезнь распространена в субтропиках.

Рот паразитов без губ, окружен 10 сосочками, хвост самцов загнут спиралью.

Жизненный цикл связан со сменой хозяев. Промежуточными хозяевами являются комары и блохи. В личиночной форме паразит может проникать в организм человека. Описаны случаи обнаружения микрофилярий в конъюнктиве глаз, в подкожной клетчатке и других тканях человека.

Диагностика и профилактика такие же, как и в случае других филяриозов.

Семейство *Gnathostomatidae*. К этому семейству принадлежит 16 видов гнатостом, которые регистрируются в разных районах мира. Многие, если не все, являются паразитами птиц, пресмыкающихся и млекопитающих. Отдельные виды имеют медицинское значение.

Гнатостома (*Gnathostoma hispidum*) - биогельминт, возбудитель гнатостомоза свиней и человека. Является природно-очаговой инвазией. Этот паразит регистрируется в России.

Самцы достигают в длину 12-25 мм, имеют две неровные спи-нулы. Длина самок до 50 мм. Тело паразита покрыто шипиками, головная часть отделена от тела перетяжкой, вооружен 9-12 рядами крючьев. Локализуется в стенках желудка и пищевода.

Жизненный цикл сложен и связан со сменой хозяев. Постоянными хозяевами являются свинья и человек, промежуточными - циклоп, резервуарным - рыбы и земноводные. В резервуарных хозяевах личинки не развиваются, но сохраняют свою жизнеспособность и инвазионность. Яйца паразитов попадают во внешнюю среду с фекалиями. В воде из оболочек яиц выходят личинки, которые в свободном состоянии могут существовать в течение 1 месяца. Личинки захватываются затем циклопами, в организме которых они становятся инвазионными. Личинки могут попасть в организм резервуарных хозяев или непосредственно в организм дефинитивного хозяина. Животные и человек заражаются лиментарным путем, захватывая с водой инвазированных циклопов или используя в пищу резервуарных хозяев. В результате развития личинки достигают половозрелого состояния в течение нескольких месяцев.

Жизненный цикл изучен недостаточно, но предполагают, что он проходит со сменой хозяев. Постоянным хозяином является человек, промежуточным - мокрецы рода *Culicoides* и предположительно мошки рода *Simulium*. Переносчики заражаются личинками мансо-нелл, питаюсь на коже больных мансонеллезом. В организме переносчиков личиночные формы становятся инвазионными уже через неделю. Человек заражается через укусы переносчиков, пораженных инвазионными личинками.

Лабораторный диагноз устанавливают путем обнаружения микро-филярий в крови. Профилактика заключается в обследованиях на инвазию, лечении больных, уничтожении и защите от переносчиков.

Происхождение круглых червей до конца не объяснено. Тем не менее многие биологи считают, что они произошли от турбел-лярий и развились в обособленную ветвь филогенетического древа животного мира.

В эволюции круглых червей важную роль играли ароморфозы, в частности, большое значение имело появление первичной полости тела, в основе которого лежит развитие структуры по принципу «трубка в трубке» с отверстиями на обоих концах, прогрессивное развитие пищеварительной системы, появление раздельнополости и живорождения.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Назовите основные свойства круглых червей. Что вы знаете о медицинском значении этих животных?

2. Как связано паразитирование круглых червей одного и того же вида в организме человека и животных?

3. Каковы характерные особенности жизненных циклов нематод? Для кольцецов характерны билатеральная симметрия, трех-слойность, вторичная (целомическая) полость тела, кожно-мускульный мешок, наличие пищеварительной, дыхательной, кровеносной систем. Кольчатых червей систематизируют на классы: *Первичные кольцецы* (*Archiannelida*), являющиеся примитивными кольцецами; *Многощетинковые* (*Polychaeta*), являющиеся в основном морскими обитателями; *Олигохеты*, или *Малощетинковые* (*Oligochaeta*), являющиеся обитателями пресных вод и почв, и *Пиявки* (*Hirudinea*), обитающие в пресных и морских водах.

Первичные кольцецы, малощетинковые и многощетинковые не представляют медицинского интереса, но имеют важное биологическое и экономическое значение. В частности, они имеют значение в круговороте веществ в природе, служат пищей рыб, в том числе и промысловых. Земляные черви способствуют рыхлению почвы и обогащению ее органическими веществами. Они улучшают также водный и газовый баланс почвы.

Класс Пиявки (*Hirudinea*)

Представлен хищными и полупаразитическими видами. Пиявки широко распространены в морской и пресной водах, в наземных условиях. Около 75% видов являются временными эктопаразитами животных, несколько видов - перманентными паразитами, остальные - хищниками и сапрофитами.

Организмы этого класса имеют присоски на обоих концах. В результате развития соединительной ткани полость тела их уменьшена, сохранились лишь отдельные участки (лакуны).

Пищеварительный канал состоит из рта, глотки, пищевода, переднего и заднего желудков, прямой кишки и ануса. Пищей являются другие аннелиды, планарии, личинки насекомых, яйца беспозвоночных и позвоночных, кровь позвоночных. После питания могут переживать (голодать) несколько месяцев.

Центральная нервная система построена из 24 ганглиев.

Важное значение имеет медицинская пиявка (*Hirudo medicinalis*), обитающая в неглубоких пресных водоемах. Пиявки этого вида нашли применение при лечении гипертонии, повышенной свертываемости крови, тромбозов и в других случаях.

Кольчатые черви построены таким образом, что внешняя трубка или стенка их тела отделена от внутренней трубки пищеварительного канала целомическим пространством. Представления о происхождении кольчатых червей противоречивы. Одни зоологи предполагают, что они произошли от тур-беллярий, другие - от форм, родственных с гребневиками. В любом случае можно считать, что происхождение кольцецов связано с крупными ароморфозами (появление метамерии, целома, кровеносной и дыхательной систем, усложнение выделительной и нервной систем). Пиявки, вероятно, произошли от малощетинковых кольцецов или от их предков.

Кольчатые черви связаны филогенетически с членистоногими и мягкотелыми, поэтому они являются узлом в родословном древе животного мира. Предполагают, что пиявки произошли от малоше-тинковых червей или от их предков.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Какое значение имеет изучение кольчатых червей для студента-медика?
2. Что характерно для кольчатых червей?
3. Каково значение кольчатых червей в природе?
4. Как вы понимаете узловое значение кольчатых червей в родословном древе животных?
5. Назовите характерные особенности медицинской пиявки. Можно ли считать медицинскую пиявку паразитом?
6. Что означает метамерия у кольчатых червей?

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (*ARTHROPODA*)

Членистоногие - это высший тип беспозвоночных животных. По количеству видов он является самым большим и процветающим типом в мире животных. В его состав входит свыше 1,5 млн видов, из них 900 000 - насекомые. Членистоногие распространены во всех биотопах, являясь существенным компонентом всех экологических систем.

Для этих беспозвоночных характерна билатеральная симметрия. Подобно кольчатым гельминтам они имеют вторичную полость тела. У большинства членистоногих тело сегментировано на три отдела - голову, грудь, брюшко. В голове сконцентрированы сенсорные органы и внешние нервные центры. К голове часто примыкают грудные сегменты, в результате чего образуется головогрудь. Имеются членистые конечности, выполняющие разную роль (органы передвижения, чувств, нападения и т. д.).

Пищеварительная система состоит из трех отделов. Рот находится в передней части пищеварительного тракта, анус - в задней части.

Дыхание осуществляется обменной диффузией кислорода и окиси углерода через кожу. У некоторых морских кольчатых червей имеются жабры.

Кровеносная система полностью развита и является закрытой. Кровь содержит гемоглобин. Имеется два главных сосуда - дорсальный, который сжимается и нагнетает кровь в переднюю часть тела, и вентральный, который гонит кровь в заднюю часть тела в результате сжатия аортальных петель («сердце»), связывающих оба сосуда.

Выделительная система состоит из двух примитивных почек (метанефридий) в каждом сегменте, которые открываются независимо наружу через нефридопоры на вентральной поверхности. Отбросы выбрасываются как из целомической полости, так и из крови.

Нервная система усложнена в сравнении с другими гельминтами и состоит из окологлоточного нервного кольца, составленного комиссурами надглоточного и подглоточного узлов и соединенного с вен-

тральными ганглиями, связанными кольцом нервов. Нервный пучок продолжается к задней части тела ниже пищеварительного тракта.

Половая система представлена женскими и мужскими гонадами. Одни из кольцецов являются раздельнополыми, другие - гермафродитами. В оплодотворенных яйцах развиваются личинки, имеющие реснички и развивающиеся затем во взрослые особи.

4. Что такое природная очаговость гельминтов и чем она определяется? Приведите примеры природно-очаговых гельминтозов.

5. Есть ли особенности в географическом распространении нематод и если да, то в чем они заключаются и от чего зависят?

6. Может ли один и тот же вид животных существ быть окончательным и промежуточным хозяином паразита?

7. Может ли человек заразиться гельминтами, специфичными для животных?

8. Какое значение имеет миграция в биологии аскариды человеческой?

9. Какое значение имеют членистоногие в биологии нематод?

10. Каково значение овогельминтоскопии в лабораторной диагностике гельминтозов?

11. Как вы понимаете происхождение круглых червей?

12. Имели ли место ароморфозы в эволюции круглых червей? Если да, то назовите и опишите их с указанием значения.

13. Какие прогрессивные черты характерны для круглых червей?

ТИП КОЛЬЧАТЫЕ ЧЕРВИ (*ANNELIDES*)

Кольчатые черви, или кольчецы, - это высокоорганизованные гельминты, являющиеся обитателями пресных и морских водоемов, почвы и других сред. Насчитывают около 10 000 видов. Их длина достигает от долей миллиметра до 2,5 м. Характеризуются прежде всего *метамерией*, заключающейся в разделении их тела внутренними перегородками на сегменты, которые практически самостоятельны. Тело дифференцировано на головную часть, среднюю и анальный район.

Для организмов этого типа характерны также трехслойность, наличие внешнего скелета в виде кутикулы, секретируемой эпидермальными клетками и формирующей внутреннюю часть стенки тела, гемоцели, а также поперечнополосатой мускулатуры. Кутикула составлена из нескольких параллельных слоев и состоит частично из хитина (азотистого полисахарида) и белков (склеротина и кутикулина), ответственных за ригидность и резистентность внешней оболочки. Для членистоногих характерно наличие пищеварительной, дыхательной, выделительной, кровеносной, нервной, эндокринной и половой систем.

Пищеварительная система разделена на передний, средний и задний отделы. В переднем отделе сосредоточен аппарат измельчения пищи, в среднем отделе имеются пищеварительные железы (зачатки), задний отдел заканчивается заднепроходным отверстием. Ротовой аппарат составлен передними конечностями (тремя парами).

Дыхательная система у организмов, обитающих в воде (ракообразных), представлена жабрами, с помощью которых используется растворенный в воде кислород, а у наземных организмов - легочными мешками (у паукообразных) или трахеями (у паукообразных и трахейнодышащих), позволяющими использовать кислород атмосферы.

Кровеносная система состоит из дорсального сосуда, представляющего собой сердце и аорту, и является незамкнутой. Сердце построено из мышечных клеток. Гемолимфа (аналог крови) бесцветна или имеет желтый цвет. У ракообразных она содержит гемоцианин, в состав которого входит медь, а у насекомых - гемоглобин. Гемолимфа в основном выполняет транспортную функцию, а также служит местом хранения воды и пищевых запасов.

Выделительная система характеризуется значительным разнообразием. Например, у арахнид она представлена видоизмененными метанефридиями в виде коксальных желез, которые открываются на одной или более пар ног, мальпигиевых сосудов, которые открываются в заднюю часть среднего кишечника. У некоторых ракообразных имеются другие железы, которые выполняют выделительную функцию и могут замещать коксальные железы. У насекомых мальпигиевы сосуды открываются в пищеварительный канал в начале заднего прохода. Различны также и выделяемые субстанции. У арахнид ими является гуанин, у ракообразных - компоненты аммония и аммиак, у насекомых - ураты.

Нервная система характеризуется увеличивающейся концентрацией ганглиев (по сравнению с кольчатыми червями) и состоит из парного надглоточного и подглоточного ганглиев, а также из брюшной нервной цепочки, составленной парными ганглиями каждого сегмента. Органы зрения (глаза) представлены парой сложных фасеточных глаз, разделенных на омматидии, каждый из которых различает лишь часть объекта. На поверхности головогруды располагается множество ворсинок, выполняющих роль органов чувств и осязания. Орган равновесия парный и состоит из мешочка, в котором имеются чувствительные щетинки, находящиеся под давлением песчинок (статолитов). Нервная система обеспечивает сложные двигательные и поведенческие реакции.

Репродуктивная система и репродуктивный процесс членистоногих характеризуются большим разнообразием. Большинство членистоногих раздельнополы, но встречаются и гермафродиты, главным образом среди ракообразных.

ПОДТИП ЖАБЕРНОДЫШАЩИЕ (*BRANCHIATA*)

Класс Ракообразные (*Crustacea*)

Ракообразные являются большим по количеству видов (около 25 000) классом.

Ракообразные отличаются от насекомых и паукообразных тем, что большинство из них являются водными, дышащими жабрами или поверхностью тела животными, имеющими пять пар конечностей, из которых первая пара является органами осязания и чувств (антеннулы), вторая пара - органами чувств (антенны), а третья (мандибулы), четвертая и пятая (максимы) служат в качестве челюстей. Некоторые из ракообразных являются наземными организмами, имея специальные органы для воздушного дыхания, например наземные крабы. Ракообразные живут в соленых (моря, океаны) и пресных водах. Многие из них составляют часть зоопланктона.

Для ракообразных характерен хитиновый скелет в виде кутикулы, покрывающей тело сверх гиподермы. Характерной чертой является цефализация (превращение передних туловищных сегментов в головные). В ней части содержатся ядовитые железы и жало. Захватив жертву педипальпами, скорпион поражает добычу хвостом (жалом).

В большинстве случаев скорпионы живородящие, но некоторые виды откладывают оплодотворенные яйца, из которых очень быстро вылупляется молодежь. Половая зрелость у скорпионов наступает через 4-5 лет. Скорпионы являются ядовитыми животными. Их укусы сопровождаются неблагоприятными последствиями (отек пораженного органа, сонливость). Ужаления скорпионов, обитающих в Перу обитает паук *Mastophora gasteracanthoides*, который поражает людей во время работы на виноградниках. Укусы этого паука вызывают некротические изменения тканей. В Бразилии встречается паук *Ctenus nigriventris*, укусы его очень опасны для человека, а в Боливии - *Dendryphantes noxiosus*, укусы которого смертельны.

Среди других пауков медицинское значение имеют тарантулы. В Западной Европе и Италии обитает апулинский тарантул, укусы которого вызывают лихорадочное состояние. Пищеварительная система очень выражена у кровососущих клещей (самок).

Дыхательная система представлена трахеями, начинающимися со стигм, располагающихся у оснований хелицер или ходильных ног.

Органами выделения служат мальпигиевы сосуды.

Нервная система представлена слившимися головным мозгом и ганглиями нервной печочки. Глаз часто нет, из органов чувств в основном развиты осязание и обоняние. Для клещей характерна раздельнополость.

Развитие связано с метаморфозами (яйцо, личинка, нимфа и имаго) и со сменой хозяев.

Медицинское значение имеют амбарные клещи - мучной клещ (*Aleuroglyphus ovatus*), удлиненные клещи (*Tyrophagus noxius* и *Aleuzoglyphus ovatus*), сырной клещ (*Tyrolichus casei*), винный клещ (*Histiogaster bacchus*) и луковичный клещ (*Rhizoglyphus echinopus*), попадание которых в органы человека с пищей или при вдыхании сопровождается острыми желудочно-кишечными расстройствами или астматическими явлениями (соответственно), а также чесоточный зудень, вызывающий чесотку, и клещи-краснотелки, являющиеся переносчиками возбудителей одного из риккетсиозов.

Чесоточный зудень (*Acarus siro* s. *Sarcoptes scabiei*) - возбудитель чесотки (*scabies*). Болезнь распространена повсеместно. Чесоточный зудень является типичным эндопаразитом (внутриклеточным).

Форма клеща овальная, длина самцов около 0,3 мм, самок - около 0,4 мм. Поверхность тела покрыта бороздками. Имеются 4 пары очень коротких конечностей, две из которых прикреплены к головной части по бокам ротового аппарата, а две - к задней (рис. 105).

Заражение человека происходит в результате контакта с больным или предметами больного. После спаривания самка пробуравливает ходы длиной до 25 мм в эпидермисе кожи. За один день она может пройти 2-3 мм. Туда же проникают и самцы, оплодотворяя там самок. Питаясь клетками эпидермиса, самки откладывают в проделанных ими ходах яйца (за 30-40 дней до 30 яиц). Через несколько дней из яиц одна за другой на поверхность кожи выходят личинки, которые растекаются по всему телу, а затем вновь внедряются в кожу, причем на месте внедрения развивается пузырек с тканевой жидкостью. В этом пузырьке личинка линяет и развивается в нимфу, которая затем превращается в самку или самца. После спаривания самки вновь внедряются в кожу. Продолжительность жизни зудня около 40-45 дней.

В южной части России, а также в Турции, Иране, Афганистане обитает южнорусский тарантул (*L. singoriensis*). Укусы этого паука сопровождаются местной воспалительной реакцией.

Клещи (*Acarina*, или *Acari*) - это сборная группа организмов. Они широко распространены во многих географических регионах мира, но преимущественно в районах с теплым климатом.

Для этих организмов характерно отсутствие ясно выраженного деления тела на сегменты, обособление ротовых органов. Развитие происходит с метаморфозами (яйцо, личинка, нимфа и половозрелая форма - имаго). Личинка шестиногая, но нимфа и имаго имеют по 4 пары ног.

В соответствии с одной из классификаций клещей классифицируют на три отряда, в частности на отряды акариформных (*Acariformes*), паразитиформных (*Parasitiformes*) и

сенокосцев (*Opilioacarina*). К акари-формным клещам относят панцирных, хлебных, перьевых, чесоточных, амбарных, паутинных, водяных и др.; к паразитиформным - иксодовых, аргасовых, гамазовых и др.; к сенокосцам - всех хищных клещей.

Отряд Акариформные клещи (*Acariformes*). В составе этого отряда насчитывают более 15 000 видов.

Форма тела клещей, принадлежащих к этому отряду, овальная, причем само тело не расчленено. Размеры небольшие, вплоть до микроскопических (0,1-10 мм). Тело покрыто хитиновой оболочкой. Для всех клещей характерно наличие 6 пар конечностей, из которых хелицеры и педипальпы выполняют роль сосущего аппарата (колющего или грызущего типа), тогда как остальные 4 пары являются ходильными ногами. Первый членик (тазик) каждой из этих конечностей сращен с телом.

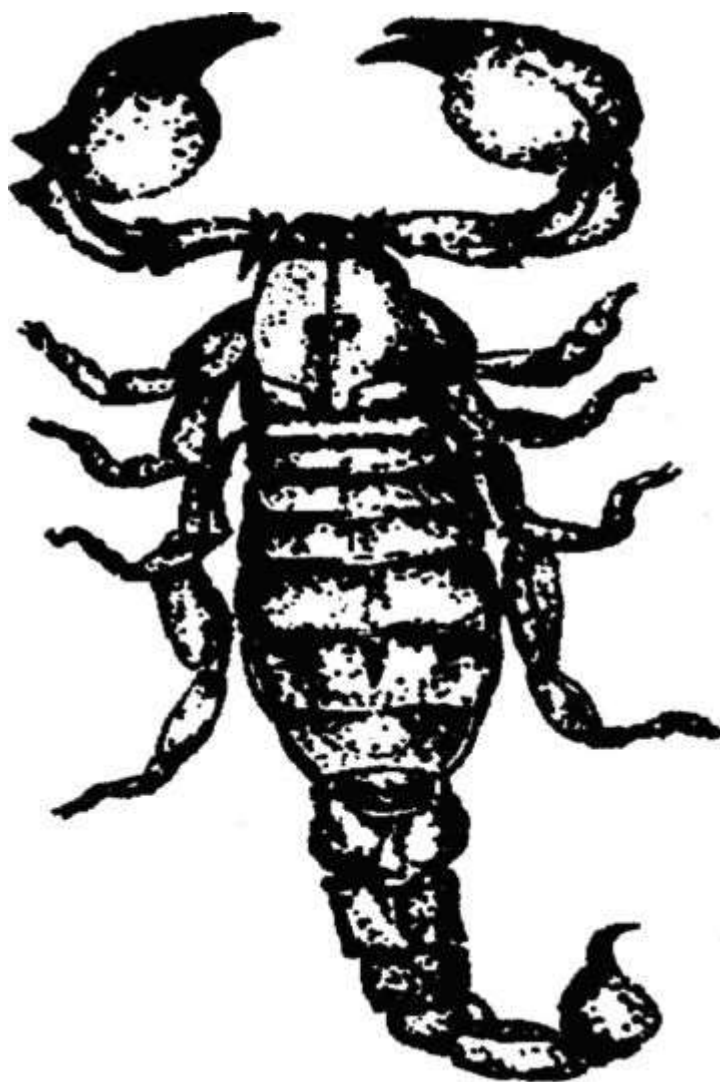


Рис. 104. Средиземноморский скорпион

Отряд Пауки (*Aranei*). Этот отряд самый большой среди всех арах-нид. Описано около 28 000 видов. Они заселяют всю сушу, начиная от полярных областей до раскаленных пустынь, и живут в почве, под лесной подстилкой, во мху, под корой, камнями, в норах других животных, жилище человека.

Для них характерно слияние головы и груди в одну единицу - головогрудь (как и у многих арахнид), а также наличие лишь шести пар конечностей - хелицер, педипальп и четырех пар ходильных ног. На концах хелицер открываются ядовитые железы. Дыхание

осуществляется посредством листовидных легких или трахеи. Пауки способны продуцировать несколько типов паутины.

Паразитических видов среди пауков нет. Все они являются хищниками. Пауки представляют опасность для человека как ядовитые животные. В Средней Азии, Крыму и в Одесской области, в Иране и Афганистане встречается паук-каракурт (*Lathzodectus tredecimguttatus*), а в Туркмении - белый каракурт (*L. pallidus*), укусы которых могут быть иногда смертельными для человека. На американском континенте распространен каракурт (*L. mastans*), который также ядовит. Размеры самцов каракуртов составляют 4-7 мм в длину, самок - около 10-20 мм. Они обитают на полынной целине, пустошах, берегах арыков, склонах оврагов.

Пищеварительная система состоит из ротового отверстия, короткого пищевода, желудка, средней и задней кишки, заканчивающейся заднепроходным отверстием. Пища перетирается и частично переваривается в желудке. В среднюю кишку открывается проток железы, функционирующей одновременно в качестве печени и поджелудочной железы. Секрет этой железы расщепляет белки, углеводы и жиры.

Дыхательная система организована в виде жабр, располагающихся на ножках и ногочелюстях. Мелкие ракообразные (циклопы и др.) дышат через покровы тела. Нервная система представлена парным надглоточным ганглием, подглоточным ганглием и Многие виды паукообразных - хищники, растительноядные существа, сапрофиты и паразиты. Некоторые виды сольпуг, скорпионов и пауков являются ядовитыми животными. Свободножи-вущие формы клещей имеют значение в конверсии гумуса, тогда как паразитические виды являются возбудителями кожных болезней или переносчиками трансмиссивных болезней.

Отряд Сольпуги (*Solifugae*). Представители этого отряда характеризуются хорошо расчлененным телом, размером 10-70 мм. Известно 700 видов. Являются обитателями аридных зон обоих полушарий, кроме Австралии, Больших океанических островов и Мадагаскара. Встречаются в Средней Азии, Крыму, на Кавказе.

Сольпуги отличаются от всех арахнид очень мощными головогрудью, двухчленными хелицерами и большими сенсорными педипальпами, состоящими из 7 сегментов. Брюшко состоит из 11 сегментов. Зрение очень хорошее.

Имеет развитую трахеальную систему. Трахеи по размерам больше, чем у других арахнид.

Сольпуги раздельнополы. Имеется половой орган, обеспечивающий введение сперматофоры в вульву самки. Живородящие.

Ведя ночной хищный образ жизни, они нападают с помощью хелицер. Не имеют ядовитых желез, но их укусы для человека очень болезненны.

Отряд Скорпионы (*Scorpiones*). Скорпионы - древнейшие организмы среди наземных членистоногих. Известно около 700 видов скорпионов, относящихся к 6 семействам. Они распространены на территориях с теплым климатом. Особенно богата скорпионами фауна Индии, где насчитывают более 80 видов. В странах Средиземноморья обитает средиземноморский скорпион. В Закавказье, Нижнем Поволжье и в Средней Азии встречается пестрый скорпион, в Крыму - крымский, на Черноморском побережье Кавказа - итальянский скорпион.

Длина скорпионов составляет обычно 5-17 см, некоторые формы достигают 20 см (рис. 104). Тело их разделено на головогрудь и брюшко. На головогрудь имеется пара средних и несколько пар боковых глаз. Хелицеры небольшие, но педипальпы очень мощные. Брюшко состоит из передней и задней частей. В последнем членике задбрюшной нервной цепочкой. Хорошо развиты органы осязания, обоняния, зрения Пищеварительная

система состоит из трех отделов - пред-кишечника, среднего кишечника и заднего кишечника. Лишь средняя кишка имеет пищеварительный эпителий. Рот ведет в предкишку, передняя часть которой является глоткой. У некоторых пауков дистальная часть глотки увеличивается и действует в качестве сосущего органа. Благодаря этому пищеварительные соки переходят в пищевой тракт. Средний кишечник имеет много дивертикулов, в которых происходит переваривание. Задний кишечник, или ректум, заканчивается анусом. Большинство арахнид являются плотоядными.

Дыхательная система представлена листовидными легкими (книжкой легких) или трахеями. Иногда встречается сочетание легких с трахеями. Легкие паукообразных соответствуют жабрам ракообразных. Трахеи построены в виде трубочек, подходящих ко всем органам.

Кровеносная система является открытой с дорсальным сердцем, артериями, венами и кровяными синусами.

Выделительная система разнообразна. Одни имеют мальпигиевы сосуды, другие - коксальные железы, третьи - обе эти структуры. Железы, продуцирующие у пауков паутину, являются модифицированными нефридиями.

Нервная система состоит в основном из массы ганглиев, окружающих переднюю часть пищеварительного тракта, и нервных пучков. Паукообразные обладают многими органами чувств, включая глаза и тактильные волоски.

Паукообразные являются раздельнополыми животными с резко выраженным половым диморфизмом. Представители многих видов показывают развитые образцы полового поведения, тогда как фаланги просто спариваются без предварительной активности. Кроме скорпионов, все паукообразные откладывают яйца.

Класс Паукообразные классифицируют на 16 отрядов, 5 из которых известны лишь по ископаемым остаткам. Среди существующих отрядов медицинское значение имеют отряды Фаланги, или Сольпуги (*Solifugae*), Скорпионы (*Scorpiones*), Пауки (*Aranei*), Разные клещи (*Acarina*).

Полы раздельны. Половой диморфизм заметен, самцы часто крупнее самок, однако встречаются гермафродитизм и партеногенез. Большинство ракообразных вылупляется из яиц в форме, заметно отличающейся от взрослых особей, и проходит в своем развитии стадию свободно плавающих личинок.

Ракообразных классифицируют на пять подклассов.

Экономическое значение имеют речные раки, крабы, омары, креветки и некоторые другие членистоногие. Медицинский интерес имеют представители подкласса низших раков (*Entomostraca*), среди которых циклопы и другие организмы являются промежуточными хозяевами некоторых плоских и круглых червей, а также представители подкласса высших раков (*Melacostracd*), среди которых пресноводные раки и крабы являются промежуточными хозяевами легочного сосальщика и клонорхиса.

ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОВЫЕ (*CHELICERATA*)

Класс Паукообразные (*Arachnidea*)

В классе Паукообразные насчитывают свыше 35 000 видов животных (скорпионов, пауков, клещей и др.). Кроме нескольких видов водных клещей, все паукообразные являются наземными животными. Они заселяют самые различные территории - от пустынь до влажных лесов.

Длина тела паукообразных составляет от 0,1 до 17 см. Для них характерны хитиновый скелет и сомкнутые конечности. Тело расчленено на две части - головогрудь и

брюшко. Специфической чертой является наличие на головогрудь шести пар конечностей. Первая пара конечностей - это хелицеры. У некоторых видов конечности этой пары используются для захвата и пережевывания пищи. У пауков в этих конечностях содержатся мешки с ядом. Вторая пара конечностей - это педипальпы. Они также служат для захвата и пережевывания пищи. У пауков дистальные сегменты педипальп действуют в качестве половых органов, остальные четыре пары конечностей являются рабочими (ходильными). У многих видов конечности модифицированы в тактильные органы, а у отдельных видов на третьей паре локализуются специальные копуляторные органы. Некоторые клещи имеют меньшее количество конечностей (даже может быть две или три пары). Брюшко у любых паукообразных (скорпионы, сольпуги, пауки) построено из сегментов, которые различаются по строению в зависимости от вида. У некоторых форм брюшко очень удлинено. У других оно укорочено с едва заметной сегментацией. Брюшко клещей сомкнуто с головогрудью, тогда как у пауков оно сомкнуто с ближайшей педиколой.

Выделительная система состоит из двух пар желез, располагающихся в головном отделе тела (видоизмененные метанефридии).

Кровеносная система состоит из сердца, полостей (лагун) и сосудов. Некоторые высшие раки содержат гемоцианин в крови, низшие раки - гемоглобин. насекомых довольно обычен партеногенез, хотя нормальная половая репродукция в определенные интервалы встречается даже среди партеногенетических видов. У большинства членистоногих мужские половые клетки переносятся в полость брюшка самок, где позднее оплодотворяют яйцеклетки.

Рост членистоногих характеризуется периодичностью, так как происходит во время линек. У ряда членистоногих молодые формы сходны со взрослыми, но часто они очень различны. Например, личинки насекомых очень отличаются от взрослых форм.

Значение членистоногих в природе исключительно большое. Многие из них играют очень важную роль в патологии человека, являясь паразитами, переносчиками или хозяевами возбудителей болезней, ядовитыми животными.

Классификация артропод очень сложна, поскольку среди них существует много филогенетических линий. Наиболее популярная систематизация членистоногих заключается в том, что их классифицируют на три подтипа: Жабернодышащие (*Branchiata*) с классом Ракообразные, Хелицеровые (*Chelicerata*) с классами Меростомовые и Паукообразные, и Трахейнодышащие (*Tracheata*) с классами Многоножки и Насекомые.

Паразит локализуется в роговом слое эпидермиса. Болезнь характеризуется изнуряющим зудом на пораженных участках тела (между пальцами, под мышками, на животе, в промежности), а также истощением. Расчесы могут загрязняться микробами, что сопровождается воспалительными явлениями.

Диагноз устанавливают путем обнаружения клещей в проделываемых ими ходах в коже. Профилактика является личной и общественной. Личная - соблюдение гигиенических правил, особенно после контактов с больными, общественная - выявление и лечение больных, дезинфекция предметов, принадлежащих больным, соблюдение санитарных правил в общественных местах, санитарно-просветительская работа. Отряд Паразитиформные клещи (*Parasitiformes*). В составе этого отряда насчитывают свыше 10 000 видов, среди которых встречаются как свободноживущие и комменсалы, так и паразитические виды. Клещи этого отряда раздельнополы. Копуляция одних происходит Классификация клещей, принадлежащих к этому отряду, очень сложна. По одной из Медицинское значение иксодовых клещей заключается в том, что они являются не только переносчиками, но и резервуарами возбудителей ряда опасных болезней человека. Кроме

того, в качестве эктопаразитов они паразитируют на кожных покровах, вызывая воспалительные явления, иногда даже лихорадку.

Семейство Собственно иксодовые клещи, или иксодиды (*Ixodidae*). Для этого семейства клещей характерен очень широкий круг хозяев-прокормителей. Их ротовые органы способны обеспечить длительную фиксацию на коже, у них хорошо развит гипостом. Взрослые формы питаются на крупных животных, личинки и нимфы - на мелких. После насыщения (питания) размеры достигают до 2-3 см. Это облигат-ные гематофаги. Перерывы между кормлением достигают от нескольких месяцев до нескольких лет. Ценность пищи (крови) составляет гемоглобин. Эти клещи могут использовать трех хозяинов. Личинка и нимфа нападают на ящериц, грызунов, птиц, а половозрелые - на домашних и диких животных (лисы, зайцы и др.). Медицинское значение имеют несколько видов. Являются переносчиками вирусов, бактерий, риккетсий простейших.

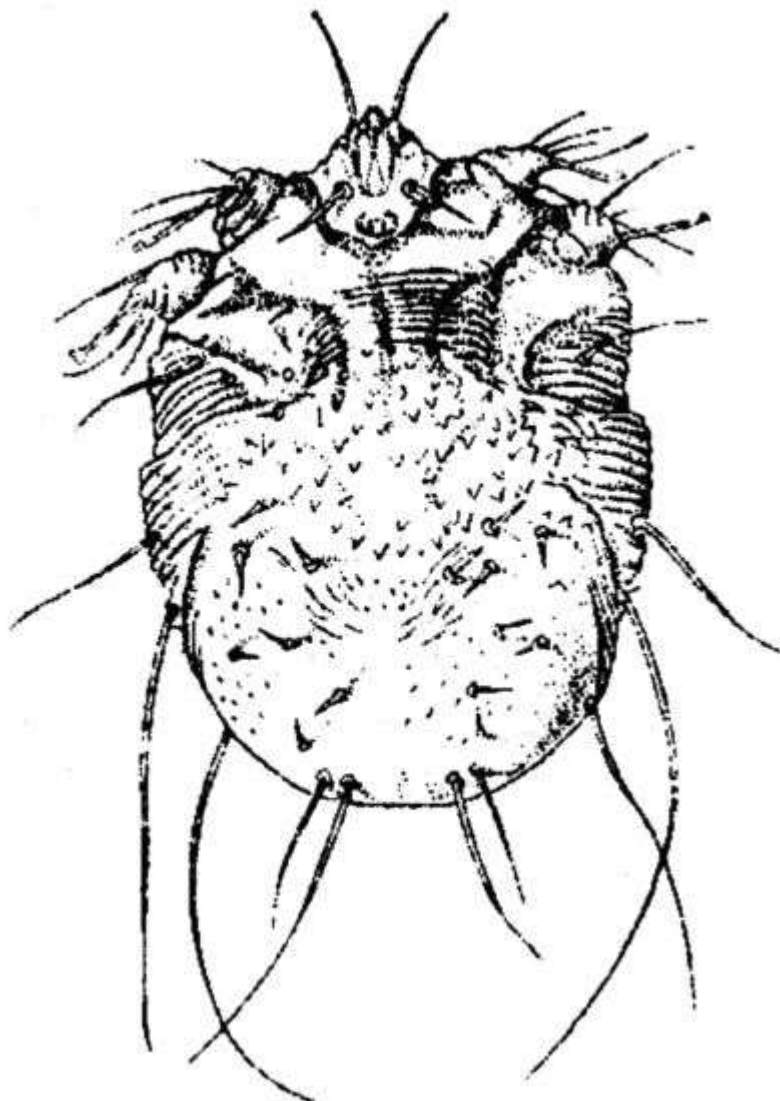


Рис. 105. Чесоточный клещ

Помимо *A. siro*, человек может заразиться также паразитическими клещами других видов, паразитирующих на разных млекопитающих (домашних и диких). Однако эти клещи, внедряясь в кожу, не проделывают в ней ходов и не откладывают яиц, в результате

чего вызываемая ими чесотка очень легко проходит и при устранении источника заражения стихает.

Краснотелковые клещи (краснотелки) рода *Trombidium* - хищные клещи на стадиях нимфы и имаго, однако в личиночной стадии являются паразитами, которые могут нападать на человека, вызывая раздражение кожи, или передавать возбудителя риккетсий японской речной лихорадки «цуцугамуси», регистрируемой в Юго-Восточной Азии, на островах Тихого океана, и являются природно-очаговой инвазией.

Резервуарным хозяином этих риккетсий служат грызуны и насекомоядные животные, от которых заражаются личинки краснотелковых клещей. Личинки на организмах-резервуарах питаются несколько раз. В дальнейшем риккетсии передаются через яйца к личинкам следующих поколений. Последние являются заразительными для человека.

Отряд Паразитиформные клещи (*Parasitiformes*). В составе этого отряда насчитывают свыше 10 000 видов, среди которых встречаются как свободноживущие и комменсалы, так и паразитические виды.

Форма тела - от округлой до эллиптической. Размеры клещей колеблются от микроскопических до нескольких миллиметров. Тело покрыто растяжимой хитиновой оболочкой.

У этих клещей головогрудь и брюшко либо недостаточно разделены, либо полностью слиты. Головогрудь представляет собой слившиеся шесть сегментов, несущих конечности, в брюшной части располагаются анальный щиток с анальным отверстием и половой щиток с половым отверстием. Хелицеры и педипальпы принимают участие в образовании сложного ротового аппарата - гнатемы, отличающегося по строению от такового акариформных клещей. Основные гнатемы (склеритное кольцо) составляют сросшиеся и прикрепленные к головной части тазики педипальп. Из гнатемы выступают хелицеры, а в середине имеется сосательный конус (эпистом), который продолжается в глотку. Гнатема очень подвижна. Хелицеры состоят из трех члеников. У самцов многих видов они выполняют роль копулятивных органов, с помощью которых переносят сперматофор в половое отверстие женских особей.

Пищеварительная система состоит из рта, который продолжается в глотку, пищевода и желудка. В пищевод открывается пара слюнных желез. Являясь кровососущими животными, они переваривают кровь относительно медленно.

Дыхательная система представлена располагающимися по обеим сторонам тела перитремальными склеритами, открывающимися дыхальцами трахей.

Выделительная система представлена мальпигиевыми сосудами.

Нервная система представлена ганглиями нервной цепочки и головным мозгом, слившимися в одну структуру. Развито осязание и обоняние, но глаза у многих видов отсутствуют.

Клещи этого отряда раздельнополы. Копуляция одних происходит на земле, других - на хозяине. У самок массивный яичник открывается в половое отверстие на первых двух тазиках.

Для клещей этого отряда характерны довольно сложные циклы развития с метаморфозами (яйцо, личинка, нимфа и имаго) и сменой хозяев. Личинки отличаются от последующих стадий тем, что имеют по три пары конечностей, а их дыхание осуществляется поверхностью тела. Нимфа обладает уже четырьмя парами конечностей, дышит с помощью трахей. Половое отверстие еще не развито. Стадия нимфы может повторяться несколько раз. Линяя, нимфы превращаются в имаго. Самец вводит гипостом в половое отверстие самки, которое «растирается» хелицерой для облегчения вступления

сперматофора. После оплодотворения самец вскоре погибает. Вслед за оплодотворением самка достигает больших размеров, после чего она покидает хозяина и откладывает яйца в трещинах земли, под листьями, камнями. У иксодид самки продуцируют яйца вплоть до самой смерти. У аргасовых смерть самок наступает через несколько отложенных яиц. Яйца созревают, как правило, в течение 4-5 недель, но при неблагоприятных температурных условиях и недостаточной влажности процесс затягивается до нескольких месяцев. После выхода из яйца личинка ищет хозяина, на котором она паразитирует. Насытившись кровью хозяина, она падает на землю, с которой переходит уже на постоянного хозяина. Затем она ищет нового хозяина, и так все продолжается несколько раз, после чего она достигает зрелого состояния.

Кроме полового размножения, у некоторых видов встречается партеногенез, причем либо в облигатной форме, либо факультативной во время сверхпродукции женских особей.

Организмы этого отряда очень широко распространены в самых различных географических зонах - от арктических до тропических широт, причем их экология зависит от свойств хозяина. Если клещи паразитируют на одном хозяине, то в этом хозяине и происходит весь цикл развития. При паразитировании на двух хозяевах первый хозяин является прокормителем личинки и нимфы, второй - имаго. При паразитировании на трех хозяевах развитие усложняется, каждая стадия ищет своего хозяина, а процесс может затягиваться на несколько лет. Время жизни клещей составляет от нескольких месяцев до 25 лет и даже более. С эпидемиологической точки зрения важно подчеркнуть, что виды клещей, которые живут постоянно на одном хозяине, в процессе своего развития не могут распространять болезни (инфекции). Напротив, те, которые переходят с одного хозяина на другого, являются переносчиками инфекций.

Классификация клещей, принадлежащих к этому отряду, очень сложна. По одной из классификаций в пределах этого отряда выделяют надсемейства иксодовых клещей (*Ixodoidea*), гамазодных клещей (*Gamasoidea*) и уропода (*Uropodoidea*). Все иксодовые клещи являются кровососущими паразитами наземных позвоночных, включая человека, гамазодные клещи являются свободноживущими и паразитами позвоночных. Уроподы являются либо свободноживущими, либо паразитами беспозвоночных и растений.

Надсемейство Иксодовые клещи (*Ixodoidea*) - это группа организмов, насчитывающая около 1000 видов и состоящая из двух семейств, - собственно иксодовые клещи, или иксодиды (*Ixodidae*), и аргасовые клещи, или аргасиды (*Argasidae*). Будучи подстерегающими кровососущими паразитами позвоночных, первые являются пастбищными формами, вторые - убежищными. Собственно иксодовые клещи встречаются в различных климатических зонах, где есть пастбища для скота (кроме Антарктиды), тогда как аргасовые больше распространены в зонах с жарким и сухим климатом (рис. 106).

Для клещей этого надсемейства характерны крупные размеры, вплоть до 4-5 мм. После питания размеры самок увеличиваются почти вдвое. Хитиновый покров самцов содержит щиток на дорсальной поверхности тела, у самок щиток локализуется в передней части. Ротовой аппарат составлен основаниями педипальп, боковыми четырехчленными пальцами и хоботком с выростом (гипорстомом), снабженным острыми зубами. На концах хелицер имеются острые зубцы. С помощью хелицер клещи прокалывают кожу жертвы.

Самки иксодовых клещей очень плодовиты, откладывая до 15 000-17 000 яиц обычно в почву. Из яиц образуются личинки, из которых развиваются нимфы (одно поколение), а из последних - имаго. Стадии развития сменяются одна на другую лишь после кровососания. Иксодовые клещи могут быть одно-, двух- и трех-хозяинными. Для личинок хозяином-прокормителем являются мелкие дикие позвоночные животные

(грызуны и насекомоядные), для взрослых форм - крупные животные (крупный рогатый скот) и человек.

Медицинское значение иксодовых клещей заключается в том, что они являются не только переносчиками, но и резервуарами возбудителей ряда опасных болезней человека. Кроме того, в качестве эктопаразитов они паразитируют на кожных покровах, вызывая воспалительные явления, иногда даже лихорадку.

Семейство Собственно иксодовые клещи, или иксодиды (*Ixodidae*). Для этого семейства клещей характерен очень широкий круг хозяев-прокормителей. Их ротовые органы способны обеспечить длительную фиксацию на коже, у них хорошо развит гипостом. Взрослые формы питаются на крупных животных, личинки и нимфы - на мелких. После насыщения (питания) размеры достигают до 2-3 см. Это облигат-ные гематофаги. Перерывы между кормлением достигают от нескольких месяцев до нескольких лет. Ценность пищи (крови) составляет гемоглобин. Эти клещи могут использовать трех хозяинов. Личинка и нимфа нападают на ящериц, грызунов, птиц, а половозрелые - на домашних и диких животных (лисы, зайцы и др.). Медицинское значение имеют несколько видов. Являются переносчиками вирусов, бактерий, риккетсий простейших.

Собачий клещ (*Ixodes ricinus*) - переносчик туляремии и некоторых энцефалитов, служит также резервуаром туляремиальных бактерий, поддерживая природные очаги туляремии.

Клещи этого вида являются обитателями кустарников, лиственных и хвойных лесов в Европейской части России, а также Западной Европы и Северной Америки. Паразитируют на диких и домашних млекопитающих, а также на человеке.

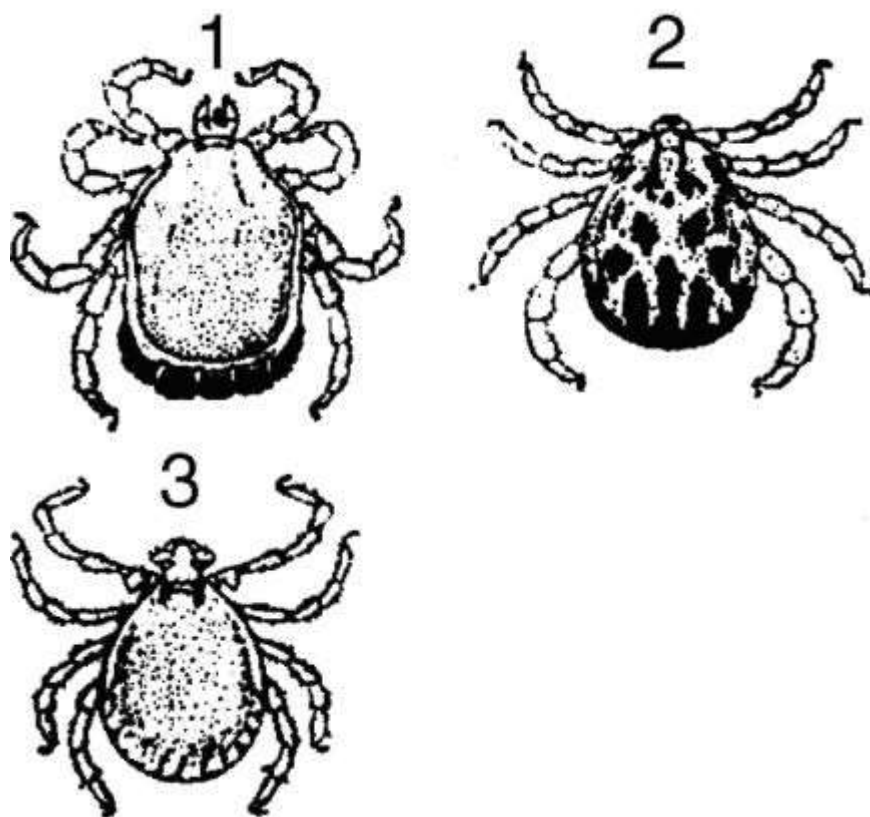


Рис. 106. Клещи:

1 - *Ixodes persulcatus*;

2 - *Dermacenter pictus*; 3 - *Ornithodoros papillipes*

Характерными свойствами этих клещей являются длина самок до 4 мм, самцов - до 2,5 мм, овальная форма, коричневый цвет и наличие на спинной поверхности самцов большого щитка, самок - небольшого щитка с преобладанием мягких покровов, что обеспечивает увеличение размеров тела при кровососании.

Таежный клещ (*Ixodes persulcatus*) - переносчик и природный резервуар возбудителя таежного или весенне-летнего энцефалита. Клещи этого вида являются обитателями таежных лесов в Сибири и на Дальнем Востоке. Известны сообщения об обнаружении их и в Европе. Морфологические свойства таежного клеща сходны с таковыми собачьего клеща, но развитие является более сложным.

Характер развития определяется тем, что паразитирует на трех хозяевах, причем каждая стадия паразитирует на разных животных. В частности, личинки кормятся на грызунах, ежах и птицах, после чего опадают на почву, где подвергаются линьке. Нимфы паразитируют (кормятся) на бурундуках, которые являются основными источниками вируса энцефалита, белках и зайцах. Взрослые формы паразитируют на крупном рогатом скоте, диких животных (лоси, олени) и человеке. Известно, что энцефалитный вирус может передаваться от одних клещей к другим трансвариально (через яйца от самок).

Дермацентор (*Dermacentor pictus*) - переносчик и резервуар возбудителя туляремии. Обитает в лиственных и смешанных лесах.

Дермацентор (*Dermacentor marginatus*) - переносчик и резервуар возбудителей туляремии, риккетсиозов и бруцеллеза. Является обитателем степных зон.

Дермацентор (*Dermacentor muttali*) - переносчик и резервуар спирохет (возбудителей клещевого сыпного тифа). Является обитателем лесов Западной Сибири и Забайкалья.

Семейство Аргазовые клещи, или аргазиды (*Argasidae*). Для аргазид характерно то, что они являются обитателями закрытых убежищ, нор животных, сараев, жилых и нежилых помещений. Их хозяевами служат многие виды рептилий, птиц, млекопитающих в районах с теплым и тропическим климатом, пустынях и полупустынях.

Эти клещи характеризуются серой окраской, не имеют щитков, обладают ртом, расположенным вентрально. Самки откладывают намного меньшее количество яиц по сравнению с иксодидами, но по несколько раз в жизни.

Метаморфозы этих клещей довольно сложны и определяются тем, что в цикле развития имеется три и более нимфальных стадии. Кроме того, развитие из-за отсутствия прокормителей может очень растягиваться во времени, вплоть до 20-28 лет. Могут голодать до 10-13 лет. Длительность жизни составляет около 20-28 лет. Медицинское значение имеют поселковый клещ и некоторые другие виды.

Поселковый клещ (*Ornithodoros papillipes*) - переносчик и резервуар возбудителя (спирохет) клещевого возвратного тифа, встречающегося в Средней Азии, Индии, Иране, Афганистане. Служит также эктопаразитом.

Длина самцов 3,4 мм, самок - 3,2 мм. Нет глаз. Паразитирует (кормится) на шакалах, дикообразях, крысах, песчанках и других животных, которые являются резервуаром спирохет. Кроме того, паразит кормится на домашних животных (крупный рогатый скот, лошади, собаки, кошки) и человеке. Способны к длительному (до 10 лет и более) голоданию.

Заражение человека клещевым возвратным тифом происходит в результате укуса клещей при ночевках в местах, где они обитают.

Надсемейство Гамазоидные клещи (*Gamasoidea*) - это группа очень мелких свободноживущих хищных или многоядных животных, обитающих в почве, лесной подстилке, гниющих остатках и в организме животных, паразитирующих на позвоночных. Предполагают, что медицинское значение имеют птичий клещ (*Dermanyssus gallirae*), мышинный клещ (*Allodermanyssus sanguinaus*) и крысиный клещ (*Ornithonyssus bacoti*).

Поскольку в организме гамазоидных клещей обнаруживали вирусы, риккетсии, бактерии, то считают, что они принимают участие в переносе возбудителей вирусных энцефалитов, риккетсиозных тифов, туляремии, чумы, Q-лихорадки. Однако в целом их роль в патологии человека еще не изучена достаточно.

Защита от клещей сводится к использованию специальной одежды, мазей и других средств. Общественные мероприятия против клещей подразумевают их уничтожение, разрушение их убежищ и другие мероприятия.

10.3 ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ (*TRACHEATA*)

Класс Насекомые (*Insecta*)

В пределах этого подтипа классифицируют наземных членистоногих, в частности, многоножек и насекомых, способных к воздушному питанию с помощью трахейной системы. Помимо трахейной системы, возможность существования этих организмов на суше обеспечивается плотными наружными покровами, исключая испарение воды из их тела. Выделительная система также обеспечивает экономию воды в клетках. У трахейнодышащих имеется «жировое тело», обеспечивающее в результате окисления жира получение необходимого количества воды.

Все членистоногие раздельнополы, у многих из них встречается наличие внутреннего оплодотворения. Гермафродитизм очень редок. У организмов этого подтипа выражена цефализация, все они имеют голову, строение которой практически однотипно. На голове одна пара усиков (антенн).

Подтип классифицируют на два класса. По другим классификациям на два надкласса - многоножки (*Myriapodd*) и насекомые (*Insecta*). Некоторые представители многоножек являются ядовитыми животными, например сколопендры. Большое медицинское значение имеют насекомые.

Прежде всего, насекомые являются высшими беспозвоночными животными. Этот класс самый многочисленный по количеству входящих в него видов (1 000 000). Организмы этого класса в основном являются обитателями суши, особенно тропиков. Однако многие проводят часть жизни в пресной воде, некоторые виды развиваются даже в горячих источниках при температуре порядка 52 °С, другие - 40 °С. Небольшое число видов живет и проходит все стадии развития в океане. Можно сказать, что им нет равных в приспособленности к жизни в разных условиях.

Размеры насекомых очень разнообразны - от микроскопических до 20-26 см в длину. Их тело покрыто хитинизированной оболочкой, под которой располагается слой эпителия, и расчленено на голову, грудь и брюшко, причем грудь и брюшко сегментированы. Грудь состоит из трех сегментов, каждый из которых несет по одной паре ног. Она является локомоторным центром насекомых. У большинства видов второй и третий сегменты несут по одной паре крыльев. Встречаются также насекомые с редуцированными крыльями или бескрылые. В зависимости от видовой принадлежности брюшко может состоять из 6-12 сегментов.

Пищеварительная система представлена ртом и кишечником, состоящим из передней, средней и задней кишки. Рот построен по-разному у различных видов

насекомых, что зависит от способа их питания. Существуют грызущие, лакающие, колющие и сосущие ротовые органы. Имеются слюнные железы, протоки которых открываются в рото-

вую полость. Переваривание пищи происходит в средней и задней кишке. Задняя кишка переходит в анальное отверстие.

Дыхательная система состоит из системы трахей.

Кровеносная система развита плохо. Имеются трубчатое сердце и крупный сосуд (аорта), располагающиеся на спинной стороне насекомых. В сосудах заключаются гемолимфа, содержащая клетки-фагоциты, функции которой ограничены транспортировкой питательного вещества и продуктов метаболизма.

Выделительная система состоит из мальпигиевых сосудов, представляющих собой тонкие выросты кишечника. Через эти выросты продукты метаболизма поступают в заднюю кишку. Выделительной способностью обладает также жировое тело, в котором концентрируются кристаллики мочевой кислоты, являющиеся основным продуктом метаболизма насекомых.

Нервная система организована в виде головного мозга (надглоточных ганглиев) и брюшной нервной цепочки, состоящей из под-глоточного узла, а также грудных и брюшных ганглиев. Головной мозг состоит из трех частей, в одной из которых содержится так называемое «грибовидное тело», состоящее из ассоциативных клеток. С головным мозгом связаны нейросекреторные клетки, секретирующие гормон, который активирует другие железы, контролирующие линьку и развитие взрослых форм. Ведущим органом чувств насекомых является зрение, хотя развиты и другие органы чувств, объединяющиеся в систему анализаторов. Глаза сложные. Насекомые способны различать цвета и объемность предметов.

Поведение насекомых очень разнообразно и основано на рефлексах, а также реакциях на раздражители и имеет характер наследственно детерминированных инстинктов.

Насекомые - раздельнополые животные с выраженным половым диморфизмом. У большинства видов имеется по паре гонад (яичников и семенников). Большинство насекомых откладывает яйца. Оплодотворение является внешним. Развитие происходит с метаморфозами (яйцо, личинка, нимфа или куколка, взрослое насекомое). У некоторых видов часто встречается партеногенез.

Роль насекомых в биосфере исключительно велика, ибо они принимают участие во многих круговоротах веществ, в почвообразовательных процессах, в опылении цветковых растений. Ряд видов насекомых имеет большое хозяйственное значение (пчелы, тутовый шелкопряд и другие одомашненные насекомые). Многие насекомые являются вредителями полей, садов и огородов. Однако жизнь многих видов насекомых связана с теплокровными животными и человеком. Медицинское значение имеют насекомые-эктопаразиты (вши, блохи, клопы), эндопаразиты (оводы) и кровососущие насекомые (комары, москиты, слепни, мошки и др.).

Отряд Вши (*Anoplura*, или *Siphunculata*) - это мелкие бескрылые кровососущие насекомые, являющиеся эктопаразитами человека и многих животных. Ротовые органы этих насекомых способны прокалывать кожу и высасывать кровь. Насчитывают более 300 видов вшей, обитающих (паразитирующих) на разных млекопитающих. Для них характерна узкая специфичность применительно к хозяину.

На человеке и обезьянах паразитируют три вида вшей из семейства *Pediculidae*, причем два из них принадлежат к роду *Pediculus* и один - к роду *Phthirus*. К роду *Pediculus* относятся платяная (*P. humanus vestimenti*) и головная (*P. humanis capitis*) вошь, к роду *Phthirus* - лобковая вошь (*P. pubis*). Продолжительность

жизни платяной воши 1,2-2 месяца, головной - 1 месяц, лобковой - 3 недели. Эти вши распространены повсеместно (рис. 107).

При завшивленности возникает особое патологическое состояние (педикулез). Вши являются также переносчиками возбудителей сыпного и возвратного тифов. Вши, как и болезни, возбудителей которых они переносят, в длинной истории человечества являются спутниками войн и голода, связанных обычно со скоплениями огромных человеческих масс, истощением организмов, нарушениями санитарного благополучия. Питание вшей происходит по несколько раз в день.

Поверхность тела имеет серую окраску. Голова короткая и снабжена небольшим глазками, позволяющими лишь воспринимать свет и реагировать на него. Грудь и брюшко разделены, причем брюшко шире груди. Задний конец тела самцов округлен, а самок несколько раздвоен. Хорошо развиты органы обоняния (усики). Описана избирательная способность вшей этого вида к тем или иным людям.

Обитают преимущественно на голове человека. Питаются только кровью человека, питание повторяется 2-3 раза в сутки. Способны выдерживать голодание в течение нескольких дней.

Жизненный цикл вшей этого вида несложен. Самки откладывают (приклеивают) зрелые яйца (гниды) на волосы человека, развитие которых происходит на его теле в течение 2-3 недель. Из яиц выходят личинки, развивающиеся в течение нескольких стадий (линек). Последняя стадия развивается в половозрелые формы.

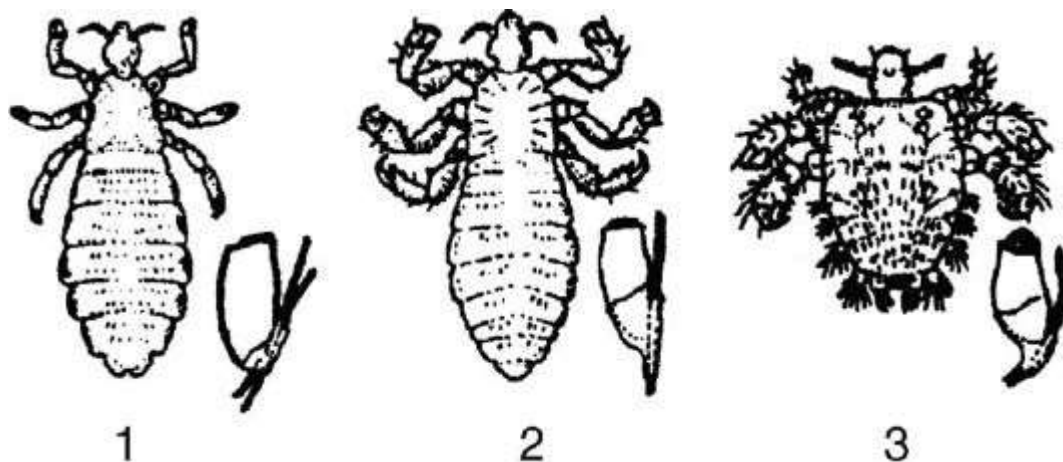


Рис. 107. Вши и их яйца (гниды): 1 - головная; 2 - платяная; 3 - лобковая

Головная вошь (*P. h. capitis*) - насекомое, имеющее удлинённую форму тела, размеры которого составляют 2-3 мм в длину для самца и 3-4 мм для самки.

Продолжительность жизни взрослых форм вшей этого вида составляет 27-38 дней. Поскольку самка за свою жизнь может отложить до 300 яиц, то это ведет к быстрой и массивной завшивленности людей, живущих в антисанитарных условиях и лишенных возможности придерживаться гигиенических правил.

Головная вошь является переносчиком возбудителя (спирохет) возвратного (вшивого) тифа. Человек заражается, втирая при расчесах зудящих мест в кожу спирохеты из раздавленных при этом вшей.

Платяная вошь (*P. h. vestimenti*) - насекомое, сходное по форме тела и размерам с головной вошью.

Отличается беловатым цветом поверхности тела, несколько более тонкими и длинными усиками.

Жизненный цикл такой же, как и у головной вши, а длительность его во времени составляет примерно 60 дней. На протяжении жизни, время которой составляет около двух месяцев, самка откладывает около 250-300 яиц.

Платяные вши чрезвычайно чувствительны к колебаниям температуры, которая в 36-37 °С является оптимальной для них, а 44 °С - уже губительной. Обитает на белье и одежде человека, особенно в складках.

Являются переносчиками возбудителя (спирохет) возвратного тифа и возбудителями (риккетсий) сыпного тифа. Человек заражается, втирая в расчески кожи раздавленных вшей, содержащих возбудителей болезней.

Лобковая вошь, или площади (*P. pubis*), - это мелкая вошь, характеризующаяся широким телом, длина которого у самцов равна всего лишь 1 мм, а самок - 1,5 мм и длинной головой. Площади обитают на лобке, веках, в помышечных ямках.

Вши этого вида менее плодовиты. Самки за время жизни (17-26 дней) откладывают примерно 50 яиц. Длительность жизненного цикла составляет 2-3 недели.

Площадь является эктопаразитом человека, вызывающим раздражение кожи. В переносе возбудителей болезней участия не принимает.

Предупреждение завшивленности заключается в соблюдении правил личной гигиены. Общественная профилактика завшивленности состоит в санитарных мероприятиях в банях, парикмахерских и других местах общественного пользования.

Отряд Блохи (*Aphaniptera*) - это бескрылые насекомые, являющиеся эктопаразитами птиц, млекопитающих, включая человека. Распространены повсеместно. Отряд немногочислен. Известны человеческая блоха, кошачья блоха, собачья блоха, а также блохи грызунов (сусликов, крыс).

Для блох характерно строение тела, способствующее их быстрому передвижению в шерстном покрове хозяина. Задняя пара ног, будучи длиннее других, обеспечивает прыжки блох. Кроме того, характерно строение ротовых органов, позволяющих прокалывать кожу хозяина и кровососание. Тело блох покрыто волосками равной толщины.

Раздельнополые. Самки крупнее самцов. Не являясь специфическими для хозяина, блохи питаются кровью разных животных, переходя с одного вида на другой.

Жизненный цикл осуществляется с метаморфозом (яйцо, личинка, куколка, взрослая особь) и составляет около 18-20 дней. Самки откладывают, а точнее выбрасывают яйца на землю, из которых развиваются червеобразные личинки. Последние развиваются далее в земле или мусоре в куколки, из которых после третьей линьки выходят взрослые формы. Единственным источником пищи служит кровь.

Ряд видов блох из разных родов имеет медицинское значение.

Человеческая блоха (*Pulex irritans*) - паразит человека, но может паразитировать и на домашних животных (собаках, кошках, лошадях). Размеры блох этого вида достигают до 3-4 мм в длину (рис. 108). Яйца откладывают в щели полов, в ворс старых ковров, в кучи мусора и др.

Являются переносчиками возбудителя чумы.

Блохи рода *Neopsylla* - широко распространены на разных континентах. Заражаются от крыс, мышей, сусликов, тушканчиков, полевок и других грызунов - носителей чумных бактерий, в результате чего становятся переносчиками чумы.

Блохи переносят также риккетсии и туляремийные бактерии от животных к человеку.

Блоха *Dermatophilns penetrans* - кожный эндопаразит животных - грызунов и человека. Обитатель африканского континента и о. Мадагаскар. Оплодотворенные самки проникают под кожу хозяина, где кормятся. В результате этого образуются кожные язвы, часто гноящиеся и длительно не заживающие. Блохи «выстреливают» яйца через язвы во внешнюю среду. Борьба с блохами осуществляется на основе общих санитарно-гигиенических правил.

Отряд Полужесткокрылые, или Клопы (*Hemiptera*), - это крылатые насекомые, характеризующиеся тем, что их передние крылья, превращенные в надкрылья, представляют собой хитинизированные прозрачные перепонки. В составе отряда насчитывают свыше 30 000 разных видов, широко расселенных во всех зонах земного шара. Наибольшее число видов обитает в тропических и субтропических регионах.

Для всех клопов характерен колюще-сосущий ротовой аппарат. Они питаются соками растений или кровью животных. Развитие их происходит с метаморфозами. Отряд классифицируют примерно на 50 семейств. Медицинское значение имеют постельные клопы (семейство *Cimicidae*) и триатомиды (семейство *Reduviidae* или *Triatomidae*).

Постельные клопы (семейство *Cimicidae*). Среди клопов наиболее распространен постельный клоп *Cimex lectularius* (рис. 109), являющийся эктопаразитом и встречающийся повсеместно. Форма тела этих клопов овальная и уплощенная, размеры в длину составляют около 4,5-6,5 мм. Тело снабжено настоящими ходильными ногами. Хорошо развито обоняние. Имеются глаза. Плодовитость небольшая. Самки откладывают всего по 10-12 яиц, развитие которых происходит лучше при комнатной температуре. Жизненный цикл осуществляется с метаморфозом примерно в течение 1 месяца при наличии пяти линек. Время жизни взрослых форм составляет около 14 месяцев.

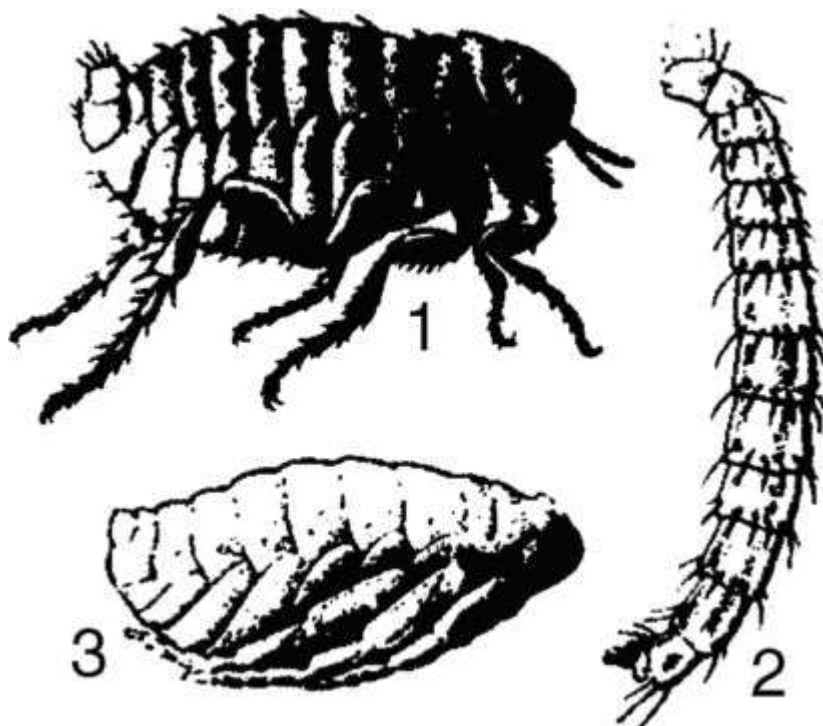


Рис. 108. Человеческая блоха: 1 - взрослая форма; 2 - личинка; 3 - куколка

Являясь типичными кровососущими насекомыми, клопы этого вида бескрылы и ведут ночной образ жизни. Они нападают на человека ночью (днем прячутся в квартирных щелях, в трещинах мебели). Прокалывая его кожу и вводя в нее слюну, они вызывают этим нестерпимый зуд, нарушающий нормальный сон. Данных о переносе этими клопами возбудителей инфекционных болезней нет, хотя предположения об этом

высказывались в научной литературе неоднократно. В любом случае наличие их свидетельствует об очень низком санитарном уровне жилищ.

Триатомовые клопы (семейство *Triatomi-dae*) - это довольно многочисленное семейство, представители которого отличаются от постельных клопов наличием развитых крыльев и иногда яркой окраской тела. Распространены в Южной Америке, являясь обитателями жилищ человека, скотных построек, нор животных и др.

Ряд видов триатомовых клопов (*Triatoma megistus*, *T. infestans*, *T. rubrofasciata* и др.) являются специфическими переносчиками американского трипаносомоза, или болезни Чагаса.

Нападают на человека ночью. Кожу прокалывают на лице, часто вокруг губ (откуда название - поцелуйный клоп), на шее, руках и сосут кровь. При питании на больных трипаносомозом людях заражаются трипаносомами (*T. cruzi*). В их организме происходит размножение трипаносом. Инвазионные формы выделяются вместе с выделениями клопов. Если выделения попадают на кожу здоровых людей, то трипаносомы через кожные повреждения (ранки, ссадины и т. п.) или слизистые носа, рта попадают в организм человека. Борьба с клопами сводится к уничтожению их с помощью общих санитарных мероприятий.

Отряд Таракановые (*Blattodea*) - крылатые насекомые, характеризующиеся уплощенным овальным телом, специфическими наружными покровами, конечностями бегательного типа и другими особенностями, обеспечивающими их по большей части ночной образ жизни. В составе отряда насчитывают свыше 2500 видов. Распространены повсеместно.

Развитие происходит с метаморфозами. Линек несколько. Чувствительны к повышенным температурам. Живут до 1 года.

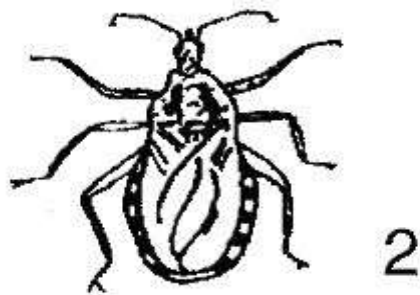
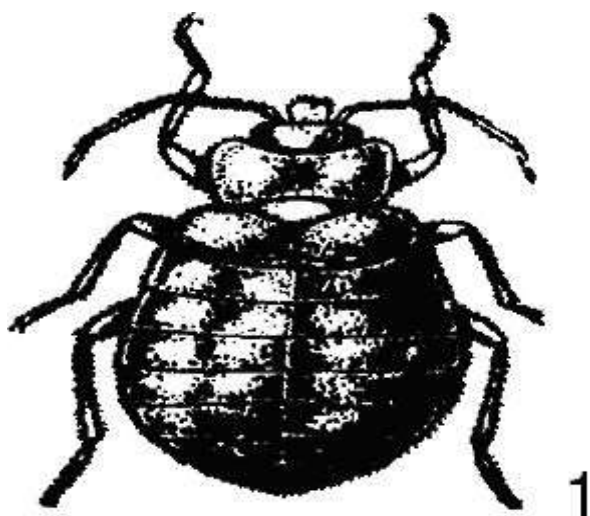


Рис. 109. Клопы:

1 - постельный клоп;

2 - поцелуйный клоп

Медицинское значение таракановых, среди которых интерес в этом плане имеют черный (*Blatta orientalis*) и рыжий (*Blatta germanica*) тараканы, определяется тем, что, как предполагают, они могут быть механическими переносчиками некоторых инфекций. С другой стороны, наличие тараканов в жилищах человека свидетельствует о низком санитарном уровне.

Меры борьбы с тараканами сводятся к их уничтожению с помощью общих санитарных мероприятий. Для профилактики важное значение имеет качественное строительство жилищ (заделка щелей), межэтажных перегородок, канализационных шахт и др.

Отряд Двукрылые (*Diptera*) - насекомые, имеющие одну пару крыльев. В пределах этого отряда насчитывают около 100 000 видов. Двукрылые являются обитателями практически всех зон земного шара.

Для насекомых этого отряда характерна значительная подвижность головы, различная окраска поверхности тела, включая разнообразную окраску крыльев. *Anopheles gambiae* содержит 278 млн пар азотистых оснований ДНК (13 600 генов). Они откладывают яйца в зависимости от образа жизни.

Многие виды откладывают яйца на поверхности воды или вблизи воды. Личинки многих примитивных двукрылых (комары и их родственники) развиваются в воде. Они очень хорошо плавают. Паразитические личинки живут на теле или в полостях новых хозяев. Время полетов двукрылых очень различно.

Отряд Двукрылые классифицируют на ряд семейств, представители которых имеют прежде всего огромный экологический интерес. Медицинское значение имеют семейства Настоящие комары, или Комариные (*Culicidae*), Москиты (*Phlebotomidae*), Мошки (*Simuliidae*), Мокрецы (*Ceratopogonidae*), Настоящие мухи (*Muscidae*) и др.

Семейство Настоящие комары, или Комариные (*Culicidae*), насчитывает 2000 видов. Многие являются кровососущими насекомыми - комарами, для которых характерны небольшая голова, удлиненное тело, длинные ноги (иногда короткие), членистые антенны, исключительно совершенный кровососущий ротовой аппарат (у самок - колюще-сосущий, у самцов - сосущий). Распространены повсеместно, кроме, возможно, пустынь.

В пределах этого семейства известно несколько родов. Наибольший медицинский интерес имеют роды *Anopheles*, *Culex*, *Aedes* и *Mansonia* (рис. 110). Самки комаров разных видов различаются по строению ротового аппарата, окраске крыльев и посадке.

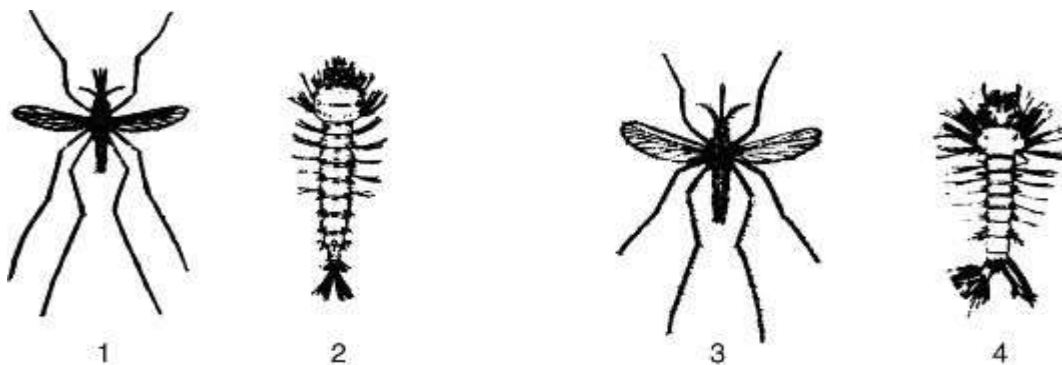


Рис. 110. Кровососущие комары: 1 - *Anopheles maculipennis* (самка); 2 - личинка *Anopheles maculipennis*; 3 - *Aedes caspius* (самка); 4 - личинка *Aedes caspius*

Жизненные циклы наиболее полно изучены у комаров рода *Anopheles*, развитие которых происходит с полным метаморфозом. Перезимовавшие самки малярийного комара *Anopheles maculipennis* откладывают яйца в различные стоячие водоемы, небольшие лесные озера, лужи и даже любые емкости с водой, вплоть до валяющихся консервных банок, заполненных дождевой водой. Отложенные яйца плавают на поверхности воды, а через 2-3 суток при благоприятной температуре из яйцевых оболочек выходят червеобразные личинки, тела которых разделены на голову, грудь и брюшко. После трех линек личинки превращаются в куколки, из которых развиваются взрослые формы. После выхода из куколок комары (самцы и самки) укрываются в кустарниках. По вечерам самцы образуют рои, в которые влетают самки и увлекают за собой самцов.

Поскольку для развития яиц необходима кровь, то после оплодотворения самки приступают к кровососанию, находя своего хозяина даже за несколько километров (до 30 км). Насосавшись крови, самка теряет интерес к пище. В это время в ее организме в течение нескольких дней происходит переваривание крови, а в яичнике образуются яйца - порядка 150-200 штук. Этот процесс называют гонотрофическим циклом. Отложив яйца, самка опять ищет своего прокормителя, и вновь начинается гонотрофический цикл. Если самка напьется крови человека, больного малярией, то в ее слюне будут содержаться малярийные спорозоиты, в результате чего она будет опасной для здоровья людей. Самцы летом живут 10-15 дней, затем погибают, а самки - 2 месяца. После завершения летнего сезона самки теряют интерес к кро-

вососанию, питаются нектаром, забиваются в убежища (пещеры, дупла деревьев и т.д.) на зимовку.

Биология комаров других видов является сходной, но есть и отличия. Самки рода *Culex* также зимуют во взрослой форме, но самки и самцы рода *Aedes* погибают, зимуют лишь их яйца. Комары *Culex* в отличие от *Aedes* откладывают яйца на дно водоемов, причем по одному. Личинки *Anopheles* имеют на поверхности последнего членика две стигмы, в результате чего они всегда располагаются на воде параллельно ее поверхности. Напротив, личинки комаров *Culex* и *Aedes* обладают дыхательным сифоном в виде трубочки со стигмой, располагающимся на поверхности предпоследнего брюшного членика. Этот сифон позволяет личинкам держаться на воде под углом к ее поверхности. Куколки комаров разных видов сходны, но имеющиеся на их спинной стороне сифоны (пара) у *Anopheles* являются воронкообразными, у *Culex* и *Aedes* - цилиндрическими. Считают, что плазмодии живут в комарах за счет последних.

Медицинское значение комаров определяется тем, что они служат временными эктопаразитами человека, а также тем, что они (около 85-90 дней) переносят возбудителей малярии, а также многих вирусных, бактериальных и паразитарных болезней.

Профилактика укусов комаров заключается в индивидуальной защите и в мероприятиях по уничтожению личиночных форм с помощью различных способов.

Семейство Москиты (*Phlebotomidae*) - это мелкие кровососущие насекомые. Известно около 500 видов. Обитают повсеместно, но главным образом в странах с теплым климатом, особенно в Африке.

Размеры - около 1,5-3 мм в длину (рис. 111). Тело имеет желтоватый или коричневатый цвет и покрыто мелкими волосками. Ротовой аппарат колющего типа. К груди прикреплены три пары длинных ног.

Биологический цикл сходен с циклами комаров. Самки питаются кровью животных и человека, откладывают яйца на каких-либо органических остатках на земле. Оптимальная температура для развития яиц 25 °С. Время развития из яйца до взрослого насекомого - 1,5 месяца. Укусы москитов очень болезненны. Москиты не связаны с водой.

Наибольший ареал характерен для *Phlebotomus papatasi*, *Ph. sergenti* и *Ph. chinensis*, которые ведут ночной образ жизни.

Уничтожают комаров путем очистки территорий от мусора, применяют также химические способы борьбы.

Семейство Мошки (*Simuliidae*) - это группа мелких, так называемых горбчатых комариков, длина которых составляет около 2,5-4,5 мм. Насчитывают свыше 1200 видов. От настоящих комаров отличаются более коротким хоботком и ногами. Распространены повсеместно. Самки откладывают яйца в основном в глубине проточных водоемов, где происходит их развитие. Куколки также развиваются в воде. Из них через 1,5-2 недели развиваются взрослые формы. За год происходит смена нескольких поколений взрослых мошек. Многие из них кровососущие. Однако некоторые виды являются кровососами на севере, но в степных зонах этой способностью не обладают.

Укусы мошек очень болезненны. Кроме того, мошки являются механическими переносчиками возбудителей чумы, туляремии, сибирской язвы. Участвуют также в биологических циклах некоторых гельминтозов (филярий).

Семейство Мокрецы (*Ceratopogonidae*) - это группа мелких комариков длиной около 3,5 мм. Насчитывают около 1000 видов. Распространены почти везде, кроме тундры и высокогорных районов. Самки откладывают яйца в увлажненную почву, на мокрую древесину, во временные водоемы (лужи и др.). Время развития составляет от двух недель до двух месяцев. В средних широтах наибольшей численности мокрецы достигают в июле-августе. Наиболее частым является жгучий мокрец (*Culicoides pulicaris*). В течение лета происходит образование нескольких поколений мокрецов этого вида.

Мокрецы являются механическими переносчиками возбудителей туляремии и японского энцефалита, а также временными хозяевами филярий.

Семейство Настоящие мухи (*Muscidae*) - это семейство характеризуется разнообразием входящих в него форм (рис. 112) и очень широким распространением. Насчитывают свыше 3000 видов, принадлежащих к разным родам. Медицинское значение этих насекомых определяется тем, что они являются либо переносчиками возбудителей ряда болезней, либо сами могут быть причиной заболеваний (миазов). Многие Настоящие мухи являются синантропными насекомыми.

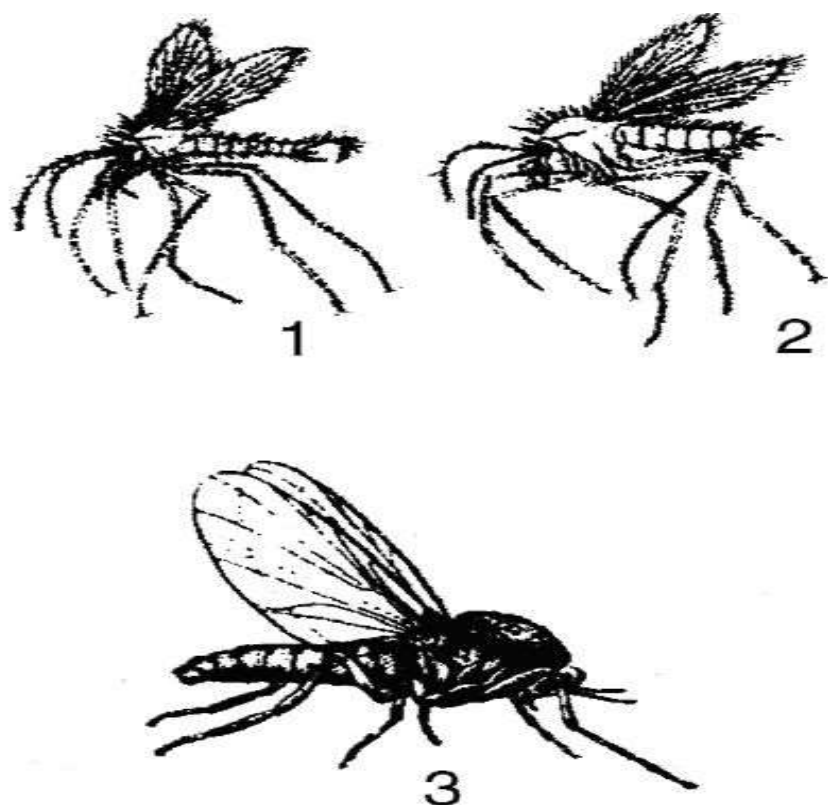


Рис. 111. Москит (*Phlebotomus papatasi*): 1 - самец; 2 - самка; 3 - украшенная мошка

Комнатная муха (*Musca domestica*) - обитатель населенных мест, в частности, помещений (животноводческих и жилищ человека). Распространена повсеместно.

Для мух этого вида характерно очень интенсивное размножение. Яйца в небольших количествах (около 150) они откладывают в навозные кучи, мусорные ямы и различные места, заполненные отбросами. Из яичевых оболочек через сутки и при благоприятной температуре (40-46 °С) выходят личинки, которые через 1-2 недели и при температуре 22-25 °С окукливаются, а еще примерно через месяц из куколок развиваются взрослые формы.

Мухи - механические переносчики возбудителей холеры, брюшного тифа, дизентерии, цист простейших и яиц гельминтов.

Домовая муха (*Musca stabulans*) - обитатель населенных пунктов. Распространена повсеместно. Тело этих мух имеет бурую окраску, но ноги и щупики - желтую. Питаются нечистотами, различными пищевыми отбросами. Личинки также развиваются в нечистотах. Являются механическими переносчиками кишечных инфекций и инвазий. В личиночной форме могут вызывать кишечные миазы.

Базарная муха (*Musca sorbens*) - распространена в Средне-Азиатской части Азии, в Африке, Юго-Восточной Азии, Иране, Ираке и других странах. Биология этих мух сходна с биологией комнатной мухи.

Является биологическим переносчиком возбудителя лепры.

Муха цеце (*Glossina palpalis*) - кровососущая муха, распространенная в Западной Африке.

Длина этих мух составляет более 1 см, поверхность тела имеет темно-коричневую окраску с поперечными желтыми полосками на дорсальной поверхности тела. Являются обитателями кустарников по берегам рек, озер и других мест с повышенной влажностью.

Муши этого вида являются типичными кровососами человека, питаются его кровью. Описаны случаи питания этих мух также на коже животных (диких и домашних).

Служат переносчиками возбудителя африканского трипаносомоза. По данным многих исследователей, примерно 1% мух в популяциях этого вида заражены трипаносомами. Установлено, что наличие в мухах цист трипаносом вызывает их агрессивность по отношению к человеку.

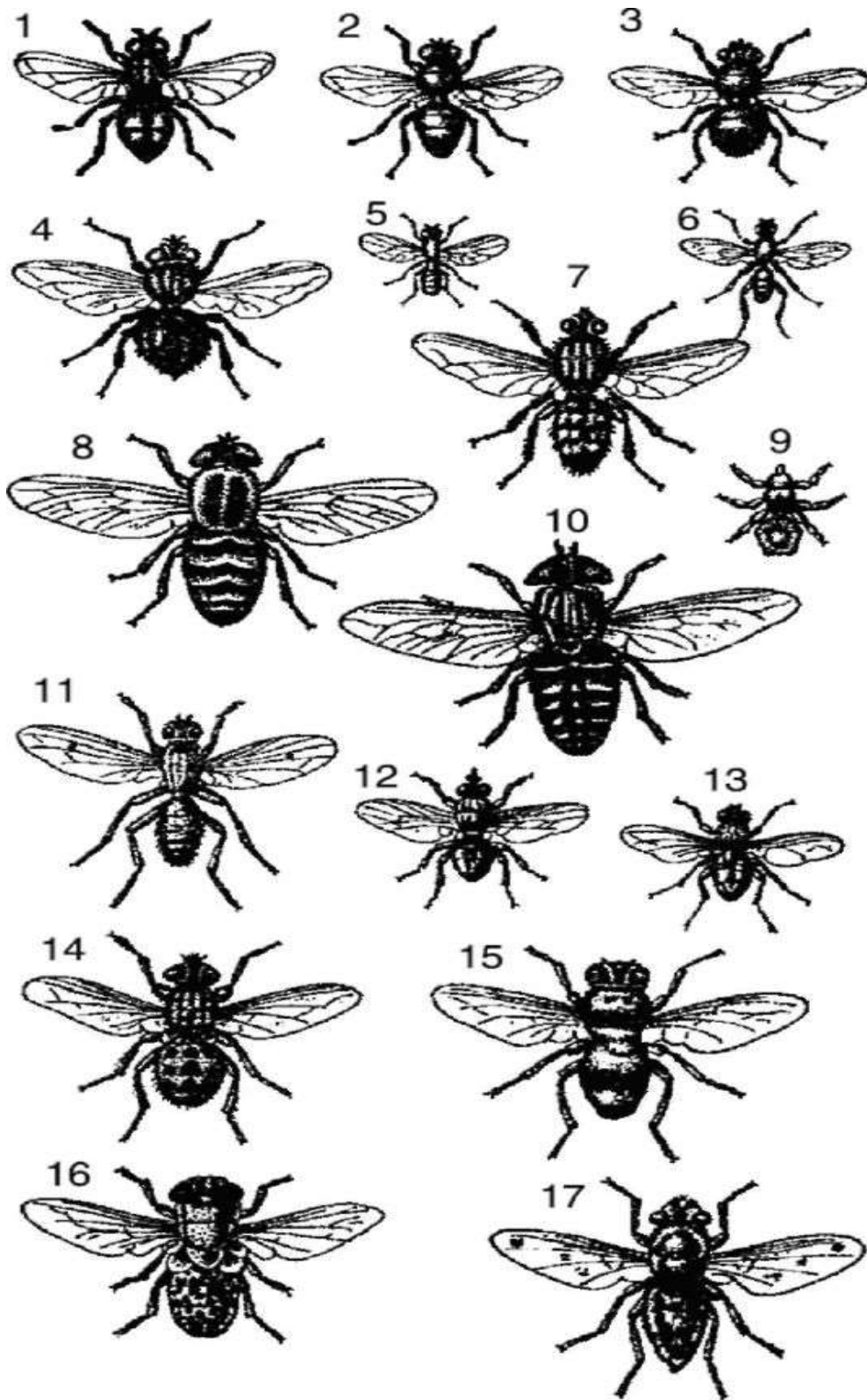


Рис. 112. Мухи:

1 - полевая муха; 2 - зеленая навозная муха; 3 - зеленая падальная муха; 4 - синяя падальная муха; 5 - сырная муха; 6 - муравьевидка; 7 - серая мясная муха; 8 - олений слепень; 9 - овечий рунец; 10 - бычий слепень; 11 - рыжая навозница; 12 - осенняя жигалка; 13 - комнатная муха; 14 - вольфартова муха; 15- бычий подкожный овод; 16- овечий носоглоточный овод; 17- желудочный овод

Glossina morsitans распространена в Африке, в лесных зонах. Длина мухи доходит до 10 мм. Поверхность тела имеет желтую окраску с поперечными светлыми полосками на дорсальной поверхности тела. Является обитателем лесных зон.

Будучи типичным кровососом антилоп, носорогов, буйволов и других диких животных, является переносчиком возбудителя трипаносомоза животных. Иногда нападает на человека.

Осенняя жигалка (*Stomoxys calcitrans*) - кровососущая муха, появляющаяся в конце лета-начале осени. Распространена повсеместно.

Ротовой аппарат этих мух снабжен колющим хоботком. Питаются в основном кровью животных, но могут нападать и на человека. Биология этих мух сходна с биологией комнатных мух.

Могут быть механическими переносчиками возбудителя сибирской язвы, туляремии и других опасных заболеваний.

Семейство Падальная муха (*Calliphoridae*) - в состав этой группы входит около 200 видов мух, которые распространены в основном в тропических районах мира. Обитают чаще всего на территориях животноводческих ферм, мясоперерабатывающих предприятий. Различают зеленых и синих падальных мух.

Мухи отдельных видов этого семейства откладывают яйца на земляные полы хижин, населенных людьми. Развивающиеся из яиц личинки могут проникать под кожу человека, вызывая воспалительные явления. Могут переносить в раны человека бактерии столбняка и гангрены.

Семейство Серые мясные мухи (*Sarcophagidae*) - это мухи (свыше 2000 видов), обитающие в основном в районах с умеренным климатом, реже в тропических районах земного шара. Их личинки развиваются в разлагающемся мясе, иногда в навозе.

Обыкновенная мясная муха (*Sarcophaga carnaria*) - серая муха, представлена популяциями, состоящими из крупных (до 20 мм) и мелких (6-8 мм) форм.

Зеленая мясная муха (*Lucilla sericata*) характеризуется зеленой окраской поверхности тела. Является механическим переносчиком кишечных инфекций. В личиночной форме может вызывать кишечные миазы.

Вольфартова муха (*Wohlfahrtia magnified*) характеризуется наличием трехрядных темных пятен на брюшке, окрашенном в серый цвет. Является обитателем полей.

Самки живородящие. Выбрасываемые ими личинки попадают на кожу, в глаза, уши и носовую полость животных, где вызывают миазы. Мухи этого вида могут нападать и на человека, выбрасывая личинки на его голову. Личинки могут оказаться и в носовой полости, на слизистых глаза человека, вызывая миазы. Поражение глаз может сопровождаться слепотой.

Меры борьбы со всеми мухами в принципе сходны и заключаются прежде всего в защите человека от их нападения и уничтожении их преимагинальных стадий. Не меньшее значение имеет защита продуктов от загрязнения мухами. Борьбу с крылатыми формами ведут с помощью механических и химических способов.

Семейство Подкожные оводы (*Hypodermatidae*) - это группа насекомых, личинки которых развиваются под кожей животных. Взрослые оводы достигают крупных размеров

- до 14-15 мм. Личиночные формы, развившись под кожей, выходят через отверстия свища наружу, падают на землю и окукливаются.

Оводы в большей степени являются паразитами животных, снижая продуктивность многих домашних животных. Однако основные виды из этого семейства имеют и медицинское значение.

Бычий овод (*Hypodertna bovis*) - крупное насекомое, в длину до 14 мм, распространенное в Европе, Африке и Азии. Самки откладывают яйца на шерсть крупного рогатого скота. Через 5-6 дней из яиц выходят личинки, внедряющиеся в кожу. Человек заражается яйцами. Мигрируя, личинки проникают под кожу, поражают глаза.

Семейство Желудочные оводы (*Casterophilidae*) - это группа насекомых, личинки которых развиваются в желудке хозяина.

Большой желудочный овод, или овод-крючок (*Gasterophilus intestinalis*), - насекомое желто-бурого цвета с пятнистыми крыльями, до 15 мм в длину. Распространены повсеместно.

Личиночные формы паразитируют в желудке лошадей и ослов. Личинки этого овода могут попасть в организм человека и паразитировать в его желудке, вызывая воспалительные явления.

Семейство Носоглоточные оводы (*Oestridae*) - это группа насекомых, которые в личиночной форме паразитируют в носоглотке животных.

Овечий овод, или кручак (*Oestrus ovis*), - паразит в личиночной форме обитает в носовой полости, лобных пазухах и у оснований рогов овец. Описаны случаи заражения личинками этого овода человека и развивающиеся затем у него миазы.

Меры борьбы с оводами те же, что и с мухами.

Семейство Слепни (*Tabanidae*) - это группа крупных кровососущих насекомых. Насчитывают около 3000 видов. Распространены повсеместно, особенно около водоемов. От оводов отличаются более яркими глазами и более коротким колющим хоботком. Кровь сосут самки, самцы питаются нектаром.

Самки за сезон 3-5 раз откладывают яйца по 150-550 штук в каждой кладке на листья и стебли прибрежных растений. Личинки обитают в иле и живут 1-3 года, после чего окукливаются. Наибольший ареал характерен для слепней *Pangonia pyritosa* и *Chrysops relictus*.

Укусы слепней болезненны для человека. Кроме того, слепни являются механическими переносчиками возбудителей туляремии и сибирской язвы, участвуют в биологическом цикле возбудителя лоаоза.

Гнус - это собирательное понятие, с помощью которого обозначают совокупность кровососущих двукрылых насекомых, которые формируются в определенные сезоны года на определенных территориях (чаще в тайге) и нападают на людей и животных. В состав гнуса входят комары, москиты, мошки, мокрецы, слепни.

Гнус представляет опасность для человека, снижая трудоспособность, провоцируя травматизм.

Считают, что членистоногие филогенетически родственны с кольчатыми червями и берут начало от примитивных кольчатых червей, возникнув в докембрии.

В эволюции членистоногих существенное значение имели аромор-фозы, которые привели к развитию гетерономной метамерии, плотных хитинизированных покровов, членистого строения конечностей, мышечной системы, сердца, внутреннего оплодотворения, усовершенствованию нервной системы. Предполагают, что ведущее значение в эволюции членистоногих имело развитие плотного наружного скелета,

предупреждающего высыхания тела животного. Кроме того, развитие членистых конечностей обеспечило устойчивость животных к обитанию в разных средах. Наконец, эволюция лимитировала размеры наземных членистоногих, а естественный отбор закрепил в качестве абсолютно необходимой линьку, обеспечивающую изменение форм и размеров животных, замену их покровов (кутикулы) в процессе развития.

Родиной жабернодышащих является море, где они возникли и эволюционировали. Предполагают, что из примитивных ракообразных развились многоножки, насекомые.

Родиной хелицерных было мелководье морей. В дальнейшем они вышли на сушу. Филогенетические связи между разными группами хелицерных достаточно еще не установлены.

Трахейнодышащие возникли на суше. Среди них прослеживается несколько филогенетических линий, берущих начало от кольчатых червей, вышедших на сушу. Насекомые возникли из предково-вых форм многоножек еще до девона и вначале были бескрылыми. Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что крылья появились в качестве латеральных выростов дорсальных пластин грудных сегментов.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Каковы основные черты членистоногих?
2. Что означает процветание членистоногих?
3. Приведите классификацию членистоногих.
4. Как вы понимаете роль членистоногих в природе?
5. Каково медицинское значение ракообразных?
6. Чем отличаются хелицерные от ракообразных?
7. Где распространены хелицерные?
8. Какова разница между клещами-эктопаразитами и клещами-эндопаразитами?
9. Могут ли клещи быть одновременно переносчиками и резервуарами возбудителей болезней?
10. Каковы основные черты отряда двукрылых?
11. Есть ли разница между комарами и москитами?
12. Что вы знаете о медицинском значении мух?
13. Как вы представляете происхождение членистоногих?
14. Каков эволюционный возраст членистоногих?
15. Сохранится ли в обозримом будущем состояние процветания членистоногих? Можно ли сформулировать по этому поводу какую-либо гипотезу?
16. Каковы основные черты трахейнодышащих?

ТИП МЯГКОТЕЛЫЕ (*MOLLUSKA*)

Мягкотелые среди животных являются вторым типом по численности видов (более 107 000). Большинство моллюсков - обитатели соленых и пресных вод.

Моллюски чрезвычайно полиморфны. Размеры тела взрослых форм колеблются от 1 до 17 м. Для них характерна билатеральная симметрия, но смещение органов очень часто искажает ее. Их тело сегментировано, не имеет конечностей и покрыто раковиной. Различают цельные, двустворчатые и состоящие из нескольких пластин раковины. У

некоторых видов раковина распространяется лишь на часть тела, которое покрыто кожной складкой-мантией.

Полость тела представлена в основном гемоцелью. Истинный целом плохо выражен - лишь в виде околосоудочной полости и вокруг гонад. Животные обладают всеми основными системами органов. Последние формируются из экто-, энто- и мезодермы.

Пищеварительная система представлена извитой трубкой. В ротовой полости имеется утолщение, которое покрыто кутикулой с зубчиками, предназначенными для перетирания пищи.

Дыхательная система представлена кожными жабрами, которые расположены под кожной мантией.

Кровеносная система не замкнута, сердце состоит из желудочка и 1-2 предсердий. Кровь содержит гемоцианин, иногда гемоглобин.

Нервная система еще примитивная. Она представлена пятью парами ганглиев.

Многие моллюски раздельнополые, но встречаются виды - гермафродиты. Большинство моллюсков яйцекладущие.

Моллюски классифицируют на пять классов, ряд представителей которых имеют хозяйственное значение (устрицы, мидии, морские фебешки, осьминоги и др.). Отдельные представители этого типа имеют медицинское значение, являясь промежуточными хозяевами гельминтов. В частности, малый прудовик (*Galba truncatula*) служит промежуточным хозяином печеночного сосальщика, битиния (*Bithynia leachi*) - промежуточным хозяином кошачьего сосальщика, наземный моллюск (*Helicella cricetarum*) - промежуточным хозяином ланцетовидного сосальщика, пресноводный моллюск (*Melanta amurensis*) - промежуточным хозяином шисто-сом.

Палеонтологические данные свидетельствуют о том, что самые ранние моллюски существовали уже в каменноугольном периоде. Считают, что моллюски родственны кольчатым червям и берут начало от предков, общих с членистоногими.

ТИП ИГЛОКОЖИЕ (*ECHINODERMATA*)

Иглокожие насчитывают в природе около 6000 видов животных, являющихся обитателями морей и океанов (морские ежи, морские звезды, голотурии, трепанги).

Иглокожие характеризуются такими признаками, как радиальная симметрия, трехслойность (развитие у зародышей экто-, энто-и мезодермы). Для них характерны также образование вторичного рта в период зародышевого развития, выраженный целом, наличие в коже соединительной ткани и эпидермиса, скелет мезодермального происхождения. Исключительно важным признаком является наличие амбулакральной системы.

Кожный покров иглокожих состоит из слоя соединительной ткани и слоя эпидермиса, скелет - из известковых пластинок, имеющих иглы и шипы и являющихся производными кожи.

Амбулакральную систему составляют полости, наполненные жидкостью. Эта система обеспечивает движение иглокожих и используется ими для выделения.

Пищеварительная система представлена кишечной трубкой, начинающейся ротовым отверстием и заканчивающейся анальным. В переваривании пищи принимают участие ферменты.

Дыхательная система представлена кожными жабрами (выпячиваниями кожной стенки).

Кровеносная система не замкнута. Кровью является морская вода, которая не участвует в осуществлении дыхательной функции, а лишь транспортирует питательные вещества в разные участки тела.

Нервная система очень примитивна, ганглии отсутствуют.

Развитие происходит с метаморфозами. Для личинок иглокожих, называемых диплеурами, характерна двусторонняя симметрия. Ранние стадии развития сходны с таковыми у хордовых.

Иглокожие являются вторичноротыми животными, поскольку первичный рот (бластопор) в стадии гастролы превращается в анальное отверстие, а новый (вторичный) рот образуется на брюшной стороне. Все остальные беспозвоночные являются первичноротыми животными.

Иглокожих классифицируют на несколько классов. Они не имеют существенного экономического интереса, если не считать того, что организмы некоторых видов используют в пищу (например, трепанги). Однако они представляют медико-биологический интерес.

Половые клетки иглокожих часто являются экспериментальными моделями в лабораторных исследованиях.

Иглокожие - очень древние животные. Предполагают, что они родственны хордовым и произошли от древнейших вторичноротых форм, родственных с гребневеками (кишечнополостными), но в своем развитии остановились на начальных этапах эволюции, вторично приобретя радиальную симметрию.

ТИП ПОЛУХОРДОВЫЕ (*HEMICHORDATA*)

В составе типа насчитывают около 100 видов, которые являются обитателями морей и океанов. Полухордовые - это примитивные вторичноротые животные, для которых характерно несколько признаков, общих с хордовыми (балаюглосс, погонофоры и др.). Медицинского значения не имеют.

ТИП ХОРДОВЫЕ (*CHORDATA*)

Хордовые являются главным типом животного царства, включая наземных позвоночных и более просто организованных их морских позвоночных родственников. К этому типу относят более 42 000 видов, обитающих в разных средах.

Хордовые классифицируют на подтипы личиностнордовые, или оболочники (*Urochordata*), бесчерепные (*Acrania*), черепные (*Craniata*), или позвоночные (*Vertebrata*).

Подтип Личиностнордовые (*Urochordata*). К подтипу личиностнордовых, или оболочников, относят мелких морских животных. Существует около 2000 видов этих животных, среди которых наиболее известным представителем является асцидия.

Подтип Бесчерепные (*Acrania*). К этому типу относят ланцетовидных животных (ланцетники), являющихся рыбоподобными морскими существами и обитающими в прибрежных участках морей. Подтип состоит всего лишь из около 30 видов.

Подтип Позвоночные (*Vertebrata*). Характеризуясь дальнейшим усложнением, животные, классифицируемые в пределах подтипа позвоночных (*Vertebrata*), или черепных (*Craniata*), являются наиболее организованными в царстве животных.

Позвоночные имеют очень совершенные покровы тела в виде кожи, состоящей из двух слоев (многослойного эпидермиса и кориума), производными которой являются чешуя, перья и волосы.

У позвоночных хорда имеется лишь в эмбриональный период, у взрослых форм она заменена позвонником, сочлененным с конечностями. Для всех позвоночных характерен сложный внутренний скелет, формируемый в эмбриональный период из хрящей. Во взрослом состоянии большинство позвоночных имеют костный скелет. Кроме того, у них есть голова, развитый мозг и глаза, конечности.

Для позвоночных характерна развитая мышечная система (мускулатура тела и внутренних органов), дифференцируемая на поперечнополосатую и гладкую.

Дыхательная система представлена жабрами или легкими. Жабры имеются в эмбриональном состоянии у наземных животных, но редуцированы в количестве.

Кровеносная система замкнута, представлена многокамерным сердцем, сосудами в виде артерий и вен. Клеточный состав крови очень дифференцирован. Имеется незамкнутая лимфатическая система. Выделительная система очень совершенна. Она представлена парными почками и мочеточниками.

Характерной особенностью нервной системы, даже низших позвоночных, является развитый мозг, а высших - наличие мозговых полушарий. Нервная система подразделяется на центральную и периферическую. Развита специализированные органы чувств (нос, глаза, уши), железы внутренней секреции.

Для позвоночных характерны раздельнополость (кроме некоторых видов круглоротых) и выраженный половой диморфизм. Мужские и женские половые железы парные, осеменение наружное или внутреннее.

В пределах подтипа отмечается гигантское структурное и функциональное разнообразие организмов, что составляет классификацию и исключает пока единое мнение о количестве классов в этом подтипе. В результате этого существует несколько классификаций. Наиболее распространенной является классификация, в которой выделяют классы Круглоротые (*Cyclostomata*), Хрящевые рыбы (*Chondrichthyes*), Костные рыбы (*Osteichthyes*), Земноводные, или Амфибии (*Amphibia*), Пресмыкающиеся, или Рептилии (*Reptilia*), Птицы (*Aves*) и Млекопитающие (*Mammalia*).

Класс Круглоротые (*Cyclostomata*)

Этот класс представлен примитивными рыбообразными животными, обитающими в морских и пресных водах умеренных широт обоих полушарий. Насчитывают свыше 40 видов.

Для круглоротых характерно угреобразное голое тело. Рот подобен присасывательной воронке, которая поддерживается с помощью кольцевого хряща. Наиболее характерной чертой является отсутствие челюстей. Имеются мощный язык и роговые зубы. Скелет полностью хрящевой в комбинации с соединительной тканью.

Центральная нервная система представлена головным и спинным мозгом. Имеется орган обоняния (непарный).

Круглоротым свойствен паразитический способ питания. Присасываясь к мертвым и живым рыбам, они питаются их кровью и тканевой жидкостью. Известны также непаразитические формы.

К классу круглоротых относят миног и миксин. Типичным представителем миног, количество видов которых составляет более 30, является речная минога (*Lampetra fluviatilis*). Размеры миног этого вида составляют несколько десятков сантиметров в длину, тело их имеет следы расчленения на голову, туловище и хвост. Кожа голая, без

чешуи, содержит железы, вырабатывающие слизь. На спине располагаются передний и задний плавники, имеется также хвостовой плавник.

Осевым скелетом является хорда, обрамленная парными хрящиками (верхними дугами), являющимися зачатками позвонков. Черепной свод образован соединительнотканной перепонкой, носовая и слуховая капсулы сложены из хряща.

Мускулатура мощная и представлена тяжами, которые состоят из миотомов.

Пищеварительная система еще примитивна. Она представлена ртом, глоткой, верхний отдел которой является пищеводом, а нижний - жаберным отделом, пищеводом, переходящим в кишку, заканчивающуюся анусом. Характерная особенность пищеварительной системы состоит в отсутствии дифференцированного желудка. Печень связана с кишечником лишь у личиночных форм, у взрослых она развилась в железу внутренней секреции, вокруг которой откладывается жир.

Дыхательная система представлена жаберными мешками в количестве 5-15 пар, открывающимися наружу и соединенными внутри тела с передним отделом кишечника. Жаберные пластинки являются местом, где происходит газообмен между водой и кровью, доставляемой пронизывающими их капиллярами.

Кровеносная система такая же, как у бесчерепных, но имеется сердце, от которого отходит брюшная аорта и в которое поступает только венозная кровь.

Выделительная система представлена первичной почкой.

Центральная нервная система представлена головным и спинным мозгом. Головной мозг состоит из пяти отделов (передний мозг в виде маленьких полушарий с крупными обонятельными долями, промежуточный, средний, задний и продолговатый мозг). Головной мозг недоразвит, так как в нем слабо развиты зрительные доли и полушария переднего мозга. Не развит задний мозг (мозжечок). От продолговатого мозга, переходящего в спинной, отходят корешки спинномозговых нервов, но спинные и брюшные корешки еще не соединены между собой. Имеют нормально развитую пару глаз, а также зачаточный третий глаз с недоразвитым плоским хрусталиком.

Речные миноги раздельнополы. Самцы обладают непарным семенником, самки - непарным яичником. Зрелые половые клетки вначале попадают в полость тела, откуда они выходят наружу через специальные парные поры позади ануса. Развитие происходит с метаморфозом. Личинками миноги являются пескоройки. Выметав половые клетки, взрослые миноги погибают.

Многие виды морских и речных миног имеют хозяйственное значение, так как съедобны. Однако в выделениях одноклеточных кожных желез европейской речной миноги содержится яд, в результате чего при ее употреблении в пищу возможны отравления.

Миксины отличаются от миног по ряду признаков. Во-первых, их рот лишен губ. Во-вторых, миксины имеют недоразвитые глаза, в результате чего почти слепы. В-третьих, их жабры отличаются по строению. Наконец, в их развитии нет стадии личинки. Они - гермафродиты. Имеют хозяйственное значение, так как некоторые виды съедобны.

Отсутствие у миног и миксин челюстей и парных конечностей позволяет считать их низшими позвоночными. Современные кру-глоротые являются потомками очень древней группы позвоночных животных, называемых бесчелюстными. Предполагают, что они произошли от ископаемых остракодерм, существовавших в орто-довикском и девонском периодах. В отличие от современных кру-глоротых у них не было челюстей, но они имели костный скелет. Можно сказать, что остракодермы представляют собой фактически предковую форму позвоночных. Поэтому наличие хрящевого скелета у круглоротых является результатом дегенерации костного скелета в ходе их эволюции.

Класс Хрящевые рыбы (*Chondrichthyes*)

Организмами этого класса являются в основном обитатели морей и океанов. Насчитывают около 730 видов.

Размеры хрящевых рыб составляют в длину от нескольких миллиметров до метров. Характерными особенностями их являются хрящевой скелет, кожа, покрытая плакоидными (зубовидными) чешуями, парные конечности - плавники, зубы, покрытые эмалью, 5-7 пар наружных жаберных щелей (у пластиножаберных), отсутствие кожных костей и плавательного пузыря. Для большинства хрящевых рыб характерны также поперечный рот, спиральный клапан в кишечнике и артериальный конус в сердце, головной мозг прогрессивного строения. Яйца крупных размеров.

Хрящевые рыбы классифицируют на подклассы пластиножаберных (*Elasmobranchii*) и слитночерепных, или цельноголовых (*Holocephali*). К пластиножаберным относят акул и скатов, обитающих в тропических морях. Размножение этих рыб происходит по пути откладки яиц, яйцеживорождения или живорождения. К слитночерепным относят глубоководных морских придонных рыб, называемых химерообразными. У этих рыб оплодотворение внутреннее.

Хрящевые рыбы имеют некоторое хозяйственное значение. Медицинское значение их определяется тем, что отдельные виды являются ядовитыми.

Первые пластиножаберные обитали в древних морях около 300 млн лет назад, современные формы появились около 150 млн лет назад. Слитночерепные произошли в верхнем девоне от вымерших акулобразных предков. Они представляют собой боковую филогенетическую ветвь (не связанную с костными рыбами), процветавшую вплоть до мелового периода.

Класс Костные рыбы (*Osteichthyes*)

Костные рыбы являются обитателями морских и пресных вод и отличаются от хрящевых рыб тем, что имеют внутренний костный скелет, головные кости, покров из костных чешуй незубовидного типа, плавательный пузырь (или легкое). Тело расчленяется на голову, туловище и хвост. Внешние покровы представляют собой кожу, состоящую из многослойного эпителия и покрытого чешуей. Чешуя является костной. Насчитывают около 1500 видов. Наиболее известная классификация этих рыб заключается в разделении их на подклассы лопастеперых (*Sarcopterygii*) и лучеперых (*Actinopterygii*). На долю лучеперых приходится свыше 95% современных видов рыб.

Размеры костных рыб составляют от нескольких миллиметров до 1 м в длину. Скелет костный, позвонки двояковогнутые. Сохраняются остатки хорды. В черепной коробке размещаются головной мозг, органы чувств (обоняния, зрения и слуха). Рот вооружен зубами.

Мускулатура имеет современное сегментарное строение, локомоцию осуществляют мышцы парных плавников. Развиты специализированные мышцы, приводящие в движение челюсти, глаза и другие органы.

Пищеварительная система представлена ротовым отверстием, ведущим в ротовую полость, глоткой, пищеводом, желудком и кишкой, заканчивающейся задним проходом. К кишечнику прилегает печень с желчным пузырем. Имеется поджелудочная железа (слаборазвитая).

Плавательный пузырь заполнен газовой смесью (кислород, углекислота и азот) и служит гидростатическим аппаратом. Количество газа регулируется плотностью тела рыб.

Дыхательная система представлена жаберным аппаратом.

Кровеносная система состоит из одного круга кровообращения (как у круглоротых). Сердце расположено в передней части полости тела и состоит из предсердия и желудочка. В сердце поступает только венозная кровь. Кислородом кровь насыщается в жабрах.

Выделительная система представлена первичными почками, которые имеют вид темно-красных лент, расположенных под позвоночником.

Нервная система характеризуется более прогрессивным развитием по сравнению с круглоротыми, так как полушария переднего мозга более развиты. В среднем мозге есть изгиб, характерный для всех позвоночных. Центры чувств расположены в разных отделах мозга. Из головного мозга выходит 10 пар нервов, начинающихся спинными и брюшными корешками. Вегетативная нервная система представлена двигательными волокнами симпатических стволов и нервов, а также двигательными волокнами блуждающего нерва. Она иннервирует все внутренние органы.

Рыбы раздельнополы. У самок встречаются парные яичники, у самцов - парные семенники. Оплодотворение внешнее, у некоторых видов внутреннее.

Костные рыбы имеют огромное хозяйственное значение, являясь продовольственным продуктом. Медицинское значение этих рыб заключается в том, что одни виды служат промежуточными хозяевами для гельминтов, являющихся возбудителями описторхоза, дифиллоботриоза, другие - сырьем для получения лекарств, например рыбьего жира, третьи - ядовитыми животными, представляющими опасность для здоровья человека.

Костные рыбы появились около 400 млн лет назад. Предполагают, что они произошли от предков, общих с круглоротыми. Их эволюция шла в направлении развития челюстей, жаберных дуг, парных плавников. Одна из эволюционных ветвей лопастеперых представляла собой кистеперых рыб, которые дали начало первым наземным позвоночным. Наибольшего разнообразия костные рыбы достигли к началу нашей эры, являясь сейчас наиболее процветающими позвоночными животными.

Класс Земноводные, или Амфибии (*Amphibia*)

Земноводные, или Амфибии, занимают промежуточное положение между водными и наземными животными. Вся жизнь или по крайней мере в личиночном состоянии земноводные связаны тем или иным образом с водой. Они обитают вблизи водоемов или во влажных местах во всех районах мира. Амфибии примитивны в качестве наземных животных, причем их несовершенство отражается во всех системах органов. В классе насчитывают около 4000 видов.

Покровы земноводных представлены голой кожей, покрытой слизью.

Скелет характеризуется тем, что в нем имеются шейный и крестцовый отделы, впервые появляющиеся у животных этого класса и содержащие по одному позвонку. Шейный позвонок обеспечивает движение головы. В черепе еще сохраняются остатки хрящевой ткани, характерной для кистеперых рыб. Грудной клетки и ребер нет, но уже имеются пятипалые передние и задние конечности, развитый плечевой и тазовый пояс конечностей.

Мускулатура хорошо развита и состоит из мышц, двигательные функции которых специфичны. Движение осуществляется посредством сокращения мышц. Одни из них двигают часть тела в одном направлении, другие - в противоположном.

Пищеварительная система состоит из ротовой полости, переходящей в глотку, пищевода, желудка и кишечника, заканчивающегося клоакой. Развит язык. Имеются печень, поджелудочная железа, а также слюнные железы, которых нет у рыб.

Дыхательная система характеризуется тем, что у личиночных форм дыхание осуществляется с помощью жабр, а у взрослых - легкими.

Последние имеют вид тонкостенных мешков с ячеистым строением их внутреннего слоя. Однако дыхательные пути развиты недостаточно, поскольку имеется лишь трахея либо трахейно-гортанная камера, переходящая в легкое. В газообмене принимает участие также и кожа, содержащая большое количество капилляров. У земноводных впервые появляется голос.

Кровеносная система представлена трехкамерным сердцем, состоящим из двух предсердий и желудочка, артериями, венами и капиллярами. В отличие от рыб имеется два круга кровообращения, но артериальная и венозная кровь еще частично смешиваются. Существенное преобразование кровеносной системы земноводных заключается и в том, что их легочные артерии сформированы за счет артерий четвертой жаберной дуги, аорты - за счет второй жаберной дуги, сонная артерия - за счет первой жаберной дуги.

Выделительная система представлена парой примитивных почек в виде продолговатых тел, двумя мочеточниками, мочевым пузырем и клоакой.

Нервная система состоит из головного мозга, в котором относительно развит продолговатый мозг. Передний мозг, будучи разделенным на два отдела и мозжечок, имеет небольшие размеры. От головного мозга отходит 10 пар нервов. Органы чувств очень развиты, имеются уплощенный хрусталик и выпуклая роговица в глазах. Животные хорошо различают запахи. Среднее ухо содержит слуховую косточку.

Эндокринная система представлена гипофизом, надпочечниками, щитовидной, поджелудочной и половыми железами. Продукты желез внутренней секреции регулируют окраску животных, завершение метаморфоз и другие функции.

Земноводные раздельнополы, их система органов размножения существенно не изменена по сравнению с таковой системой у рыб. У самцов имеется пара семенников, у самок - пара яичников. Яйца лишены оболочек, что указывает на примитивность амфибий как наземных животных. Развитие происходит с метаморфозами. Из яиц выходят личинки (в воде), которые развиваются в головастики.

Земноводных классифицируют на отряды безногие (*Apoda*), хвостатые (*Caudata*, или *Urodela*) и бесхвостые (*Anura*). Представителями безногих являются тропические червяки, обитающие во влажном грунте, хвостатые амфибии представлены тритонами и саламандрами, распространенными в основном в Северном полушарии, бесхвостые - распространенными на всех материках жабами, лягушками.

Хозяйственное значение амфибий ничтожно.

Биологический интерес к амфибиям заключается в том, что они занимают промежуточное положение между водными и наземными организмами. Возникнув в девоне около 300 млн лет назад, они оказались самыми первыми примитивными животными среди наземных животных. Предполагают, что предками амфибий являются древние кистеперые рыбы. Парные плавники кистеперых развились в пятипалые конечности. Покровные кости черепа кистеперых рыб сходны с покровными костями черепов палеозойских земноводных. Предполагают, что особенности дыхания и передвижения, пригодные для жизни на суше, у предков земноводных появились, когда они были еще настоящими водными животными. Эти особенности и отрыв земноводных от водоемов и закрепление их на суше возникли, видимо, в связи с изменениями кормовых возможностей. Промежуточной формой между древними кистеперыми рыбами и современными амфибиями являются стегоцефалы, которые произошли от кистеперых рыб. Расцвет стегоцефалов приходился на каменноугольный и пермский периоды. Типичные бесхвостые и хвостатые земноводные появились в верхнем юре и среднем меле.

Расцвет земноводных имел место в каменноугольном периоде. Амфибии, которые жили в третичном периоде, очень сходны с современными.

Класс Пресмыкающиеся, или Рептилии (*Reptilia*)

Пресмыкающиеся - первые настоящие наземные позвоночные. Обитают во всех зонах земного шара. Характерной особенностью их является то, что они размножаются на суше яйцами, дышат исключительно легкими, кожа имеет роговые покрытия. Для яиц характерно наличие защитной оболочки (скорлупы) и большого количества желтка, что уже само по себе означает первое приспособление к жизни на суше. У организмов этого класса развились также оболочки, окружающие эмбрион (одна из этих оболочек есть амнион). Благодаря этим важным репродуктивным приспособлениям пресмыкающихся относят к амниотам (вместе с птицами и млекопитающими). У пресмыкающихся получили развитие пятипалые конечности. Впервые у них появляется кора больших полушарий. Количество видов этого класса составляет около 7000.

Покровы тела представлены кожей, которая покрыта роговыми чешуйками, щитками или пластинками и всегда является сухой (не содержит слизистых желез). Такие свойства кожи обеспечивают независимость осмотического давления в теле от окружающей среды. Тело состоит из головы, шеи, туловища, хвоста и конечностей (кроме змей).

Скелет характеризуется прогрессивным развитием, являясь костным; он подразделяется на головной, шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы. Череп является костным, будучи у одних видов почти монолитным (кроме отверстий для глаз, ноздрей и теменного органа), у других - дифференцируясь на отдельные кости. В шейном отделе позвоночника имеются атлант и эпистрофей, что расширяет двигательные возможности головы. Конечности, которые по строению являются промежуточными между конечностями земноводных и млекопитающих, заканчиваются 5 пальцами.

Скелетная мускулатура намного мощнее, чем у земноводных.

Пищеварительная система значительно дифференцирована. В ротовой полости имеются язык и примитивные зубы, обеспечивающие лишь захват и удержание пищи. У рептилий есть пищевод, желудок, кишечник (тонкая и толстая кишка), заканчивающиеся клоакой, поджелудочная железа с желчным пузырем и печень, зачаток слепой кишки. Желудок четко обособлен и характеризуется наличием толстых мышечных стенок.

Дыхательная система характеризуется большей дифференцировкой, чем у земноводных, и представлена трахеей, которая разветвляется на два бронха, входящих в легкие, и легкими, построенными из тонкостенных мешков, имеющих ячеистую структуру. Кожного дыхания уже нет, что привело к усовершенствованию легких в качестве единственного органа дыхания (к увеличению дыхательной поверхности), к участию в дыхании грудной клетки.

Кровеносная система также характеризуется дальнейшим совершенствованием. Сердце трехкамерное, желудочек разделен неполной перегородкой на венозную и артериальные половины. Настоящее четырехкамерное сердце встречается лишь у крокодилов, у которых правый и левый желудочек полностью обособлены, т. е. разделены тонкой перегородкой. У пресмыкающихся два круга кровообращения, но они еще не полностью разделены (даже у крокодилов), в результате чего кровь частично смешивается в спинной аорте (как у земноводных).

Выделительная система представлена парой вторичных тазовых почек (метанефрос) и мочеточников, впадающих в клоаку, в которую одновременно открывается и мочевой пузырь. Особенность строения почек заключается в том, что при уменьшении относительной фильтративной площади клубочков увеличена протяженность канальцев.

Осморогулирующая функция почек почти не выражена, так как в теле пресмыкающихся нет избытка воды.

Нервная система также характеризуется прогрессивными чертами. В частности, головной мозг имеет черты, характерные для мозга наземных животных. В продолговатом мозге формируется изгиб, который обычно встречается у всех амниот. Формируется зачаток коры больших полушарий мозга. От головного мозга отходят черепно-мозговые нервы (12 пар).

Значительному совершенствованию подвергаются органы чувств пресмыкающихся. Для животных этого класса характерно более совершенное зрение за счет возможности изменения кривизны хрусталика. В ресничном теле развивается поперечнополосатая мускулатура. В органах слуха увеличена улитка, в слуховой капсуле появляется второе отверстие. Органы обоняния отличаются большей развитостью носовых раковин, развитием вторичного нёба. Очень развит яacobсонов орган, обеспечивающий восприятие запаха добычи.

Пресмыкающиеся обладают всеми эндокринными железами, характерными для высших животных. Температура тела пресмыкающихся зависит от среды.

Размножение этих животных характеризуется тем, что они раздельнополы, имеют выраженный половой диморфизм. Яичники и семенники парные, осеменение внутреннее. Одни пресмыкающиеся являются яйцекладущими, другие - живородящими. Широко развито яйцеживорождение. Пол генетически детерминируется лишь у некоторых видов ящериц и, возможно, у всех змей. Однако у многих пресмыкающихся пол детерминируется не генетически, а внешней средой, в частности температурой. Например, у многих видов черепах действие высоких температур сопровождается появлением лишь самок, низких - самцов. Обратное положение отмечено у крокодилов, некоторых видов ящериц. Развитие не связано с водной средой.

Современных животных этого класса подразделяют на отряды: Чешуйчатые (*Squamata*), Черепахи (*Chelonia*), Крокодилы (*Crocodylia*) и Первоящеры, или клювоголовые (*Prosauria*, или *Rhynchocephalia*).

Отряд Чешуйчатые (*Squamata*) объединяет около 6500 видов ящериц, хамелеонов и змей. Этот отряд представляет собой процветающую группу пресмыкающихся. У ящериц хорошо развиты пятипалые конечности, веки глаз подвижны, имеются барабанные перепонки.

Наиболее широко они распространены в тропиках. Имеют значение в круговороте веществ, уничтожают вредителей полей. Медицинское значение имеют североамериканские ядозубы, которые ядовиты для человека.

Змеи распространены на всех материках, кроме Антарктиды. Известны и наземные, и водные формы, около 25 000 видов.

Для змей характерно отсутствие конечностей и деление тела на голову, туловище и хвост (шея не выражена). Позвоночник очень гибок. Глаза не имеют век.

Медицинское значение змей определяется тем, что многие виды обладают ядовитыми железами и зубами. В Азии распространен ряд видов ядовитых змей - серая кобра, песчаная эфа (Средняя Азия) и гюрза (Средняя Азия и Закавказье), армянская гадюка (Закавказье). В Южной Азии и Африке распространен ряд видов эф, а также ядовитых кобр, включая индийскую кобру (очковую змею), египетскую и другие кобры. В Юго-Восточной Азии очень распространена ядовитая цепочная гадюка. Яд змей используют для изготовления различных лекарств.

Черепахи являются животными, покрытыми плотным панцирем. В акте дыхания участвуют конечности, так как грудная клетка неподвижна. Насчитывают около 230

видов. Черепахи распространены во многих частях земного шара. Имеют хозяйственное значение, поскольку некоторые виды и их яйца съедобны.

Крокодилы являются обитателями тропиков. Количество видов составляет 22. Они наиболее организованные пресмыкающиеся. Приспособлены к жизни в пресной воде, что обеспечивается наличием плавательных перепонки между пальцами конечностей, а на ушах и в ноздрях - клапанов. В глотке имеется нёбная занавеска. На сушу выходят лишь для сна и кладки яиц.

Крокодилы имеют хозяйственное значение. Медицинское значение определяется их опасностью в качестве хищников, нападающих на человека.

Клювоголовые являются самыми примитивными пресмыкающимися и представлены лишь одним ныне существующим видом - гаттерией (*Sphenodon punetatus*), обитающей в Новой Зеландии. Гаттерия сходна с ящерицами, но отличается от них строением черепа.

Пресмыкающиеся имеют очень большое эволюционное значение, так как входят в главный ствол эволюции, являясь предковыми формами птиц и млекопитающих. Древнейшими пресмыкающимися были котилозавры, которые произошли от стегоцефалов в каменноугольном периоде. Развитие котилозавров дало начало нескольким эволюционным ветвям (ихтиозавры, плезиозавры). В качестве слепой боковой группы отделились анапсиды, современными потомками которых являются черепахи, возникшие в триасе.

Важным в эволюции пресмыкающихся было появление малых пресмыкающихся, череп которых имел два отверстия в височной области (диапсиды). Одним из потомков этих пресмыкающихся является относительно мало модифицированная сейчас гаттерия. Ящерицы и змеи развились из предковых форм диапсид в результате дальнейшей модификации черепа. Другие диапсидные формы дали начало археозаврам («правлящим рептилиям»), потомками которых являются крокодилы, появившиеся в конце триаса. В мезозое эта группа была процветающей в виде динозавров и летающих пресмыкающихся. Одна из ветвей диапсид могла быть предковой для птиц.

Предполагают, что очень ранняя боковая ветвь из ствола древних котилозавров дала линию, ведущую к терапсидам, представляющим собой пресмыкающихся, напоминающих млекопитающих. Остатки этих животных обнаруживают в перми и триасе. Они являются мостом между рептилиями и млекопитающими, первые из которых появились в конце триаса.

Класс Птицы (*Aves*)

Птицы - это позвоночные животные, биологические и анатомические особенности которых определяются наличием приспособлений для полета и передвижений по твердому субстрату. Известно около 9000 видов. Обитают по всему земному шару, но большее количество видов сосредоточено в тропиках.

Наземная локомоция птиц является двуногой, причем для передвижения служат задние конечности. Передние конечности видоизменены в крылья, имеющие рудименты трех пальцев. Туловище компактное, с большой грудиной для крепления мышц крыльев. Кости черепа и скелета заполнены воздухом. Костный хвост уменьшен. Покровами тела служит тонкая кожа, которая не содержит желез, кроме копчиковой железы у корня хвоста. Производными кожи являются перья на теле, роговые чешуи на конечностях и когти на концах пальцев.

Скелет хорошо развит в области грудной клетки. Кости черепа сращены. Шейные позвонки очень подвижны. Поясничные, крестцовые и часть хвостовых позвонков сращены.

Мускулатура очень развита, особенно мышцы груди, шеи и конечностей.

Пищеварительная система характеризуется отсутствием зубов, но наличием зоба (расширения пищевода), служащего для размягчения пищи, а также разделением желудка на мышечный и железный отделы, в которых происходит перетирание и переваривание пищи (соответственно). Задний отдел кишечника укорочен, заканчивается клоакой. Имеются крупная двухлопастная печень и хорошо развитый желчный пузырь. Употребляют большое количество пищи.

Дыхательная система характеризуется тем, что приспособлена и для полета. Легкие представляют собой уплотненный губчатый орган, дополненный тонкостенными воздушными мешками, располагающимися между органами, в полостях костей, под кожей, в мышцах. Для птиц характерно двойное дыхание, так как при взмахивании крыльев воздух проходит через легкие в мешки, при их опускании воздух из мешков выходит наружу через легкие.

Кровеносная система характеризуется тем, что сердце полностью разделено на правую венозную и левую артериальную половины, а имеющиеся два круга кровообращения полностью самостоятельны. Артериальная и венозная кровь не смешиваются. Органы снабжены артериальной кровью. Температура тела постоянная (42-45 °С).

Выделительная система характеризуется наличием пары вторичных почек и пары мочеточников, которые открываются непосредственно в клоаку. Мочевого пузыря нет. Компоненты мочи вместе с экскрементами выходят через клоаку.

Нервная система характеризуется дальнейшим развитием головного мозга, в котором имеются относительно большие полушария и зрительные доли, хорошо развитый мозжечок. Обонятельные доли развиты слабо. Имеется 12 пар черепно-мозговых нервов. Глаза очень развиты.

Птицы раздельнополы, у них выражен половой диморфизм. Самцы обладают парными семенниками, а самки лишь левым яичником и левым яйцеводом.

Классификация птиц очень разнообразна, так как нет единого мнения о количестве основных систематических единиц в классе.

Птицы играют важную хозяйственную роль. Им присуща высокая экологическая пластичность. Медицинское значение определяется тем, что птицы многих видов болеют орнитозом, к которому чувствителен человек, являются дополнительными хозяевами в поддержании природных очагов токсоплазмоза и листериоза. Таежные птицы служат резервуаром вируса таежного энцефалита, птицы Средней Азии - резервуаром возбудителя клещевого возвратного тифа. Доказано, что птицы могут транспортировать промежуточных переносчиков на очень большие расстояния.

Происхождение птиц обычно объясняют с учетом сходства их по многим свойствам с пресмыкающимися и с эволюционными приобретениями ими приспособлений для полета. Поэтому предполагают, что предками птиц были древнейшие бегающие пресмыкающиеся. Предками предков птиц были существа, принадлежащие к древним группам археозавров, существовавших в триасе и, возможно, в пермском периоде. Промежуточной формой между пресмыкающимися и птицами называют археоптериков, ископаемые остатки которых обнаружены в верхнеюрских отложениях.

Класс Млекопитающие (*Mammalia*)

Млекопитающие - это наиболее организованные позвоночные животные, находящиеся на высшей стадии развития и обитающие по всему земному шару. Насчитывают около 3200 видов.

Для животных этого класса характерен ряд особенностей. Их детеныши выкармливаются молоком, которое вырабатывается специальными молочными железами. Плод развивается в матке. Благодаря совершенному развитию нервной системы и механизмов терморегуляции поддерживается постоянная температура тела, обеспечивающая их активность в любых климатических условиях. Имеют волосяной или шерстный покров. Масса млекопитающих составляет от 2 граммов (землеройка-малютка) до 150 тонн (синий кит).

Покровы тела представлены кожей, которая состоит из многослойного эпидермиса, и кориума, построенного из волокнистой соединительной ткани. Роговыми образованиями кожи являются волосы, ногти, когти и копыта. Кожа снабжена многими потовыми и сальными железами. В подкожной клетчатке содержатся жировые клетки. У всех млекопитающих имеются в разном количестве молочные железы, которые представляют собой видоизмененные потовые железы.

Осевой скелет характеризуется четким разделением позвоночника на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и хвостовой отделы.

Количество шейных позвонков постоянно, у атланта на передней стороне имеются две поверхности. Скелет конечностей очень прочен. Бедренные кости очень устойчивы и выдерживают большие нагрузки.

Мышечная система очень развита, состоит из множества специализированных мышц.

Пищеварительная система имеет все отделы, заканчиваясь самостоятельным заднепроходным отверстием. Развита зубы, среди которых различают резцы, клыки и коренные. Зубы отсутствуют лишь у животных отдельных видов, включая некоторых китообразных.

Дыхательная система представлена легкими, трахеей, бронхами, бронхиолами, альвеолами. Легкие имеют альвеолярное строение.

Кровеносная система является очень совершенной. Сердце четырёхкамерное, имеются два круга кровообращения, левая дуга аорты. Зрелые эритроциты лишены ядер. Температура тела у большинства видов постоянная.

Выделительная система характеризуется тем, что мочевой пузырь открывается в мочеиспускательный канал. Почки парные, отходящие от них мочеточники открываются в мочевой пузырь.

Нервная система достигает вершины в своем развитии. Особо развиты полушария головного мозга, извилины и борозды в коре головного мозга, мозжечок. Очень развиты органы чувств. Орган слуха состоит из наружного уха, наружного прохода, трех слуховых косточек и звуковоспринимающего аппарата. Обоняние связано с развитием пластинчатых носовых раковин и носового лабиринта. Развиты зрение и осязание.

Чрезвычайно развиты железы внутренней секреции.

Размножение половое, выражен половой диморфизм. Половые железы у особей обоих полов парные. Оплодотворение внутреннее, развитие зародыша происходит внутриутробно в матке.

Млекопитающих классифицируют на подклассы Однопроходные, или Клоачные (*Monotremata*), Сумчатые (*Marsupialia*) и Плацентарные (*Placentalia*).

Однопроходные (утконосы, ехидна, проехидна) являются обитателями Австралии и характеризуются тем, что подобно пресмыкающимся они откладывают яйца.

Сумчатые, или Низшие звери (кенгуру, сумчатый волк, сумчатый крот и др.), являются обитателями Австралии и Южной Америки. Не имея плаценты, рожденных детенышей вынашивают в сумке.

Плацентарные, или высшие звери, представлены остальным большинством животных (насекомоядные, рукокрылые, грызуны, хищные, ластоногие, китообразные, копытные, хоботные, приматы). Питание их плодов происходит через плаценту, детеныши рождаются развитыми. Характеризуются двойной сменой зубов.

Роль млекопитающих в жизни человека, который сам является млекопитающим, исключительно разнообразна. Многие из них имеют огромное хозяйственное значение, обеспечивая источники продуктов питания, сырье для промышленности. Медицинское значение заключается в том, что они болеют общими с человеком заболеваниями, многие служат хозяевами паразитов, являются природными резервуарами возбудителей ряда трансмиссивных заболеваний.

Происхождение млекопитающих объясняют возникновением их от терапсид в позднем триасе. Многие зоологи считают, что млекопитающие имеют полифилитическое происхождение, т. е. каждый подкласс млекопитающих имеет отдельного терапсидного предка. Обладая высокоразвитой нервной системой и другими свойствами, млекопитающие выделились из позвоночных в качестве класса, завоевавшего сушу. Начиная с третичного периода они являются преобладающей формой жизни.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Каковы признаки, характерные для типа Хордовые? Как вы представляете классификацию хордовых?
2. Каково эволюционное значение личиночно-хордовых и бесчерепных?
3. Чем характеризуются позвоночные?
4. Каково филогенетическое и медицинское значение круглоротых и рыб?
5. В чем заключается филогенетическое значение земноводных? С какими ароморфозами связана эволюция животных этого класса? Имеют ли они медицинское значение?
6. Назовите прогрессивные черты пресмыкающихся. Каково эволюционное и медицинское значение пресмыкающихся?
7. Назовите прогрессивные черты в организации птиц. Что вы знаете о происхождении животных этого класса? Каково их медицинское значение?
8. Назовите главнейшие признаки, характерные для млекопитающих, обратив внимание на прогрессивные черты.
9. Какова роль млекопитающих в жизни человека, в чем заключается их медицинское значение?
10. Какое значение в понимании теории эволюции имеет рассмотрение основных свойств организмов, принадлежащих к разным типам?
11. В чем заключается смысл охраны редких видов животных, в том числе имеющих медицинское значение?
12. Как вы понимаете конституционные обязанности и права граждан в вопросах охраны животных?

Глава XI. Происхождение человека

Эволюция человека, или антропогенез (от греч. *anthropos* - человек, *genesis* - развитие), - это исторический процесс эволюционного становления человека. Науку, изучающую происхождение человека, называют антропологией, возникновение которой датируют рубежом XVIII-XIX вв.

Эволюция человека качественно отличается от эволюции организмов других видов, ибо в человеке действовали не только биологические, но и социальные факторы. Сложность проблемы антропогенеза усугубляется тем, что человек сам по себе двулик. Одним лицом он обращен к животному миру, из которого вышел и с которым остается связанным анатомически и физиологически, а вторым - в мир создаваемых коллективным трудом научных и технических достижений, культуры и т. д. Человек, с одной стороны, является биологическим существом, с другой - социальным. Сущность человека не есть абстракт, присущий отдельному индивиду. В своей действительности она - совокупность всех общественных отношений.

Вокруг проблем происхождения человека всегда шла и идет острейшая идеологическая борьба между идеализмом и материализмом. Идеализм приписывал человеку сверхъестественное происхождение. Отрывая сознание от тела и признавая его первичным, независимым от тела, идеалисты признают независимость в создании тела и души, идеалисты признают отделяемость души от тела после смерти. Идеалистические концепции сливаются с религиозными представлениями, в рамках которых по библейской истории утверждается внезапное сотворение человека на шестой день творения, состоявшегося несколько тысяч лет назад. Напротив, материализм утверждает, что человек вышел из природы, оставаясь тесно связанным с ней, со всем живым миром. Диалектический материализм рассматривает человека в качестве единого целого. Поэтому в рамках материалистических представлений человеческое сознание не представляет собой какой-либо самостоятельной и независимой от тела сущности.

Как отмечали многие, сознание представляет собой функцию мозга человека.

Будучи связанным узами кровного родства с животным миром, человек имеет свою биологическую предысторию. Однако человек имеет качественные отличия от животных. Эти отличия возникли под влиянием социальных факторов в процессе исторического развития человеческого общества.

Наследственная конституция человека сложилась в результате постепенного и длительного процесса эволюции. У непосредственных предшественников человека в процессе эволюции на базе генетической программы непрерывно возникали противоречия между их морфо-физиологической организацией и формирующимися элементарными способами «инстинктивно-трудоу» деятельности. Разрешение этого противоречия путем естественного отбора вначале привело к изменениям передних конечностей, затем к развитию коры больших полушарий головного мозга и, наконец, к появлению сознания. Можно сказать, что это был первый, но решающий акт в завершении специализации генов на гены структуры и гены-регуляторы, причем сознание обеспечило не только становление, но и дальнейшее развитие человека.

В последующем темпы биологического развития человека стали снижаться. Поскольку появление сознания обеспечивало новые формы и возможности приспособления к среде, это вело к отклонениям от действия естественного отбора, в результате чего биологическое развитие уступило место социальному развитию и совершенствованию. Как заметил в свое время К.А. Тимирязев (1843-1920), биологическая эволюция человека осталась за порогом его истории. Таким образом, современный человек является продуктом его генов и среды.

В научном плане учение об антропогенезе тесно связано с учением о расогенезе, где также идет острейшая идеологическая борьба. Извращение научных представлений о происхождении рас ведет к расизму, в основе которого лежит реакционная идея о высших и низших расах.

11.1 ВЗГЛЯДЫ НА АНТРОПОГЕНЕЗ В ПРОШЛОМ

Удивительно, но история взглядов на антропогенез гораздо древнее самой антропологии, ибо еще ученые античного мира обсуждали вопросы о месте человека в природе и о появлении человека.

Например, Анаксимандр (610-546 гг. до н. э.) и Аристотель (384-322 гг. до н. э.), определяя место человека в природе, признавали его потомками животных. Разделяя животных на «кровяных» и бескровных, Аристотель отнес человека к группе «кровяных» животных, а между человеком и животными в «кровяной» группе поместил обезьян. То, что человек близок к животным, признавал Гален (130-200 гг. н. э.), который формулировал заключения об анатомии человека на основе результатов вскрытия низших обезьян.

К. Линней (1707-1778) по сравнению со своими предшественниками пошел намного дальше, выделив отряд приматов, отнеся к нему полуобезьян, обезьян и род людей с одним видом - Человек разумный и подчеркивая сходство человека и обезьян. Однако Линнею не удалось правильно очертить границы этого отряда, ибо он относил к нему одновременно то ленивца, то летучих мышей. Не все современники К. Линнея признавали его систему, в частности принадлежность человека к отряду приматов. Были предложены также варианты системы, в которых ранг человека был значительно завышен, поскольку за человеком признавалось отдельное царство природы. Этим, по существу, отрывали человека от животных.

Идею родства человека и обезьян поддерживали в XVIII в. И. Кант (1724-1804), Д. Дидро (1713-1384), Ж. Ламетри (1709-1751), А.А. Каверзнев (род. 1748), А.Н. Радищев (1749-1802), Ж.-Б. Ламарк (1744-1829). Более того, Ж. Ламетри даже считал, что таксономическое объединение человека и животных не унижает человека, что способность ощущения и мышления есть у всех животных и зависит от степени их организации.

Вопреки правильному решению проблемы о родстве человека с животными, вопрос о том, как произошел человек, в трудах древних философов остался открытым. Считают, что первая гипотеза антропогенеза была сформулирована, вероятно, Ламарком. Полагая, что человек имел обезьяноподобных предков, Ламарк впервые назвал очередность эволюционных достижений в превращении обезьяноподобного предка в человека, причем важнейшее значение он придал переходу древесных четвероногих к двуногой локомоции и к жизни на земле. Ламарк описал изменения скелета и мускулатуры предков человека в связи с переходом к прямохождению. Но, переоценив роль среды, он, как и в случае других организмов, все же неправильно представлял движущие силы эволюции человека.

Н.Г. Чернышевский (1828-1889) считал, что антропогенез является одним из проявлений исторического развития природы. А. Уоллес (1823-1913) высказал предположение, что в эволюции человека большое значение имели формы, передвигавшиеся на двух конечностях, и что вслед за прямохождением происходило увеличение мозга. Он предположил, что филогенез человека очень длителен во времени. Несомненно, что эти и другие сходные высказывания были шагом вперед в понимании вопроса о появлении человека, однако они не были исчерпывающими и не привели к образованию научной теории происхождения человека.

11.2 КОНЦЕПЦИЯ ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕЛОВЕКА

В основе современных представлений о происхождении человека лежит концепция, в соответствии с которой человек вышел из мира животных, причем первые научные доказательства в пользу этой концепции были представлены Ч. Дарвиным в его труде «Происхождение человека и половой отбор» (1871). В последующем по мере развития анатомии и эмбриологии эти доказательства пополнились новыми данными, которые указывали на анатомическое сходство эмбрионального развития человека и животных. В настоящее время в пользу концепции животного происхождения человека служит ряд доводов, наиболее важными из которых являются следующие.

1. Для человека характерны все черты, присущие типу Хордовые, подтипу Позвоночные, а именно:

- а) билатеральная (двусторонняя) симметрия в строении тела;
- б) наличие в зародышевом развитии хорды и жаберных щелей в полости глотки;
- в) расположение нервной системы в форме дорсальной трубки;
- г) наличие пяти отделов головного мозга, развитого позвоночного столба, двух пар конечностей. Сердце развивается на брюшной стороне тела.

2. Для человека характерны все черты класса Млекопитающие, а именно:

- а) живорождение и вскармливание молоком, наличие молочных желез, волосяного покрова;
- б) теплокровность и обилие потовых желез для обеспечения терморегуляции;
- в) разделение полости тела диафрагмой на брюшной и грудной отделы;
- г) наличие четырехкамерного сердца, левой дуги аорты, отсутствие в зрелых эритроцитах ядер;
- д) дыхательная система представлена легкими, бронхами, альвеолами;
- е) наличие всех костей, характерных для млекопитающих. У человека нет ни одной лишней кости, которая бы отсутствовала у млекопитающих. В скелете имеется 7 шейных позвонков, 2 мыщелка затылочной кости и 3 слуховые косточки, характерные для млекопитающих;
- ж) наличие молочных и постоянных зубов трех групп;
- з) проявление атавистических признаков, наличие рудиментарных органов (мышцы, приводящие в движение ушную раковину, отросток слепой кишки, третье веко глаза и др.).

3. Для человека характерны все черты подкласса Плацентарные, а именно:

- а) наличие плаценты;
- б) вынашивание плода внутри тела матери и питание его через плаценту.

4. Для человека характерны все черты отряда Приматы, а именно:

- а) наличие одной пары грудных молочных желез;
- б) концы пальцев (концевые фаланги) имеют ногти, а ладони покрыты узорами;
- в) противопоставление большого пальца передней конечности остальным, что обеспечивает брахиацию (использование конечностей для хватательных движений);
- г) наличие менструального периода и беременности длительностью 9 месяцев;
- д) антигены системы АВ0 человека и человекообразных обезьян сходны. Группы крови А и В обнаружены у всех человекообразных обезьян, группа 0 - лишь у шимпанзе. По существу, кровь шимпанзе и гориллы можно переливать человеку;

е) наличие сходства в количестве и строении хромосом. Для человека характерны 23 пары хромосом, для человекообразных обезьян - 24 пары, из которых 13 пар по своему строению одинаковы в обоих случаях;

ж) наличие значительной гомологии ДНК человека с ДНК обезьян. Например, гомология ДНК человека и шимпанзе составляет 91-92%, человека и гиббона - 76%, а человека и макаки-резус - всего лишь 6%;

з) одинаковая чувствительность человека и человекообразных обезьян к возбудителям одних и тех же болезней и сходство клинического проявления последних;

и) сходство между генами, контролирующими синтез белков у приматов. Это сходство устанавливают на основе структуры белков, контролируемых этими генами. Например, в клетках всех организмов, дыхание которых связано с использованием кислорода, синтезируется цитохром С. Этот белок представляет собой сложную молекулу, состоящую примерно из 100 аминокислот. Как следует из табл. 30, степень сходства структуры цитохрома С коррелирует с анатомическим, физиологическим и филогенетическим сходством приматов. Человек отличается от других всего лишь одной аминокислотной заменой.

Таблица 30. Сравнительные данные о структуре цитохрома С у разных организмов

Сравниваемые виды организмов	Кол-во аминокислотных различий
Человек - обезьяна	1
Человек - лошадь	12
Человек - собака	10
Человек - крупный рогатый скот	3
Человек - куры	10-15
Человек - тунец	17-21

В случае α -гемоглобина человека и гориллы имеется лишь одно различие в последовательности аминокислот, тогда как человека и лошади - 18 различий, человека и карпа - 71 различие. Между человеком и шимпанзе имеется исключительное сходство по строению белков (различие по 44 функциональным белкам не превышает 1%).

Место человека в системе животного мира определяется тем, что он относится к типу Хордовые, подтипу Позвоночные, классу Млекопитающие, подклассу Плацентарные, отряду Приматы, семейству Гоминиды, роду Номо. Как считал Ч. Дарвин, «...животные - наши братья по боли, болезням, смерти, страданию и голоду, наши рабы в самой тяжелой работе, наши товарищи в наших удовольствиях - все они ведут, может быть, свое происхождение от одного общего с нами предка - нас всех можно было бы слить вместе».

Однако человек имеет существенные отличия от животных, на что также обращали внимание еще древние. Например, Анаксагор (500-428 гг. до н. э.) и Сократ (469-399 гг. до н. э.) считали, что специфическим признаком человека является наличие руки, которая выделила его из всего мира. Называя человека «животным общественным», Аристотель ссылаясь на такие отличия, как двуногое хождение, больший по величине мозг, способность к речи и мышлению. Позднее К. Линней в качестве специфических отличий человека от обезьян называл речевую способность, а также способность накапливать и передавать в поколениях опыт, письменность, печать. По этой причине он и называл

человека разумным. А.Н. Радищев обращал внимание на такие отличительные свойства человека, как способность к прямохождению, наличие рук, речи, разума.

Современные представления относительно отличий человека от животных основывается прежде всего на данных о различиях в развитии мозга и на способности человека к абстрактному мышлению. Средняя масса мозга человека составляет 1350-1500 г, тогда как гориллы и шимпанзе - всего лишь 460 г. Масса мозга человека составляет в среднем около 1/40 общей массы тела, тогда как у обезьян - 1/60-1/200. Поверхность мозга человека около 1200 см², шимпанзе - 400 см².

Среди других отличительных признаков человека следует назвать особенности челюстей, а также строение и расположение зубов, которые являются иными по сравнению с животными. Важнейшими отличиями служат дифференцировка верхних и нижних конечностей, характерные изгибы позвоночника, широкий таз. Только человек способен к балансированию на двух конечностях (к двуногой локомоции). У человека самой мощной является бедренная кость, выдерживающая нагрузку до 1650 кг. Исключительное развитие получила дифференциация кисти, значительные размеры приобрел первый палец. Из-за расположения глаз в передней части головы человек обладает бинокулярным зрением, которое позволяет ему различать (видеть) предметы в трех измерениях.

Важнейшей отличительной способностью человека является то, что он обладает сознанием, способностью к абстрактному мышлению, общению с помощью речи (2-й сигнальной системы) и абстрактных символов (письма), а также к передаче и воспроизведению информации.

Человек способен производить орудия труда для воздействия на природу, он развил технологию, создал города, литературу, музыку и т. д. Являясь социальным существом, человек способен думать о прошлом, планировать будущее. Этими свойствами животные не обладают.

11.3 ЭТАПЫ АНТРОПОГЕНЕЗА

Филогенез человека представляют исходя из дарвиновского положения, в соответствии с которым предками человека были обезьяноподобные существа, а развитие человека и человекообразных обезьян представляло собой не последовательные ступени, а параллельные ветви эволюции, характеризующиеся глубоким расхождением с эволюционной точки зрения. Ч. Дарвин называл современных человекообразных обезьян двоюродными братьями человека. Однако это сравнение не совсем верно, ибо в наше время гоминид и понгид считают дальними родственниками, у которых вымерли промежуточные ветви, т. е. человек произошел от каких-то животных, одна ветвь которых ведет к современным высшим обезьянам, вторая - к человеку.

Чтобы правильно понять самые ранние этапы эволюции человека, необходимо начать с эволюции отряда приматов, в состав которого входят семейства понгид и гоминид. Находки палеонтологов позволяют проследить развитие животных, приведшее к появлению первых приматов начиная с мезозойской эры, в частности с триаса, когда из тогдашних видов пресмыкающихся возникли первые млекопитающие, получившие название *Protoinsectivora*. Предполагают, что на основе именно этих примитивных млекопитающих в дальнейшем возникли более совершенные млекопитающие - насекомоядные, ставшие предками тупай - современных низших приматов (рис. 113), от которых через разные промежуточные формы одна из эволюционных ветвей повела к приматам, впервые появившимся в меле (рис. 114).



Рис. 113. Турайя

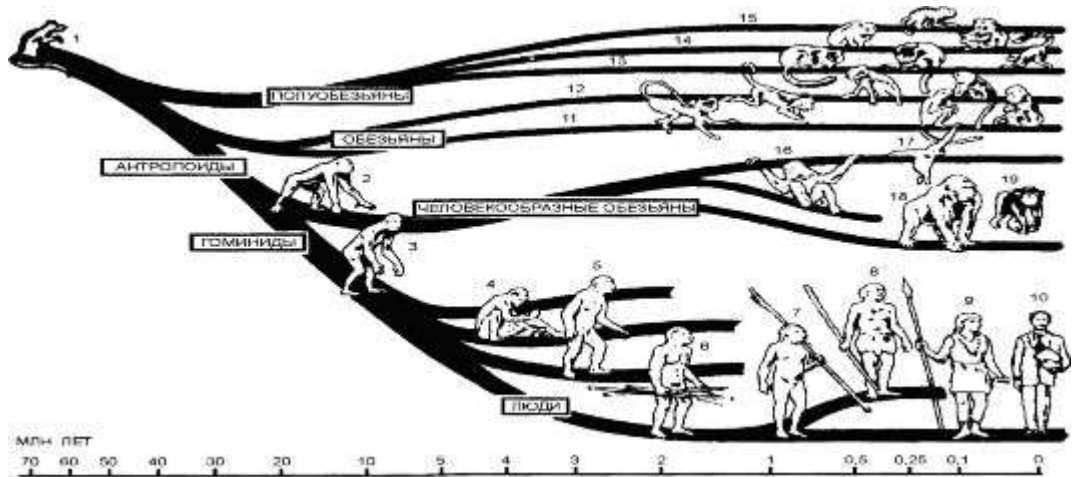


Рис. 114. Генеалогическое древо приматов: 1 - плезиадацис; 2 - дриопитек африканский; 3 - рамапитек; 4 - австралопитек африканский; 5 - стралопитек войсен; 6,7 - *Homo erectus*; 8 - неандерталец; 9 - *Homo sapiens*; 10 - современный человек; 11 - узконосые обезьяны Старого Света; 12 - широконосые обезьяны Нового Света; 13 - лемуры; 14 - лоры; 15- долгопяты; 16 - орангутаны; 17- гиббоны; 18 - гориллы; 19- шимпанзе

Отряд приматов классифицируют на подотряды полуобезьян (*Prosimii*) и обезьян (*Anthropoidea*). Наиболее ранние приматы из подотряда *Anthropoidea* были многочисленны в начале палеоцена (65 млн лет назад). В олигоцене (40 млн лет назад) приматы этого подотряда в результате эволюции дали начало трем большим группам:

1. *Надсемейство Ceboidea*. Представители этого надсемейства в ходе эволюции в свою очередь дали начало обезьянам Нового Света (широконосым), которые эволюционировали в игрунгов и капуцинов. Это надсемейство представляет собой приматов, не имеющих значения в эволюции человека.

2. *Надсемейство Cercopithecoidea*. Представители этого надсемейства дали начало обезьянам Старого Света (узконосым), которые эволюционировали в макак и павианов. Это надсемейство тоже не имеет значения для эволюции человека.

3. *Надсемейство Hominoidea (гоминиды)*. Представители этого надсемейства дали начало человекообразным обезьянам и человеку. Эволюция этого надсемейства происходила независимо от других приматов. Первые гоминоидные формы появились еще в верхнем плейстоцене. В пределах надсемейства *Hominoidea* выделяют семейства *Pliopithecidae*, представители которого полностью вымерли, *Oreopithecidae*, представители которого тоже полностью вымерли, *Pongidae* (человекообразные обезьяны), представители которого частично вымерли, и *Hominidae* (люди), представители которого тоже частично вымерли. Понгид делят на подсемейства гиббонов (*Hilolatenae*) и настоящих человекообразных обезьян (*Pongidae*), к которым относятся орангутаны, гориллы и шимпанзе.

Начало эволюции семейства понгид (*Pongidae*) и гоминид (*Hominidae*) датируется временем, когда одна из ветвей эволюции повела к дриопитековым (древесным человекообразным обезьянам), сходным по костям с гориллами, шимпанзе и человеком. Наибольшая концентрация ископаемых останков дриопитеков обнаружена в Восточной Африке, однако их формы были найдены и в Европе и Азии, на территории ФРГ, Франции, России, КНР, Турции. Возраст дриопитеков составляет около 25 млн лет. Считают, что дриопитеко-вые представляют собой узел родословного дерева приматов, от которого берут начало три линии развития - к орангутанам, человекообразным обезьянам и человеку.

У истоков расхождения путей эволюции понгид и гоминид стоит один из дриопитеков, названный в честь индийского бога Рамы рамапитеком, челюсть которого была найдена Д. Льюисом в 1934 г. в Индии. В последующем ископаемые останки рамапитека были обнаружены на территории Кении, Венгрии, Турции, КНР. Возраст рамапитека определен в 14 млн лет. Антропологи считают важным признаком эволюционное уменьшение размеров клыков гоминид. Сравнение размеров, формы и расположения зубов человека, человекообразных обезьян и рамапитека показывает, что человекообразные обезьяны имеют крупные клыки и так называемое семиальное пространство между резцами и клыками в зубной аркаде, тогда как у человека клыки по размерам меньше, чем у обезьян, семиальное пространство отсутствует, а зубная аркада имеет специфическое закругление (рис. 115). Поскольку у рамапитека тоже нет этого пространства, его клыки имеют меньшие размеры, а зубная аркада закруглена, то часто считают, что он больше напоминает человека. Так как приматам их клыки необходимы для раскалывания орехов, разжевывания плодов или в качестве оружия, то предполагают, что члены рода *Ramapithecus* уже не используют клыки в качестве оружия. Вместо клыков для этих целей они применяли палки, камни. Однако рамапитек все же больше походил на обезьян, чем на человека. Его рост составлял около 1 м, обитал он на земле, питался зернами и корнями, мог частично передвигаться на задних конечностях, хотя большую часть времени проводил на деревьях (как шимпанзе). Вопрос о сознании у рамапитеков спорен.

После рамапитека современная антропология не располагает какими-либо ископаемыми останками, в результате чего невозможно составить полный эволюционный ряд. Тем не менее условно филогенез человека можно представить в виде ряда

последовательных, сменяющихся одна за другой стадий. В частности, различают несколько стадий:

1. Предшественник - предки рода *Homo*, представляющие собой ископаемых обезьянолюдей (австралопитеков).

2. Архантропы - древнейшие люди, представленные ископаемыми останками.

3. Палеоантропы - древние люди, непосредственные предки *Homo sapiens*. Представлены ископаемыми останками.

4. Неоантропы - ископаемые формы, связанные с культурами позднего палеолита (*Homo sapiens fossilis*) и ныне живущие формы (*Homo sapiens recens*).

Предполагают, что эволюция предков человека была постепенной, с различной частотой в разные периоды.

Стадия предшественника. В 1924 г. Р. Дарт обнаружил в Южной Африке череп ископаемого гоминида, который по строению костей лицевого отдела и зубов принадлежал существу, занимавшему среднее положение между обезьяной и человеком. Дарт назвал это существо австралопитеком, или южной обезьяной (от лат. *australis* - южный, *pithecus* - обезьяна). Возраст южноафриканского австралопитека составляет около 3,0-2,3 млн лет. Через несколько лет Дарт повторно нашел аналогичные ископаемые останки в Южной Африке. Изучение скелетных останков этих существ (*Australopithecus africanus* и *Australopithecus robustus*) показало, что их зубы почти сходны с человеческими, масса тела составляла 35-55 кг, объем головного мозга - до 500 мл, они обладали способностью к прямохождению.

В последующем ископаемые останки гоминид, которые характеризовались уменьшенными клыками, увеличенным мозгом и способностью к прямохождению, были обнаружены в Восточной Африке. Их возраст составляет около 3,7-3,0 млн лет. Эти останки были отнесены к виду *Australopithecus afarensis*, которого считают сейчас самым ранним австралопитеком, предшествующим позднейшим плиоплейстоценовым гоминидам. В 1938 г. в Южной Африке были обнаружены ископаемые останки «сильного» (по нижней челюсти) австралопитека, которого называют сейчас *Australopithecus robustus* и возраст которого составляет 1,9-1,6 млн лет. Наконец, в 1959 г.

На основании изучения тазовых и бедренных костей многие антропологи считают, что австралопитеки были двуногими существами, способными стоять и передвигаться подобно человеку. Поскольку ископаемые останки австралопитеков находили в пещерах, где одновременно обнаруживали и зазубренные (подправленные) камни, то, вероятно, они жили в пещерах, которые использовали в качестве убежищ, и изготавливали самые простейшие орудия (рис. 116).

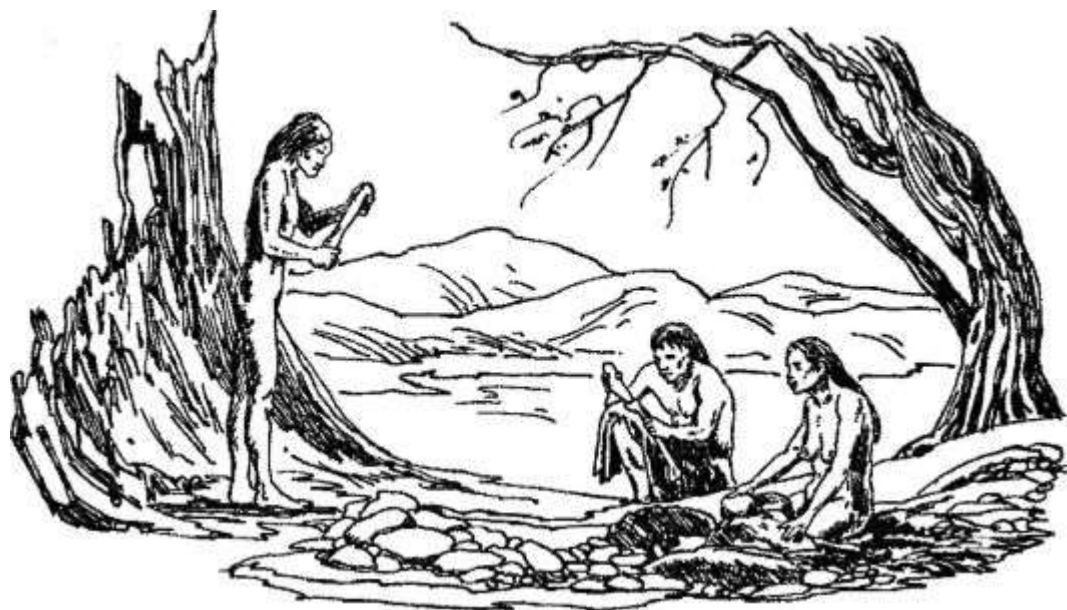


Рис. 116. Австралопитеки

Австралопитеки были охотниками на мелких животных, но использовали также в пищу зерна, плоды диких деревьев, корни. Вегетарианская пища, обилие растений и их семян, возможно, способствовали эволюции более мелких клыков.

В 1959 г. в Олдовайском ущелье (Танзания) английский антрополог Л. Лики нашел ископаемые останки существа с объемом мозга около 650 мл (как у австралопитеков) и галечные орудия, древность которых по данным калий-аргонового метода составляет 2 млн лет. Это существо было названо зинджантропом (от зиндж - арабское название Восточной Африки и лат. *anthropos* - человек). Позднее этот австралопитек был переименован в *A. boisei*. Но в 1960 г. на том же месте Л. Лики нашел череп существа, уже более близкого к человеку, чем австралопитек, и древность которого составляет 2 млн лет. На основе изучения черепа было предположено, что рост этого существа равен 120 см, объем головного мозга около 650 мл. Первый палец его стопы уже не был отведен в сторону, что указывает на полное завершение прямохождения. Кости кисти этого существа сочетали как примитивные (обезьяньи), так и прогрессивные (человеческие) черты. Поскольку вместе с костными останками были найдены грубые галечные орудия и расколотые кости (для добывания мозга), то Лики заключил, что это существо было и творцом этих орудий. Чтобы подчеркнуть способность существа изготавливать простейшие орудия, Лики назвал его *H. habilis* (человек умелый).

В 60-70-е годы XX в. к востоку от озера Рудольф (Кения) Л. Лики нашел остатки галечной культуры, возраст которых составляет 2,6 млн лет. Здесь же было обнаружено множество скелетных останков австралопитеков и более прогрессивных гоминид древностью тоже 2,6 млн лет. В 1972 г. Л. Лики нашел в районе к востоку от озера Рудольф новый череп, изучение которого позволило предположить, что объем мозга этого гоминида составлял 800 мл, что на 150 мл крупнее мозга *H. habilis*. Кроме того, череп этого гоминида был лишен надглазничного валика, характерного для всех ископаемых гоминид.

Итак, палеонтологические данные в совокупности свидетельствуют о том, что непосредственными животными предками человека служат австралопитеки - высокоразвитые двуногие обезьяноподобные существа. Их рост составлял 120-130 см, объем головного мозга - около 500 мл, масса тела - около 50 кг. Их коренные и передние зубы были человеческими по форме, а тазобедренные кости имели то же строение, что и аналогичные кости человека. Предполагают, что двуногость (прямохождение) является выдающимся эволюционным преобразованием и развилась в результате естественного

отбора в связи с жизнью австралопитеков на открытой равнине или по краям лесов на протяжении нескольких миллионов лет. Следствием прямохождения явилось развитие хватательных движений и держания за счет использования рук. Между тем использование рук требовало рассудочной деятельности. Поэтому появление прямохождения и освобождение конечностей сопровождалось развитием головного мозга, увеличением его размеров. У австралопитеков начался также процесс потери волосяного покрова, в связи с чем они стали использовать пещеры для укрытия. Они, вероятно, начали использовать огонь. Пища была частично вегетарианской, частично мясной. Таким образом, миновав 5 млн лет назад главный этап своей эволюции, заключающийся в переходе от использования передних конечностей для передвижения по деревьям и на земле к свободному передвижению в вертикальном положении при прямом торсе на сводчатой стопе, а также в использовании рук для изготовления простейших орудий, австралопитеки пересекли, по существу, границы звериной сущности. Можно сказать, что они уже не были обезьянами, но еще и не являлись людьми.

Принципиальный вопрос заключается в эволюционных отношениях между плиоплейстоценовыми гоминидами. В современной литературе опубликовано несколько филогений основных таксонов гоминид. Р. Лики считал, что *H. habilis* является результатом эволюции *Australopithecus afarensis*. Ученый с сотрудниками опубликовал результаты изучения 22 особенностей черепа KNM 17 000 и нижней челюсти черепа KNM-WT 16 005, принадлежащих *A. boisei* и найденных в плиоценовых отложениях (возраст около 2,5 млн лет) к западу от озера Туркана в Кении, в сравнении с ископаемыми останками *A. afarensis*, *A. africanus*, *A. robustus* и *A. boisei*. В соответствии с этими результатами предполагается, что *A. africanus* эволюционировал независимо от *A. robustus* и *A. boisei*, которые родственны между собой, и что эволюционная линия, ведущая от австралопитека к роду *Homo*, начинается с *A. africanus*.

В 2001 г. в Эфиопии были обнаружены ископаемые останки существа, получившего название *Ardipithecus ramidus hadabba*. Он был членом семейства гоминид, жившим 5,2-5,8 млн лет назад.

Стадия архантропа (древнейшие люди). Архантропы занимают среднее положение между австралопитеками и современным человеком. С зоологической точки зрения они входят в один комплекс или вид *H. erectus* (Человек выпрямленный) (рис. 117).

Открытие архантропов произошло в 1891 г., когда голландский врач Е. Дюбуа обнаружил на о. Ява в плейстоценовых отложениях на глубине 15 м коренной зуб, бедренную кость и часть черепной коробки ископаемого существа, названного им *Pithecanthropes erectus* (от греч. *pithecos* - обезьяна, *anthropos* - человек), или яванским человеком. Для этого питекантропа были характерны мозг объемом 900 мл, что в два раза больше мозга современных человекообразных обезьян и больше мозга австралопитеков, вертикальное положение тела, почти человеческий скелет, зубы, сходные с человеческими, доминирование черепной коробки над лицевым отделом черепа, но толстые кости черепа. Рост питекантропа составлял, вероятно, 170 см, масса тела - около 70 кг, возраст - около 650 тыс. лет. В последующем на Яве в более поздних слоях были обнаружены также грубые каменные орудия, что свидетельствует о способности яванского питекантропа к трудовой деятельности.



Рис. 117. *Homo erectus*

В 1927 г. вблизи Пекина в КНР были найдены останки ископаемого существа, названного синантропом (китайским человеком) и занимающего более высокое место по сравнению с яванским питекантропом. Объем мозга этого существа равен 1055 мл, рост - 150 см, возраст - 400 000 лет. Для него характерным было двуногое хождение и прямой торс. В пещере вместе с останками синантропа были найдены простейшие орудия из кварцита и известняка, а также кости. Эти находки свидетельствуют о том, что синантропы производили орудия труда, пользовались огнем. Предполагается, что они были каннибалами.

Костные останки ископаемых людей, сходных с питекантропами и синантропами, были обнаружены на территории ФРГ (гей-дельбергский человек), Алжира (атлантроп), ВНР, Чехии, Марокко и других стран. Абсолютный возраст этих людей составляет 400 тыс. лет. Они умели изготавливать орудия из камня и гальки. В 1985 г. Р. Лики и сотрудники нашли почти полный скелет 12-летнего *H. erectus* к западу от озера Туркана в Кении. Возраст этого скелета составляет около 1,6 млн лет.

Древнейшие люди были более крупными, чем австралопитеки, могли ходить более долгое время прямо и без напряжения, полностью использовали руки. Их орудия были совершеннее орудий австралопитеков. Превосходя *H. habilis*, они охотились на них и убивали их. Обитая в разных географических районах (рис. 118), древнейшие люди жили в пещерах, использовали огонь, но не могли его добывать самостоятельно, а лишь поддерживали. Судя по увеличенному размеру мозга, в котором все еще оставались уплотненной теменная доля, узкими височные доли, они должны были обладать речью. Деятельность *H. erectus* по добыванию пищи путем охоты изменила их коллективный характер. Архантропы уже планировали и координировали свои действия, в результате чего могли вести охоту на крупных животных, включая мамонтов. Уже на этом этапе возникло разделение труда между теми, кто охотился, и теми, кто оставался в лагере для наблюдения за детьми, стариками и выполнения мелких работ.

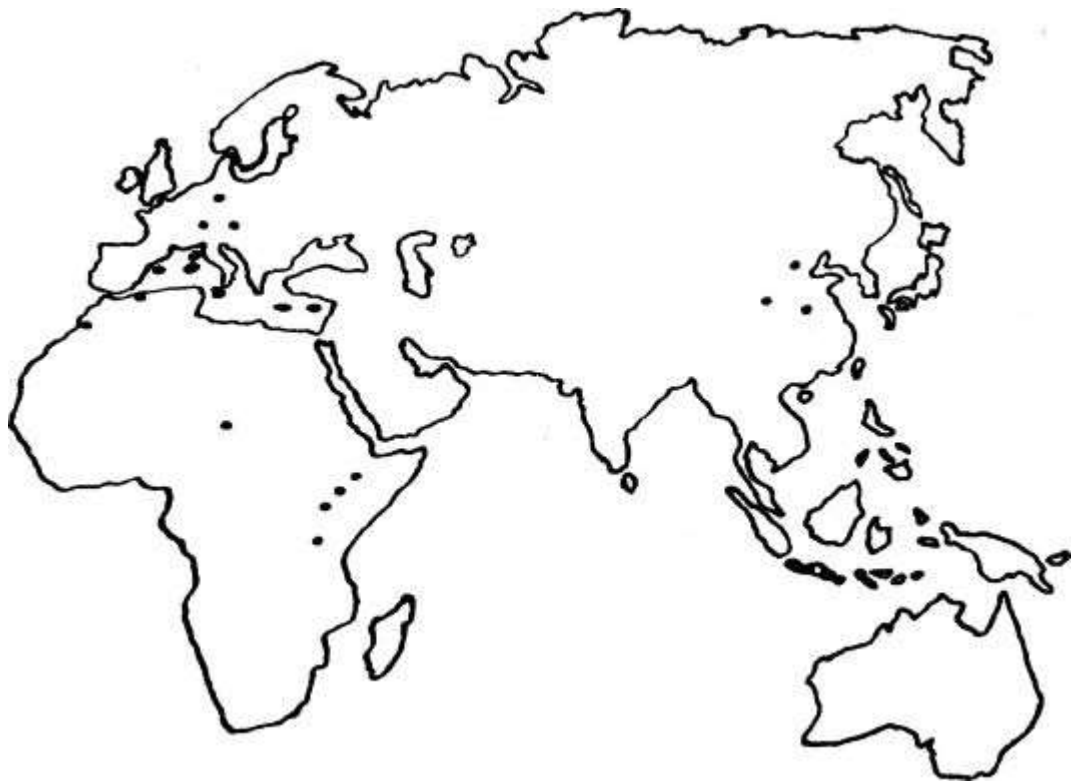


Рис. 118. Распространение *Homo erectus* (места обитания на карте показаны точками.)

Предполагают, что представители *H. erectus* берут начало от одной из ветвей австралопитеков, возможно *H. habilis*, которые 2-1,5 млн лет назад начали расселяться по Африке, а затем проникли в Средиземноморье, Южную, Центральную и Юго-Восточную Азию. Имея долгую эволюционную историю, все представители *H. erectus* тем не менее характеризуются недостаточным темпом прогрессивных морфологических изменений. Их морфологические преобразования завершились появлением лишь форм с менее угловатым черепом и более тонкими костными структурами, но эти изменения не сопровождалось резким совершенствованием методов изготовления каменных орудий. На этой стадии в эволюции человека в качестве фактора эволюции главенствовал естественный отбор. Предполагают, что популяции *H. erectus* были прямыми предками ранних представителей палеоантропов, хотя точное время, способ трансформации в палеоантропов и география процесса остаются дискуссионными.

Стадия палеоантропа (древние люди). В 1856 г. в долине Неандерталь реки Дюссель в ФРГ во время добычи известняка были обнаружены останки скелета древнего человека, названного неандертальцем. В последующем останки неандертальцев были обнаружены в более чем 400 местах на европейском, африканском и азиатском континентах, что позволило воссоздать общую картину их строения и образа жизни.

Череп этих древних людей был значительно удлинён, с характерным низким сводом и сплошными выступающими надбровными валиками, хорошо развитыми лобными пазухами. Объём мозга составлял 1200-1600 мл (как у современного человека), рост - около 160 см. Для неандертальцев характерны широкие зубы. Считают, что они уже обладали речью, но, вероятно, нечленораздельной. Новые данные свидетельствуют в пользу того, что неандертальцы были уже людьми, мало отличающимися от людей современного типа. Отдельные из них доживали до 50 лет.

Многие антропологи предполагают, что неандертальцы произошли от каких-то архантропов около 300-200 тыс. лет назад, причем их было две группы - ранние и поздние (классические). Ранние неандертальцы произошли от одной из популяций *H. erectus*, жили

300-250 тыс. лет назад и являлись предками как поздних (классических) неандертальцев, так и современных людей. Широкое распространение поздних неандертальцев приходится на период 35-60 тыс. лет назад. Время жизни неандертальцев совпало с периодом очередного наступления ледников. Они строили простые жилища, защищались от холода с помощью одежды и шкур зверей, изготавливали более совершенные кремневые орудия (остроконечные иглы из каменных пластинок), что позволяло им успешно вести борьбу с мамонтами.

Неандертальцы внезапно исчезли 30-40 тыс. лет назад. Предполагают, что они были либо поглощены, либо частично истреблены людьми современного типа. Более того, поскольку у них были недоразвитыми лобные доли головного мозга, которые обычно ответственны за поведение, то, вероятно, конфликты между неандертальцами способствовали распаду их групп (общин), вели к самоистреблению.

Стадия неантропа. Под этим названием понимают как ископаемые формы человека современного физического типа, так и ныне живущих людей. В 1868 г. в пещере Кро-Маньон (Франция) был найден скелет человека, объем черепной коробки которого составлял около 1800 см³. Для него характерно отсутствие надбровных валиков, наличие подбородка, прямой лоб. Рост составлял около 180 см. Этого человека назвали кроманьонцем. В дальнейшем сходные ископаемые формы были найдены также на территории КНР, Палестины, Чехии, России и в других местах Европы, Африки и Азии.

Кроманьонцы не отличаются от людей современного физического типа. Если бы кроманьонец, одетый в современную одежду, шел по улице, его трудно было бы сейчас выделить в толпе. В их пещерах были найдены стрелы, гарпуны, иглы, что указывает на усовершенствование методов изготовления орудий. Средний возраст кроманьонцев составлял около 30 лет, хотя отдельные из них доживали до 50 лет и более. Новые данные показывают, что представители *H. sapiens* современного физического типа появились 100 000- 200 000 лет назад.

Палеонтологические находки указывают на то, что в период появления современных людей доживали свой век и последние неандертальцы. В частности, на территории Палестины найдены скелетные останки гибридов между неандертальцами и людьми современного типа. Как неандертальцы, так и кроманьонцы были искусными охотниками. Подсчитано, что они ответственны за истребление многих млекопитающих. В частности, за истребление мегатерий, мамонтов, саблезубых кошек, бизонов. Более того, примерно около трети млекопитающих было уничтожено еще 50 тыс. лет назад. Предполагают, что резкое уменьшение диких животных способствовало переходу людей от охотничьего сообщества к сельскохозяйственному.

На стадии неантропа на развитие человека стали оказывать все большее влияние культура, социальные закономерности.

11.4 ПРАРОДИНА ЧЕЛОВЕКА

Вопрос о прародине человека, под которой понимают место, где протекал процесс самой ранней стадии антропогенеза, возник еще в XIX в. Палеонтологи, антропологи и археологи в качестве возможного центра зарождения человечества называли самые различные части земного шара (почти все континенты). Однако Ч. Дарвин в качестве прародины человека назвал Африку, отмечая, что именно в Африке обитают обезьяны, стоящие по морфологии и развитию наиболее близко к современному человеку. Действительно, наибольшая концентрация и разнообразие форм высокоорганизованных обезьян были достигнуты вначале в Африке и Южной Азии. На этих континентах были обнаружены и рамапитеки, имеющие прогрессивные признаки. Однако судьба процесса гоминидизации оказалась разной на этих территориях. В плиоцене в Южной Азии резко

изменились климатические условия, стали часты засухи, поднятие Гималаев сопровождалось образованием пустынь. Это привело или к вымиранию, или переселению гоминид, что остановило процесс их эволюции. Напротив, в Африке сложились другие климатические условия. Местом, где продолжилось развитие гоминид, стала приэкваториальная часть Восточной Африки с ее постоянным благоприятным климатом, богатством ландшафта. Таким образом, Восточная Африка оказалась прародиной человека, ибо здесь развитие гоминид достигло такого уровня, когда они отделились от животных.

Как свидетельствуют результаты исследований мтДНК индивидов, принадлежащих к разным европейским, американским, африканским, азиатским популяциям, трансформация архаичных форм в *H. sapiens* произошла в Африке в период между 100-150 тыс. лет назад. Современные люди являются потомками «митохондриальной Евы», жившей 140 000-280 000 лет назад в Африке. Альтернативный взгляд заключается в том, что представители *H. erectus* обитали одновременно около 1 млн лет назад как в Африке, так и в Азии и что трансформация архантропов в современных людей шла во многих местах Старого Света. Однако палеонтологические данные не подтверждают мысль о том, что азиатские формы *H. erectus* являются предками *H. sapiens*. Скорее можно предполагать, что популяции неафриканских форм *H. erectus* замещались сапиентами, мигрировавшими из Африки. Люди современного типа появились в Восточной Азии 75 000-150 000 лет назад. В Америку они пришли из Северного Китая через Берингию и Аляску. Современные люди были в Бразилии уже 32 000 лет назад.

11.5 ФАКТОРЫ АНТРОПОГЕНЕЗА

Осмысливая происхождение человека, Ч. Дарвин придавал большое значение таким факторам антропогенеза, как изменчивость телесных и психических свойств предков человека, естественный половой отбор.

Современные представления сводятся к пониманию того, что люди являются продуктом действия тех же факторов эволюции, которые создали других животных, однако с учетом специфики человека должны были действовать и специфические факторы антропогенеза. Основы учения о специфических факторах антропогенеза были заложены Ф. Энгельсом в его работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» (1871-1878). Считая, что появление человека не служит лишь ступенью в эволюции природы, ибо с человеком возникает новая сила в виде труда, который, воздействуя на природу, не только изменяет ее, но изменяет и человека, Ф. Энгельс назвал важнейшим специфическим фактором антропогенеза труд. По Ф. Энгельсу, труд отделил человека от животных, а люди благодаря совместной деятельности руки, органов речи и мозга стали обладать способностью выполнять усложняющиеся операции, ставить перед собой каждый раз все более высокие цели и достигать их.

Новая аргументация в объяснении причин, заставивших австралопитеков прибегнуть к труду, подтверждает заключения Ф. Энгельса о роли труда. В частности, сейчас предполагают, что имевшие в плейоцене место бурные тектонические процессы, активный вулканизм, горообразование, землетрясения и другие факторы привели в Восточной Африке к обнажению урановых руд и повышению уровня ионизирующей радиации. Являясь мутагенным фактором, ионизирующая радиация индуцировала мутации австралопитеков, которые в совокупности сделали предков настолько слабыми, что они оказались неспособными добывать пищу животными методами. Единственным в этих условиях путем выжить был переход части австралопитеков от использования камней и палок к изготовлению более совершенных орудий нападения и защиты. В последующем изготовление орудий обеспечило древнейшим людям выход на господствующее положение в природе. Поскольку для общения необходим был язык, то в

головном мозге развивались теменные и лобные доли (центры речи), совершенствовались анализаторы.

Однако изготовление эффективных орудий возможно было только на основе навыков, наследуемых от предыдущих поколений, что вело к повышению роли и значения в первобытных сообществах людей старшего поколения, хранящих опыт изготовления орудий, охоты и т. д. Чем лучше охранялись слабые, тем больше оставалось шансов на выживание. Видимо, в этот период стали прекращаться внутривидовая борьба, падать значение естественного отбора. Напротив, важным фактором антропогенеза становились возникавшие социальные закономерности. Таким образом, создав социальные отношения в группах древнейших и древних людей, естественный отбор уступил место социальным факторам. В борьбе за существование стали побеждать не только те, что были самыми сильными, но и те, которые охраняли слабых (стариков, женщин, детей). В результате этого в борьбе за существование стали лидировать те группы или племена, в которых больше заботились о поддержании стариков, ибо последние сохраняли опыт в изготовлении орудий, поиск мест охоты и съедобных растений, ориентировку на местности и т. д. Следовательно, если у ранних австралопитеков в основном действовал естественный отбор особей, лучше владеющих руками, а также отбор на повышение роли орудийной деятельности, то в возникновении *H. habilis* большое значение имел альтруизм, ставший фактором эволюции и дававший многие преимущества в условиях коллективной жизни. Возникновение социальной среды стало необратимым. Популяции, лучше изготавливавшие и использовавшие орудия, вытесняли отстающие популяции в районы, менее благоприятные для жизни, что вело к их уничтожению.

Определенное значение в антропогенезе имела мясная пища, которая стала, по существу, самостоятельным фактором антропогенеза. Как предполагают, австралопитеки были хищными существами. *H. habilis* со своими орудиями оказался более опасным хищником и для самих австралопитеков. Возможно, что уже на этой стадии возник каннибализм. Современные представления о роли этого фактора сводятся к тому, что употребление мяса обеспечивало предков современного человека незаменимыми аминокислотами, которых нет в пище из растений.

11.6 РАСЫ И ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЕ

Расы - это исторически сложившиеся группировки (группы популяций) людей разной численности, характеризующиеся сходством морфологических и физиологических свойств, а также общностью занимаемых ими территорий. Развиваясь под влиянием исторических факторов и принадлежа к одному виду (*H. sapiens*), раса отличается от народа, или этноса, который, обладая определенной территорией расселения, может состоять из нескольких расовых комплексов, или, наоборот, к одной и той же расе может принадлежать ряд народов и носителей многих языков.

О существовании рас люди знали еще до нашей эры. Тогда же были предприняты и первые попытки объяснить их происхождение. Например, в мифах древних греков происхождение людей с черной кожей объяснялось неосторожностью Фаетона (сына бога Гелиоса), который на солнечной колеснице так приблизился к Земле, что обжег стоявших на ней белых людей. Греческие философы в объяснениях причин возникновения рас большое значение придавали климату. В соответствии с библейской историей родоначальниками белой, черной и желтой рас были сыновья Ноя - любимый богом Яфет, Сим и проклятый богом Хам (соответственно).

Стремления систематизировать представления о физических типах народов, населяющих земной шар, датируются XVII в., когда, опираясь на различия людей в строении лица, цвета кожи, волос, глаз, а также особенности языка и культурных

3. *Альпийская* - жители территорий, простирающихся от Центральной Франции, южной части ФРГ, Швейцарии, Северной Италии до побережья Черного моря.
4. *Средиземноморская* - популяции по обе стороны Средиземноморья, от Танжера до Дарданелл, Аравии, Турции, Ирака.
5. *Хинду* - жители Индии, Пакистана.
6. *Тюркская* - жители Туркестана, Западного Китая.
7. *Тибетская* - жители Тибета.
8. *Северо-китайская* - жители Северного и Центрального Китая, Маньчжурии.
9. *Классическая монголоидная* - жители Сибири, Монголии, Кореи, Японии.
10. *Эскимосская* - жители арктической Азии и Америки.
11. *Юго-восточная азиатская*-жители Южного Китая до Таиланда, Бирмы, Малайи и Индонезии.
12. *Айну* - популяция аборигенов в Северной Японии.
13. *Лопари (саами)* - аборигены арктической Скандинавии и Финляндии.
14. *Североамериканская индейская* - туземные популяции Канады и США.
15. *Центрально-американская индейская* - популяции, обитающие на территориях, простирающихся от юго-западных районов Северной Америки через Центральную Америку до Боливии.
16. *Южноамериканская индейская* - популяции Перу, Боливии и Чили, занимающиеся главным образом сельским хозяйством.
17. *Фуэжиан* - аборигены юга Южной Америки, не занимающиеся сельским хозяйством.
18. *Восточно-африканская* - популяции Восточной Африки, Эфиопии, части Судана.
19. *Суданская* - популяции большей части Судана.
20. *Лесная негроидная* - популяции, обитающие в лесах Западной Африки и вдоль большей части реки Конго.
21. *Банту* - аборигены Южной Африки и части Восточной Африки.
22. *Бушмены и готтентоты* - аборигены, населяющие Южную Африку.
23. *Африканские пигмеи* - популяции малорослых людей, обитающих в лесах Экваториальной Африки.
24. *Дравидианы* - аборигены Южной Индии и Цейлона.
25. *Негрито* - популяция малорослых людей с вьющимися волосами на территории от Филиппин до Андаманса, Малайи и Новой Гвинеи.
26. *Меланезийская папуасская* - аборигены Новой Гвинеи до Фиджи.
27. *Мурадждиан* - популяция аборигенов Юго-Восточной Австралии.
28. *Карпентариан* - популяция аборигенов Северной и Центральной Австралии.
29. *Микронезийская* - популяции островов западной части Тихого океана.
30. *Полинезийская* - популяции островов центральной и восточной части Тихого океана.
31. *Неогавайская* - популяция, недавно возникшая на Гавайских островах.
32. *Ладино* - популяция, недавно возникшая в Центральной и Южной Америке.

33. *Североамериканская цветная* - негритянская популяция в США.

34. *Южноафриканская цветная* - негритянская популяция Южной Африки.

В практическом плане очень популярна классификация рода человеческого на европеоидов, негроидов, монголоидов и австралоидов.

Европеоиды светлокожи, для них характерны прямые или волнистые светло-русые или темно-русые мягкие или средней жесткости волосы, серые, серо-зеленые и каре-зеленые широко открытые глаза, умеренно развитый подбородок, широкий таз, узкий и сильно выступающий нос, нетолстые губы и довольно обильный волосистой покров тела и лица. Для женщин этой расы характерны полусферические груди и выпуклые ягодицы. Люди, принадлежащие к этой расе, занимают большую часть Европы, а также прилегающие к ней области.

Негроиды темнокожи, для них характерны курчавые или шерстистые темные волосы, толстые губы, очень широкий и плоский нос, очень крупные зубы, карие или черные глаза, длинная голова, редкая растительность на лице и теле, узкий таз, большие ступни. Для женщин характерны груди конической формы и мало выпуклые ягодицы. Люди, принадлежащие к этой расе, занимают практически весь экваториальный пояс от Африки до островов Тихого океана. К этой расе принадлежит население Африки, а также негрито (пигмеи), океанические негроиды (меланезийцы), южно-африканские бушмены и готтентоты.

Монголоиды смуглокожи, обладают желтой или желто-коричневой кожей. Для них характерны прямые жесткие иссиня-черные волосы, плоское скуластое лицо, узкие и слегка раскосые карие глаза со складкой верхнего века (третье веко, или эпикантус) во внутреннем углу глаза, плоский и довольно широкий нос, редкая растительность на лице и теле. Люди, принадлежащие к этой расе, занимают Восточную Сибирь и Монголию, Дальний Восток, Центральную и Юго-Восточную Азию. Смешанную монголоидную расу представляют индонезийцы и американские индейцы.

Часто в виде отдельной расы выделяют австралоидов, которые почти так же темнокожи (их кожа имеет шоколадный цвет), как и негроиды, но для них характерны темные волнистые волосы, крупная голова и массивное лицо с очень широким и плоским носом, выступающим подбородком, значительный рост волос на лице и теле. Австралоиды являются аборигенами Австралии. Однако австра-лоидов часто считают негроидами. Иногда выделяют американоидов, для которых характерны смуглая кожа, скуластое лицо, достаточно выступающий нос и эпикантус, иссиня-черные волосы. Однако часто американоидов относят к монголоидам.

Данные о распределении групп крови и типов отпечатков пальцев в популяциях, принадлежащих к разным расам, представлены в табл. 31 и 32.

Таблица 31. Распределение групп крови в разных популяциях, %

Популяция	A	AB	B	0	Rh
Европеоиды	5-40	1-37	4-18	45-75	25-46
Негроиды	8-30	1-8	10-20	52-70	4-29
Монголоиды	0-45	0-5	16-25	39-68	0-5
Американские индейцы	0-20	около 0	0-4	68-100	около 0

Таблица 32. Распределение типов отпечатков пальцев в разных популяциях, %

Популяция	Типы отпечатков		
	арковидные	петлевидные	закругленные
Европеоиды	0-9	63-76	20-42
Негроиды	3-12	53-73	20-40
Бушмены	13-16	66-68	15-21
Китайцы, японцы и родственные популяции	1-5	43-56	44-54
Американские индейцы		46-61	35-57
Австралийские аборигены	0-1	28-46	52-73
Микронезийцы	2	49	49-50

Правильное понимание процессов расогенеза зависит от подходов к определению сущности и классификации рас. Длительное время господствовал так называемый типологический подход, в соответствии с которым определение расы проводили на основе стереотипов, якобы отражающих все признаки расы. Поэтому, руководствуясь характеристиками отдельных индивидов, считали, что между расами существуют абсолютные различия. Между тем развитие популяционно-генетики показало, что типологический подход к пониманию природы рас не имеет достаточной аргументации.

Научно обоснованный подход к классификациям рас является популяционным подходом. Эффективность классификаций рас зависит от количества используемых признаков, ибо чем больше признаков для проведения различий между расами, тем более эффективной оказывается классификация. Поскольку расы являются популяциями, то, изучая какую-либо расу, описывают фактически большую группу людей, но не отдельного индивида. Поскольку в пределах каждой расы имеются громадные вариации наследственных характеристик, то невозможно найти критерии, на основе которых можно было бы подтвердить или исключить принадлежность всех индивидуумов к разным расам. Точно так же, как невозможно найти индивидуумов со всеми признаками, присущими одной расе. Расы должны рассматриваться как группы, но не как индивиды. Например, сравнение черепных костей шведов и русских показало, что между этими национальными группами имеются существенные различия, но они являются средними различиями, а между индивидуумами в каждой группе имеется перекрываемость. Таким образом, определение расовых различий по популярным стереотипам (типологически) является неправильным, поскольку абсолютных различий между расовыми группами не существует.

Представления о происхождении рас и первичных очагов расообразования отражены в нескольких гипотезах. В соответствии с гипотезой полицентризма, или полифилии (Вайденрайх Ф., 1947), существовало четыре очага расообразования - в Юго-Восточной Азии и на Больших Зондских островах, в Восточной Азии, в Африке южнее Сахары и в Европе, или Передней Азии. В Европе, или Передней Азии, сложился очаг расообразования, где на основе европейских и переднеазиатских неандертальцев возникли европеоиды. В Африке на основе африканских неандертальцев появились негроиды, в Восточной Азии на основе синантропов возникли монголоиды, а в Юго-Восточной Азии и на Больших Зондских островах развитие на основе питекантропов и яванских неандертальцев привело к формированию австралоидов. Следовательно, европеоиды и

негроиды, монголоиды и австралоиды имеют свои собственные очаги расообразования. Предполагается, что главным в расогенезе были мутации и естественный отбор. Однако эта гипотеза вызывает возражения, поскольку не известны случаи, когда бы идентичные эволюционные результаты воспроизводились несколько раз (эволюционные изменения всегда являются новыми). Отсутствуют также научные данные, подтверждающие то, что каждая раса имеет свой собственный очаг расообразования.

В соответствии с гипотезой дицентризма Т. Гексли, Н. Кинса, Р. Биасутти, А. Тома, Г.Ф. Дебеца (1960) предполагается два объяснения происхождения рас. В соответствии с первым очаг расообразования европеоидов и африканских негроидов существовал в Передней Азии, тогда как очаг расообразования монголоидов и австралоидов был приурочен к Восточной и Юго-Восточной Азии. Европеоиды передвигались в пределах европейского материка и прилегающих к нему районов Передней Азии. Напротив, негроиды расселялись в основном вдоль тропического пояса. Монголоиды вначале заселяли Юго-Восточную Азию, затем часть их перешла на американский континент.

На основании второго объяснения европеоиды, африканские негроиды и австралоиды составляют один ствол расообразования, тогда как азиатские монголоиды и американоиды - другой ствол. В обоснование гипотезы дицентризма приводят данные о сходстве строения зубов монголоидов и австралоидов. Однако эта гипотеза имеет те же возражения, что и гипотеза полицентризма.

В соответствии с гипотезой моноцентризма, или монофилии (Рогинский Я.Я., 1949), которая основана на признании общности происхождения, социально-психического развития, а также одинакового уровня физического и умственного развития всех рас, расы возникли от одного предка, в одном месте, но протяженность территории этого места была очень большой, измеряемой многими тысячами километров. Предполагается, что формирование рас произошло на территориях Восточного Средиземноморья, Передней и, возможно, Южной Азии. По этой гипотезе одна ветвь архаичных палеоантропов дала начало монголоидам, которые как раса сформировались в несколько этапов. Архаичные палеоантропы, придя в Восточную Азию, встретили там архантропов, которых истребили или поглотили, унаследовав от них совкообразные резцы. Затем в Азию пришли люди современного типа. В результате метисации сложились протомонголоиды, часть которых 20 000-30 000 лет назад двинулась из Восточной Азии через Берингию в Северную Америку, дав начало американским индейцам. Сохранив свой основной тип, они приобрели новые особенности. Из части протомонголоидов, оставшихся на азиатском континенте, несколько позже сформировались настоящие монголоиды. Другая ветвь архаичных палеоантропов дала начало европеоидным и негроидно-австралоидным группам. Предки европеоидов и негроидов занимали территории Восточного Средиземноморья и Южной Европы от Испании до города Воронежа в России. Формирование европеоидов и негроидов произошло в палеолите. Позднее в результате изоляции, миграции и расселения возникли более мелкие расовые группировки.

Выделяют четыре этапа расообразования (Алексеев В.П., 1985). На первом этапе расообразования происходило выделение первичных очагов расообразования (территорий, на которых происходит этот процесс) и формирование основных расовых стволов - *западного* (европеоиды, негроиды и австралоиды) и *восточного* (азиатские монголоиды и американоиды). Хронологически этот этап приходится на эпохи низшего или среднего палеолита (около 200 000 лет назад), т. е. совпадает с этапом формирования человека современного типа. Следовательно, оформление основных расовых сочетаний в западных и восточных районах Старого Света происходило одновременно с формированием признаков, присущих современному человеку, а также с переселением части человечества в Новый Свет. На втором этапе происходило выделение вторичных очагов расообразования и формирование эволюционных ветвей в пределах основных расовых стволов. Хронологически этот этап приходится на верхний палеолит и частично

мезолит (около 15 000-20 000 лет назад). На третьем этапе выделялись третичные очаги расообразования, в пределах которых формировались локальные расы. По времени этот этап приходится на канун мезолита и неолита (около 10 000-12 000 лет назад). На четвертом этапе возникали четвертичные очаги расообразования, в которых формировались популяции с углубленной расовой дифференциацией, сходной с современной. Этот этап осуществлялся в эпоху бронзы и раннего железа (IV-III тыс. до н. э.).

Факторами расогенеза являются естественный отбор, дрейф генов, изоляция и смешение популяций, причем наибольшее значение имел естественный отбор, который выполнял формообразующую роль на ранних стадиях формирования рас.

Действие естественного отбора проявлялось в разных направлениях, а его эффективность зависела от селективного значения признака.

Например, за цвет кожи ответственны кожные клетки, содержащие меланин, синтез которого детерминируется генетически. Наличие пигмента определяется присутствием гена, контролирующего тиро-зиназу, обеспечивающую конверсию тирозина в меланин. Однако только этого гена еще недостаточно для объяснения природы цвета кожи. На пигментацию кожи оказывает влияние еще один ген, который детерминирует другой фермент, содержащийся в клетках людей с белой кожей и влияющий на количество меланина. Когда этот фермент синтезируется, то меланин образуется в малых количествах и цвет кожи становится белым. Напротив, когда он отсутствует (не синтезируется), то меланин образуется в больших количествах и цвет кожи становится черным. Имеются данные, позволяющие считать, что в определении цвета кожи принимает участие также и меланинстимулирующий гормон. Таким образом, в контроле цвета кожи принимают участие как минимум три гена. Действие естественного отбора в случае такого расового признака, как цвет кожи, объясняется связью между солнечным освещением и продукцией витамина D, который необходим для поддержания в организме баланса кальция. Избыток этого витамина сопровождается отложением кальция в костях и способствует их хрупкости, тогда как недостаток кальция ведет к рахиту. Между тем количество витамина D, синтезируемого нормально в организме человека, контролируется количеством солнечного облучения, которое проникает в клетки глубже слоя меланина. Чем больше меланина в коже, тем меньше света, проникающего в клетки глубже меланина. Поэтому люди зависимы в продукции их витамина D от солнечного света. Чтобы витамин D продуцировался в количествах, достаточных для поддержания нормального баланса кальция, люди со светлой кожей должны находиться подальше от экватора. Напротив, люди с черной кожей должны быть ближе к экватору. Как видно, территориальное распределение людей с разной пигментацией кожи является функцией географической широты. Посветление кожи у европеоидов способствует более глубокому прохождению солнечного света в ткани человека, что ускоряет синтез противорахитического витамина D, который обычно медленно синтезируется в условиях недостатка солнечной радиации. Миграция людей с интенсивно пигментированной кожей к отдаленным от экватора широтам, а людей с недостаточно пигментированной кожей к тропическим широтам могла вести к дефициту витамина D у первых и избытку его у вторых с вытекающими отсюда последствиями. Следовательно, цвет кожи имел селективное значение, являясь фактором контрселекции. Естественный отбор шел на цвет кожи, который возникал в качестве приспособительного признака к условиям географической среды обитания.

Другим расовым признаком, детерминирующим действие отбора, является тип телосложения. Например, эскимосы более низкорослы и плотны, чем зулусы. У эскимосов площадь поверхности тела меньше по сравнению с ее массой. Напротив, у зулусов, для которых характерно тонкое тело с длинными руками, площадь поверхности тела превалирует над его массой. В результате этого зулусы обладают преимуществом в

выделении избытка тепла из тела, что очень важно в условиях жаркого климата. Поскольку отношение длины конечностей к массе тела изменяется у индивидов в направлении к экватору, то считают, что длинные конечности имеют преимущество по сравнению с массой тела в условиях жаркого климата. Длинные конечности обеспечивали индивидов дополнительной площадью тела, способствующей более быстрой потере тепла. Следовательно, большее значение этого отношения имело преимущество в жарком климате. Напротив, меньшее значение этого отношения имело преимущество в более прохладном климате, поскольку при меньшей площади тела в нем лучше сохраняется тепло. Таким образом, подобно цвету кожи тип телосложения коррелирует с географической широтой, на которой расселена раса, и в прошлом имел селективное значение, т. е. отбор шел на телосложение (табл. 33).

Выступающий узкий нос у европеоидов удлиняет носоглоточный путь, что способствует нагреванию холодного воздуха и защищает от переохлаждения гортань и легкие. Напротив, очень широкий и плоский нос (большее развитие слизистых) у негроидов способствует большей теплоотдаче. Их вытянутая высокая голова слабее нагревается, а курчавые волосы лучше предохраняют голову от перегрева, так как создают воздухоносную прослойку. Естественный отбор тоже шел на эти признаки, ибо они обеспечивали приспособление к условиям географической среды обитания.

Дрейф генов способен изменять генетическую структуру популяций. Подсчитано, что в результате дрейфа генов облик популяций может изменяться на протяжении 50 поколений, т. е. около 1250 лет.

Изоляция проявлялась в различных формах и объемах. В частности, географическая изоляция первобытных коллективов в эпоху

Таблица 33. Изменчивость отношений между длиной конечностей и массой тела в отдельных группах и популяциях

Популяция	Количество	Среднее отношение длины конечностей к массе тела	Географическая
	исследованных индивидов		широта (при-мерная)
Парижские рабочие	73	4,88	50° с. ш.
Французские солдаты	50	4,91	50° с. ш.
Франц. студенты	8	4,94	50° с. ш.
Финны	47	4,89	60° с. ш.
Британские солдаты	300	5,0	55° с. ш.
Украинцы	504	5,08	50° с. ш.
Сицилийцы	120	5,09	40° с. ш.
Арабы (йеменцы)	31	5,63	20° с. ш.
Нунгусы (Мозамбик)	119	5,66	15° ю. ш.
Дароды (Сомали)	123	5,74	5° с. ш.

Гобавины (Сомали)	51	5,90	5° с. ш.
Антумбы (Мозамбик)	26	6,06	15° ю. ш.
Кораны (Ю. Африка)	18	6,21	25° ю. ш.
Индийцы (Мадрас)	35	6,41	10° ю. ш.
Пигмеи Ака (Конго)	95	6,98	5° ю. ш.
Пигмеи Басуа (Конго)	115	7,03	5° с. ш.

палеолита сопровождалась дифференцировкой их генетического состава, прерыванием контактов с другими коллективами. Изоляция с помощью искусственных барьеров тоже оказывала влияние на генетическую дифференциацию популяций. Однако она влияла и на концентрацию культурных традиций. Например, изоляция в США индейцев от белых, а ирландцев от евреев вела и ведет к формированию обособленных расовых свойств. В популяциях индейцев племени хопи, проживающих на юго-западе США, всегда изолировали мужчин-альбиносов, оставляя их в жилищах на период полевых работ. Однако это предоставляло им большую свободу в связях с женщинами племени, когда другие мужчины работали в поле, что приводило к повышению частоты рождения детей-альбиносов, к изменению генетической конституции племени. Следовательно, результатом изоляции была селекция генов альбинизма.

Смешение популяций вело к смешению генотипов их членов, к формированию новых рас. Например, североамериканская цветная раса (негритянское население США) возникла в результате смешения лесной негроидной расы с расами банту, а также с северо-западной европейской, альпийской, средиземноморской и, возможно, другими расами. Южноафриканская цветная раса возникла в результате смешения банту, бушменов и готтентотов. В настоящее время на Гавайских островах формируется новая расовая группа на основе метисации европеоидов, монголоидов и полинезийцев.

Будущее рас определяется рядом действующих в наше время факторов. Продолжается рост численности населения земного шара, увеличивается миграция, повышается частота межрасовых браков. Вероятно, в результате подвижности популяций человека и межрасовых браков в будущем начнет формироваться единая раса человечества. В то же время предполагают и другое возможное последствие межрасовых браков, связанное с формированием новых популяций с собственными специфическими сочетаниями генов.

11.7 РАСИЗМ

Как в прошлом, так и в настоящее время основу расизма составляют извращенные представления о природе человека в результате преувеличения роли биологических факторов в его индивидуальном и историческом развитии.

Расизм зародился еще в рабовладельческом строе, однако основные расистские теории, которые положили начало расизму в современном понимании, были сформулированы в XIX в. В этих теориях обосновывались либо преимущества одних рас над другими в пределах европейских рас, либо превосходство белых над черными, либо пропагандировался сионизм. Без каких-либо научных обоснований расисты считают, что

расы являются самостоятельными видами, происходящими от разных обезьяноподобных предков, либо признают общность происхождения рас, но утверждают, что расы различаются по скорости и уровню развития. Расисты делят расы на «низшие» и «высшие», полагая, что высокие цивилизации якобы созданы «высшими» расами.

В XIX в. в Европе возник культ арийской расы, который берет начало от санскритской легенды о светлых покорителях темнокожих индусов и персов. В качестве «высшей» расы французский социолог

Ж. Гобино (1854) назвал «германскую» расу, выступив одновременно против браков представителей «высших» и «низших» рас.

В последующем расизм оказался связанным с евгеникой и социал-дарвинизмом. Евгеника оказалась привлекательной для расистов в качестве орудия улучшения расовых «достоинств». Что касается социал-дарвинизма, то он оказался выгодным для расистов по той причине, что открывал возможность рассматривать общественные явления на биологической основе. В начале XX в. для обоснования расового превосходства начали использовать данные генетики. Расисты стали утверждать о превосходстве в США белых над неграми и о биологической неполноценности негров, о вредности межрасовых браков.

В 20-е гг. XX в. в расизме появилось стремление найти автономные генетические факторы, детерминирующие признаки «высшей» расы, а также связать расизм с необходимостью геноцида. Это стремление привело к объединению расизма с фашизмом. «Расоведение» было возведено в фашистской Германии в ранг преступной государственной политики с геноцидом на оккупированных территориях.

Современные обоснования расизма - это смесь старых расистских и евгенических идей и их «доказательств» с современными биологизаторскими концепциями человека. Характерная особенность современного расизма заключается в том, что из расистского словаря совершенно исчезли старые доводы в пользу большей чувствительности «низших» рас к болезням. Напротив, появились доводы в пользу превосходящих умственных способностей «высших» рас. Современный расизм - это форма буржуазной идеологии, сущность которой составляет воинствующий шовинизм.

В научном плане расизм не выдерживает критики. Используемое для обоснования существования «низших» рас понятие о «чистых» расах - это расистское понятие, по которому представители «чистых» рас гомозиготны по всем локусам (имеют одинаковые аллели на каждом генетическом локусе). Генетической идентичности нет не только в случае рас, но даже в отдельных семьях. Полная гомозиготность существует только в случае однойцовых близнецов. Нет также никаких оснований считать, что чистые расы существовали в прошлом, ибо в пользу этого допущения нет ни одного доказательства. Напротив, вся эволюционная история человечества - это непрерывное смешение рас. Таким образом, утверждение о том, что раса является хорошо дифференцированной генетической группой, неверно. Между тем наука не располагает данными о связи между признаками, на основе которых идентифицируют расу, и психическими свойствами индивидуумов. Ни одна из рас не обладает монополюсально «хорошими» генами и не является полностью свободной от «плохих» генов.

Расисты утверждают, что «чистые» расы (которых, фактически нет) обладают лишь «хорошими» генами, в том числе «хорошо» детерминирующими психические свойства. Гены, которые нежелательны в одних географических и культурных условиях, могут быть желательны в других условиях. Наконец, многие из так называемых «превосходящих» и «отсталых» характеристик, иногда связанных с определенными расовыми группами, могут быть в основном или полностью результатом воздействия среды. Никто и никогда не показывал существования особых генов, контролирующих психическую деятельность людей, принадлежащих к той или иной расе. В формировании интеллекта, видимо,

участвуют многие факторы. Каждый индивидуум должен оцениваться на основе его собственных характеристик, а не характеристик его расы.

Утверждения о различиях между расами по умственным способностям основаны на извращениях понятий равенства и неравенства, идентичности и разнообразия, недооценке роли среды. Равенство и неравенство - это понятия социальные и этические, тогда как идентичность и разнообразие - это понятия, применяемые к характеристикам генотипов людей. Любой индивидуум после рождения оказывается в определенной среде. Поскольку гены проявляются в одной среде и не проявляются в другой, то с учетом нормы реакции это означает, что не все гены, контролирующие физические свойства человека, могут проявляться в условиях той или иной среды и что сходные гены проявляются в разных средовых условиях. Но в отличие от среды животных среда человека является средой социальной. Благодаря сознанию человек действует в сфере общественной формы движения материи, подчиняет себе среду обитания и в конечном итоге создает надбиологическую среду. Гены интеллектуальности, если они есть, не обладают особенностями, позволяющими им определять верхние или нижние границы в развитии духовного облика индивидуума, группы индивидуумов, расы. Разные особенности в проявлении духовного потенциала расы определяются не генетическими недостатками или дефицитами, а генетическим разнообразием, которое складывается на основе генетических механизмов и проявляется в зависимости от разнообразия социальной среды.

Любой индивид независимо от расы развивается по генетической программе в результате взаимодействия с социальной средой. Следовательно, в онтогенезе любой индивид любой расы есть продукт собственной наследственности и социальной среды, тогда как в филогенезе человек является продуктом общественного развития, а расы являются результатом действия генетических механизмов лишь на основе полиморфизма человека (цвет кожи, группа крови, строение наружного уха, форма носа, структура волос и т. д.). Следовательно, расовые различия касаются чисто физических признаков, не имеющих отношения к чисто человеческим признакам, т. е. расы не имеют различий по чисто человеческим признакам. Для каждой расы характерно генетическое разнообразие, которое создает потенциал расы. Между расами есть различия лишь в общественно-экономическом развитии, однако эти различия не основываются на биологических закономерностях. Они являются результатом исторического и социального развития. Русский ученый Н.Н. Миклухо-Маклай (1848-1888) еще в конце XIX в. доказал, что аборигены разной расовой принадлежности (из Новой Гвинеи, Микронезии и других районов мира) ничем не отличаются по умственным способностям от европеоидов.

11.8 ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОВРЕМЕННОГО ЧЕЛОВЕКА

Человечество чрезвычайно расселено по земному шару, занимая районы, различающиеся по климату, ландшафту, геохимическим и другим особенностям. Между тем действие климатических особенностей, а также влияние гравитации, электромагнитного поля, радиации, патогенных организмов и других факторов сопровождается географической изменчивостью морфологических и физиологических свойств людей. Приуроченность этих свойств к определенным территориям свидетельствует об экологической изменчивости современного человека.

Среди населения арктических групп увеличено количество индивидов мускульного типа. Все члены этих групп характеризуются повышенным уровнем основного обмена, поглощения кислорода, энергетических процессов. У индивидов большинства арктических групп отмечается высокое содержание холестерина в крови. Жители континентальных районов Сибири по сравнению с аборигенами Арктики чаще принадлежат к астеническому и пикническому типам телосложения. Они характеризуются

относительной коротконогостью и длиннорукостью, более плоской грудной клеткой, увеличением жирового компонента тела. Для них характерна более высокая по сравнению с жителями умеренных районов теплопродукция, но одинаковый уровень холестерина в крови.

Люди высокогорных групп (горцы Кавказа, Памира и Тянь-Шаня, коренные жители Эфиопии и Индии, индейцы Перу и др.) характеризуются увеличенной емкостью грудной клетки и костно-мышечной массы тела. Для них характерен повышенный уровень эритроцитов (гемоглобина). Жители тропических широт Африки, Австралии, Океании, Индии и Америки характеризуются приспособленностью (защитой) их организмов к температуре, наличием защиты от перегрева. Для них характерна удлиненная форма тела, недостаточное развитие мускулатуры, повышенное количество потовых желез, усиленная теплоотдача и пониженный уровень энергетических процессов. Кроме того, им свойствен повышенный уровень иммуноглобулинов и пониженный уровень холестерина в крови. Для коренного населения пустынь характерны высокорослый тип тела, более низкое кровяное давление, повышенное содержание эритроцитов в крови.

Население зон умеренного климата по морфологическим и функциональным свойствам занимает среднее положение между жителями арктических и тропических групп. Жители умеренных зон подвержены влиянию геохимических свойств среды и высоты над уровнем моря. Например, минерализация их скелета зависит от содержания макро- и микроэлементов в почве и воде.

На основе зональной зависимости морфофункциональной изменчивости разных популяций человека предполагают существование адаптивных типов, которые не зависимы ни от расовой, ни от этнической принадлежности и определяются нормой реакции, обеспечивающей равновесие популяций со средой. Адаптация человека к среде связана с изменением его морфологических и физиологических свойств. Поэтому одинаковые черты приспособленности к условиям тропических зон характерны как для коренных жителей Африки (негроидов), так и для европеоидов Индии, австралоидов. Единые черты приспособленности характерны также для жителей Крайнего Севера (ненцы, чукчи, эскимосы, саамы).

Адаптивность человека имеет исторический характер. Предполагают, что у австралопитеков приспособительные реакции заключались в адаптации их к климату тропической зоны, а у архантропов эти реакции развивались в направлении формирования приспособленности к влажному тропическому и высокогорному климату. Расселение палеоантропов в Европе сопровождалось формированием адаптивного типа умеренного пояса (эпоха среднего палеолита). Арктические адаптивные типы возникли, вероятно, в эпоху верхнего палеолита.

Считают, что физический тип человека не изменился за последние 35 000-40 000 лет. Почти не изменился и интеллект человека. Однако экологические факторы сейчас воздействуют на человека больше, чем даже в прошлом веке. Поэтому современной тенденцией физического облика человека сейчас стали акселерация и секулярный тренд.

Акселерация (от лат. *acceleration*) - это ускорение роста людей и проявления их физиологических функций. Например, в начале XX в. длина тела у мужчин достигала своих обычных размеров к 25-26 годам, в настоящее время - к 18-19 годам. Будущее человека нельзя рассматривать без учета судеб этноса.

Секулярный тренд (от лат. *secular trend* - вековая тенденция) - это увеличение длины тела, репродуктивного периода, продолжительности жизни и других важнейших свойств человека в определенные (длительные) интервалы времени. Например, в России было отмечено увеличение длины тела на 3,5 см у всех родившихся в 1920-1935 гг. по

сравнению с предыдущим столетием. Природа секулярного тренда также не имеет объяснения.

11.9 КУЛЬТУРНОЕ РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА

В археологии четвертичный период подразделяют по-другому в сравнении со шкалой геологического времени. Археология в пределах четвертичного периода вместо эпох выделяет века, в частности древнекаменный (палеолит), среднекаменный (мезолит) и новокаменный (неолит) века, а также еще более поздние другие века, приуроченные к современному человеку и его культуре. Между геологическим и археологическим временем имеется некоторое совпадение. В целом палеолит соответствует плейстоцену, а мезолит и неолит - периоду после плейстоцена.

Данные археологии свидетельствуют о том, что появление предков современного человека сопровождалось формированием начал культуры. Биологическая эволюция человека заняла около 14 млн лет, тогда как начало его культурного развития датируется временем порядка 2-3 млн лет от наших дней, т. е. четвертичным периодом. Тем не менее биологическое и культурное развитие человека взаимосвязаны. Биологическое развитие оказывало влияние на культурное развитие, и наоборот. Культурное развитие влияло на физическое и психическое развитие человека и было плодотворным с самых первых шагов культуры, но на последних этапах эволюции человека оно приобрело решающее значение.

Начало культурного развития человека связано с его орудийной деятельностью. Рассматривая первые результаты орудийной деятельности человека (каменные и костяные орудия), нельзя не заметить, что в различных географических районах она характеризовалась разным уровнем обработки. Это объясняют обычно географическим местом обитания популяций, влиянием среды их обитания и степенью изолированности. Умение в изготовлении орудий и качество изготавливаемых орудий послужили основанием для квалификации их в качестве культур. Характерная особенность этих культур заключается в их сменяемости. Но нельзя не отметить, что сменяемость отдельных из них задерживалась на очень долгое время по ходу истории человечества. Например, уровень культур некоторых аборигенов на африканском и австралийском континентах остается и сейчас почти на уровне каменного века.

Считают, что первые самые простые орудия из камня и кости были изготовлены *H. habilis*, которому были известны орудия как из каменных отщепов, так и из крупных галек (олдованская культура). Для *H. erectus* культура отщепов и культура ручных рубил также были хорошо известны в раннем палеолите, когда шло непрерывное совершенствование орудий, возникали стоянки.

В нижнем палеолите каменные орудия (ручные рубила) характеризовались лучшей обработкой, о чем свидетельствуют находки в пещере Азых (Азербайджан). Этот тип культуры известен под названием ашельской и шельской, которые значительно выше олдованской культуры.

Развитие культур нарастало в среднем палеолите. Тогда неандертальцами была создана так называемая мусьерская культура (на территории современной Франции), которая характеризовалась более высоким уровнем изготовления каменных орудий. Одновременно появляются орудия и из кости (остроконечники, скребки и др.). Мусьерская культура длилась примерно 100 тыс. лет.

Особенно бурное развитие культуры приходится на поздний палеолит (35-40 тыс. лет назад). Увеличение числа стоянок и жителей в них вело к совершенствованию методов охоты, к дифференциации каменного инвентаря. Появляются инструменты для изготовления орудий. В конце последнего ледникового периода неандертальцами были разработаны довольно совершенные методы выделки кожи, возникли начала искусства. В

верхнем палеолите искусство поднимается на новый уровень, о чем свидетельствуют образцы пещерной живописи (изображения животных и различных сцен на стенах пещер), найденные в Африке и Европе. К тому времени относятся первые погребения и начало формирования ритуальных церемоний.

Для древнейших и древних людей характерен каннибализм и ритуальный характер каннибализма. Считают, что неандертальцы имели представления о посмертной жизни. Главным оружием человека в мезолите была рогатина (пика) из тиса с острым каменным наконечником. Достигли значительного совершенствования способы охоты, рыболовства. Неандертальцы и ранние кроманьонцы уничтожали мамонтов, бизонов, мегатериев. Появляются лук и стрелы. Стали строиться жилища.

В неолитическом веке человек стал уходить от стадного образа жизни. Этим временем датируется изобретение керамики, переход к оседлому образу жизни, образование дифференцированных общественных ячеек. От собирания и охоты он стал переходить к сельскому хозяйству (выращивание растений и разведение животных). На европейском континенте начала сельского хозяйства, сопровождаемые domestikацией растений и животных, а также неолитической технологией, восходят к IX-VI тыс. до н. э. Если 15 тыс. лет назад появился хлеб в виде поджаренных кусков зерновой массы, то уже 5-6 тыс. лет назад люди стали использовать «кислый» хлеб.

Каждая популяция людей вносила свой вклад в создание культур на ранних этапах цивилизации. Последующие поколения людей формировали более совершенные цивилизации. Благодаря распределению работы между разными социальными группами, конструированию новых инструментов и технологий, domestikации животных и растений, а также развитию экономических, социальных и политических институтов люди современного физического типа создали чрезвычайно высокую цивилизацию, передаваемую от одних поколений к другим посредством языка (речи), письма, печати, а в новое время - посредством телефона, радио, телевидения и компьютерной техники. Каждая социальная группа стала действовать как часть экологического сообщества людей. В результате объединения и взаимодействия люди стали производить, хранить и транспортировать пищу в больших количествах, строить железные и шоссейные дороги, выпускать самолеты и космическую технику, запускать искусственные спутники Земли, обеспечивать общественный порядок, санитарное благополучие и т. д. Адаптация, одежда и жилища способствовали развитию жизни человека в самых различных климатических условиях.

В заключение важно еще раз подчеркнуть, что биологическое и культурное развитие человека шло синхронно. Тем не менее в развитии региональных сообществ имеются различия. Одни сообщества людей ушли далеко вперед, другие отстали в своем развитии. Эти различия еще не получили достаточного объяснения, хотя в числе причин, объясняющих отсталость отдельных народов, часто называют сверхиспользование природных ресурсов или исходный недостаток природных ресурсов, тяжелые климатические условия, войны, а также недостаточность регулирующих механизмов развития. Возможны и другие причины, но их обсуждение выходит за рамки данной темы.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Когда стали интересоваться происхождением человека? Почему проблемы антропогенеза и расогенеза привлекают такое большое внимание сейчас?
2. В чем заключается концепция животного происхождения человека? Имеет ли она доказательства? Известны ли другие (альтернативные) концепции?
3. Назовите свойства, по которым человека отличают от животных. Могут ли современные человекообразные обезьяны эволюционировать в сторону человека?

4. Каково значение ископаемых останков в изучении антропогенеза? Какова роль других биологических наук в изучении антропогенеза?
5. Назовите основные этапы антропогенеза. Можно ли построить эволюционные ряды в применении к человеку?
6. Какое значение в эволюции человека имело появление прямо-хождения и развитие головного мозга?
7. В чем заключаются особенности *H. habilis*, каков его возраст и можно ли считать его эволюционной линией на пути к *H. sapiens*?
8. Перечислите факторы антропогенеза, обратив внимание на специфические.
9. Когда и как естественный отбор действовал в эволюции человека? Действует ли сейчас естественный отбор в популяциях человека?
10. Какова роль труда в антропогенезе?
11. Как вы понимаете биологическую и социальную сущность человека?
12. В чем заключается ошибочность типологического подхода к определению рас? Приведите научное определение расы. Какова роль популяционного подхода к научному определению рас?
13. Есть ли разница между терминами «вид» и «раса»? Если имеется, то покажите ее на двух-трех примерах.
14. Приведите существующие классификации рас. Назовите основные расы рода человеческого. Что вкладывается в понятия «старые» и «новые» расы? С какой скоростью происходит расогенез?
15. Перечислите факторы расогенеза. В чем заключается различие в действии естественного отбора при видообразовании и расогенезе?
16. Существуют ли «чистые» расы? В чем заключается научная несостоятельность расизма?
17. Что понимают под конституциональными типами людей? Какие вы знаете классификации конституциональных типов и насколько они совершенны?
18. Что вы понимаете под географической изменчивостью человека? Есть ли разница между географической и экологической изменчивостью человека?
19. Какова связь между биологическим и культурным развитием человека?
20. Какое значение для студента-медика имеет изучение данных о происхождении человека?

Глава XII. Эволюция систем органов

Способность живых существ к жизни в различных условиях является результатом эволюции их систем органов.

12.1 ПОКРОВЫ ТЕЛА

Внешние покровы животных (кожа, или интегумент) выполняют защитную функцию, предохраняют тело от излишней потери воды и помогают регулировать температуру тела. Кроме того, у ряда организмов они являются дополнительным органом, принимающим участие в обмене веществ (дыхании и выделении).

У беспозвоночных покровы тела не достигают значительного развития, будучи представленными эктодермой и ее производными. У них эволюция покровов шла в направлении развития мерцательного эпителия, отмечаемого у турбуллярных, в плоский эпителий других плоских червей, а также круглых и кольчатых червей. Мерцательный эпителий служит примитивным органом движения, тогда как плоский этой способностью не обладает.

У членистоногих поверхностный слой эпителия превращается в хитинизированную кутикулу, которая развивается в панцирь у ракообразных. У моллюсков поверхностный слой развивается в раковину, содержащую известь. У животных отдельных групп (кольчатые черви и моллюски) в эпидермисе локализованы одноили многоклеточные железы (слюнные, паутинные, ядовитые и др.).

У хордовых эволюция кожных покровов заключалась в замене однослойного эпителия многослойным, в частности, в формировании двух слоев и в превалирующем развитии собственно кожи (кориума). Кожа хордовых состоит из поверхностного слоя экто-дермального происхождения, или эпидермиса, часто называемого кутикулой, и нижнего слоя мезодермального происхождения - собственно кожи (кориума), или дермы. У туникат наружный покров представляет собой студенистую или хрящевидную оболочку, являющуюся продуктом эктодермального эпителия и пронизанную мезодермальными клетками и сосудами. Покровы ланцетников имеют двухслойное строение. Первый слой представлен цилиндрическим однослойным эпителием эктодермального происхождения, второй - студенистой соединительной тканью, выполняющей роль кориума.

Покровы у позвоночных достигли большого развития и представляют собой кожу, которая построена из двух различных слоев. Один из них является поверхностным и состоит из многослойного эпителиального эпидермиса эктодермального происхождения, второй - нижним, собственно кожей, которая прилегает к подкожной ткани. Последняя в свою очередь прилегает к мышцам и костям.

Поскольку у земноводных кожа используется в качестве дополнительного органа дыхания, но при этом необходима водная пленка, то это привело к развитию в коже многослойных желез, продуцирующих слизь и увлажняющих ее. Кожа земноводных содержит также ядовитые железы, выполняющие защитную функцию. У млекопитающих развились производные кожи (поверхностный кератин, волосы, копыта и рога).

12.2 СКЕЛЕТ

Скелет выполняет опорную и защитную функции.

У беспозвоночных скелетом являются ригидные структуры, имеющие самый разнообразный характер и подразделяемые на эндоскелет и экзоскелет. Эндоскелет построен из органических фибрилл или кристаллов неорганических соединений. У простейших эндо-скелетной структурой является аксостиль ряда жгутиковых, который имеет фибриллярную структуру, у радиолярий и фораминифер эндо-скелет представлен

кристаллами неорганического происхождения, у губок - спикулами (иглами), состоящими из отложений карбоната кальция или силикона вокруг клеточных фибрилл, у морских звезд - различными хрящеподобными тканями. Некоторые членистоногие имеют хорошо развитый эндоскелет, к которому прикрепляются мышцы. Известковые пластинки и иглы иглокожих имеют мезодермальное происхождение.

Экзоскелет имеется у многих беспозвоночных организмов и характеризуется чрезвычайным разнообразием, начиная от пелликулы (утолщенной клеточной стенки) и кончая такими образованиями, как крылья бабочек. У простейших экзоскелет имеется у динофлагеллят, эвгленоподобных, фораминифер других организмов. Импрегнация экзоскелета неорганическими слоями повышает его ригидность. Гибкость экзоскелета, которая необходима для его мобильности, достигается у многих нематод вследствие гибкости кутикулы, а у коловраток и особенно у членистоногих - благодаря наличию гибких районов между ригидными участками кутикулы. Последняя у членистоногих секретруется клеточным эпидермисом и состоит из тонкой наружной эпикутикулы и толстой эндокутикулы, в состав которой входят хитин и белок.

У низших хордовых развит осевой скелет, которым является хорда. У бесчерепных эндоскелетом является хорда, а экзоскелетом - стержневидные образования, состоящие из плотного студенистого вещества (непарные плавники и опора жаберного аппарата). У круглоротых хорда также сохраняется на протяжении всего онтогенеза. Однако у них под хордой уже появляются парные закладки позвонков в виде хрящевидных образований (верхние дуги).

У позвоночных эндоскелет достигает высокого развития, являясь хрящевым и (или) костным скелетом. Различают осевой скелет, скелет головы (черепная коробка и висцеральный скелет) и скелет конечностей. Экзоскелет представлен волосами, перьями, чешуей, рогами, отростками рогов, копытами, когтями, косточками в коже.

У примитивных рыб наряду с верхними дугами появляются закладки из низших дуг. У высших рыб из тканей, окружающих хорду, и оснований верхних и низших дуг развиваются позвонки. Позвоночный столб состоит из туловищного и хвостового отделов. Благодаря сращению концов верхних дуг образуется канал для спинного мозга. К низшим дугам прикрепляются ребра.

У земноводных процесс замены хорды позвонками углубляется еще в большей степени и происходит в ранние периоды развития. Развиваются четыре отдела позвоночника - шейный, грудной, крестцовый и хвостовой. Шейный отдел очень короток (один позвонок), грудной отдел насчитывает пять позвонков, к которым прикрепляются свободно заканчивающиеся ребра (не достигающие до грудины), крестцовый отдел также состоит из одного позвонка, к которому прикрепляются кости таза. Хвост хвостатых амфибий состоит из нескольких позвонков, бесхвостых - из одного позвонка, называемого уростилем.

У амниот (рептилий, птиц и млекопитающих) различают осевой скелет, скелет головы (череп) и скелет конечностей. Осевой скелет состоит из шейного, грудного, поясничного, крестцового и хвостового отделов.

Количество шейных позвонков варьирует от 1 (у современных земноводных) до 76 (у ископаемых форм - морских плезиозавров). У амниот и лабиринтодонтов первые два шейных позвонка специализированы, обеспечивая поддержание и движение головы. Количество шейных позвонков зависит от длины шеи. У некоторых рептилий их количество достигает 8, у птиц доходит до 25. Современные млекопитающие имеют 7 шейных позвонков.

Количество грудных позвонков различно у разных групп позвоночных. У черепах 10 грудных позвонков слиты со связками и костями и формируют панцирь; у

пресмыкающихся к грудным позвонкам прикрепляются ребра, что формирует грудную клетку. Птицы имеют по 4-6 грудных позвонков. У млекопитающих чаще развиваются 10-20 грудных позвонков.

Поясничный отдел развит по-разному. У рептилий поясничный отдел выражен плохо. У птиц поясничные позвонки обычно слиты с грудными, крестцовыми и урокрестцовыми, формируя сложный крестец. У млекопитающих количество поясничных позвонков составляет от 3 до 24 в зависимости от вида.

Количество хвостовых позвонков зависит от длины хвоста. У лягушек, например, хвостовые позвонки сливаются в одиночную кость (уростиль), у птиц имеется 4-6 хвостовых позвонков, которые сливаются также в уростиль. Некоторые ископаемые птицы (археоптерикс) имели длинный хвост, состоящий из 20 позвонков. У млекопитающих количество позвонков в хвосте зависит от вида.

Скелет головы состоит из черепа и висцерального скелета. Черепная коробка различается не только по форме, но и по количеству входящих в нее костей, которое очень колеблется в зависимости от принадлежности животных к тому или иному классу. У костных рыб, например, количество костей черепа превышает 100, в то время как у земноводных оно равно 15-19, у пресмыкающихся - от 40 до 70, у птиц - 20, у примитивных млекопитающих (*Didelphis*) - 42, у шимпанзе - 22, у человека - 27. Снижение количества костей черепа в эволюции от рыб до млекопитающих является результатом потери индивидуальных костей или их слияния с другими костями.

Эволюция висцерального скелета шла в направлении его редукции. Он очень уменьшен у четвероногих позвоночных, дышащих легкими.

Первоначальная функция висцеральных дуг заключалась в поддержке жабр. Это подтверждается и наличием жаберных щелей у низших рыб (кроссоптериг, осетровых и др.). У рептилий и птиц первая жаберная дуга развилась в скелет гортани. Жаберная крышка, представлявшая собой костный клапан, покрывающий жабры, и большинство жабр были утеряны наземными позвоночными. Многие кости мозгового черепа, которые разделены у низших четвероногих, слились у млекопитающих. Млекопитающие отличаются от других животных наличием трех небольших костей полости среднего уха. Одна из этих костей - стремечко - гомологична второй висцеральной дуге рыб, другая - наковальня - гомологична кости нижней челюсти других позвоночных, а третья - молоточек - гомологична кости верхней челюсти других позвоночных.

Скелет конечностей имеет особенности. Конечности классифицируют на непарные и парные. Примером непарных конечностей служат спинной и хвостовой плавники у рыб; парных - свободные конечности, роль которых выполняют плавники у рыб и пятипалые конечности у наземных животных. Парные плавники кистеперых рыб содержат гомологи плечевой, локтевой и лучевой костей пятипалой конечности наземных позвоночных, что свидетельствует о происхождении пятипалой конечности от плавника кистеперых рыб. Свободные конечности четвероногих обычно состоят из трех сегментов, которые организованы по-разному у разных животных. Главные вариации отмечаются в строении костей плеча и бедра. В частности, плечевая и бедренная кости укорочены у дельфинов и некоторых ископаемых форм (ихтиозавров).

Существенные колебания отмечаются в количестве костей запястья и плюсны. Некоторые из примитивных ископаемых земноводных имели от 20 до 30 костей в этих частях скелета, но у современных земноводных их лишь от 3 до 9 в запястье и от 3 до 12 в плюсне. Число костей в каждом пальце также колеблется у разных позвоночных. Фаланговая формула (количество костей от первого пальца до последнего) у современных амфибий, у которых имеется обычно четыре пальца, составляет 2-2-3-2 (саламандры), 2-2-

3-3 (лягушки). Ихтиозавры имели от 3 до 8 пальцев. Крылья современных птиц имеют по три пальца (пониженное число фаланг).

12.3 ПИЩЕВАРИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

У простейших органоидами пищеварения являются пищеварительные вакуоли. Для этих животных характерно внутриклеточное пищеварение, которое является самым древним.

У кишечнополостных и червей из эмбрионального бластопора развивается ротовое отверстие. У кишечнополостных рот открывается в гастральную полость, которая является полостью первичной кишки и заканчивается слепо (анального отверстия нет). В этой полости наряду с внутриклеточным пищеварением появляется внеклеточное. На более высоких уровнях эволюции внутриклеточное пищеварение теряется полностью, уступая место внеклеточному (полостному) как более прогрессивному способу. Внутриклеточное пищеварение сохраняется у организмов на всех ступенях развития лишь в виде фагоцитоза.

У ресничных и плоских червей строение пищеварительной системы еще сохраняет сходство с пищеварительной системой кишечнополостных. Анального отверстия нет, поэтому выброс пищеварительных остатков происходит через рот. У круглых червей пищеварительная система несколько усложняется, поскольку пищеварительная трубка заметно подразделяется на передний, средний и задний отделы, где передний и задний отделы имеют эктодермальное происхождение, средний - энтодермальное. Впервые развивается анальное отверстие за счет впячивания эктодермы в каудальную часть тела и соединения ее с полостью первичной кишки. У кольчатых червей пищеварительный тракт уже представлен глоткой, пищеводом, зобом, желудком, средней и задней кишками.

Дальнейшее усложнение пищеварительного тракта продолжается у членистоногих и моллюсков, у которых развиваются ротовые придатки вокруг рта, служащие для измельчения пищи, в кишечнике развиваются отростки, что увеличивает его поверхность. Развиваются пищеварительные железы, которые являются аналогом печени позвоночных.

У хордовых в ходе эволюции продолжается дифференциация кишечной трубки, причем более глубокая, в результате чего происходит увеличение кишечной поверхности для всасывания продуктов пищеварения, появляются железы, участвующие в пищеварении. Пищеварительная система всех хордовых в основном имеет энтодермальное происхождение (кроме ротового отдела и заднего кишечника, имеющих эктодермальное происхождение). У позвоночных кишечная трубка дифференцируется на ротовую полость, глотку, пищевод, желудок, тонкий и толстый кишечник, которые, однако, не у всех организмов (классов) дифференцированы полностью. Начиная с круглоротых у них развивается печень, а с рыб - поджелудочная железа.

У рыб развиваются костные пластинки и зубы, которые совершенствуются у организмов, находящихся на более высоком уровне. У земноводных впервые появляются слюнные железы, заканчивается обособление желудка, тонкой и толстой кишки, клоаки, развиваются однорядные зубы. Очень интенсивно развивается язык. У рептилий намечается некоторая дифференциация зубов, часть слюнных желез преобразуется в ядовитые, углубляется обособление желудка, в кишечнике развивается зачаток слепой кишки. У птиц способность к полету сопровождается изменениями в пищеварительной системе. В частности, исчезают челюсти и зубы, но взамен появляется клюв, в пищеводе образуется растяжимое расширение, называемое зобом. Желудок имеет железистый и мускульный отделы, в которых происходит химическая и механическая переработка пищи (соответственно). Увеличивается в длину толстый отдел кишечника, но редуцируется язык.

У млекопитающих развитие пищеварительной системы достигает верхнего предела. Дифференцируются зубы, развивается пищевод. Желудок состоит из нескольких слоев и содержит пищеварительные железы. Значительной дифференциации достигают печень, поджелудочная железа. Происходит удлинение толстого кишечника, появляются слепая кишка и аппендикс. Толстая кишка заканчивается анусом, отделенным от мочеполового отверстия промежностью. У яйцекладущих толстая кишка заканчивается клоакой.

12.4 ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

В ходе эволюции у организмов развилась высокоорганизованная система органов дыхания.

У многих беспозвоночных животных, например у кишечнополостных, плоских и круглых червей, еще нет специальных органов дыхания. У них газообмен со средой осуществляется всей поверхностью тела. Впервые органы дыхания встречаются у морских кольчатых червей и водных членистоногих в виде пористых жабр, располагающихся по обеим сторонам тела и обильно снабжаемых кровью. У моллюсков в мантийной полости развиваются пластинчатые жабры. Однако уже у наземных членистоногих в углублениях тела имеются трахеи или листовидные легкие.

У водных хордовых дыхательная система связана с кишечником, причем наиболее просто она организована у ланцетника, у которого стенка глотки (передний отдел кишечника) снабжена жаберными щелями, пронизывающими весь передний отдел кишечника и открывающимися в околожаберную полость. У наземных хордовых жаберные щели развиваются лишь в эмбриональный период, после чего исчезают. Дыхание у них осуществляется легкими, которые развиваются из выпячиваний кишечной стенки.

Жаберный аппарат у хордовых эволюционировал в направлении образования жаберных лепестков. В частности, у рыб развилось 4-7 жаберных мешков, являющихся щелями между жаберными дугами и содержащими большое количество лепестков, которые пронизаны капиллярами. У рыб в дыхании участвует также воздушный пузырь.

Легкие эволюционировали в направлении увеличения дыхательной поверхности, что привело к образованию бронхов и бронхиол. Впервые легкие появляются у земноводных, представляя собой полые мешки. Однако у них в дыхании еще участвует кожа. У рептилий происходит дальнейшая дифференцировка органов дыхания. В частности, строение легких усложняется, в результате чего в них образуются ячеистые структуры (перекладки). Появляются бронхи. У птиц легкие представляют собой губчатые образования, развиваются разветвления бронхов.

У млекопитающих развитие дыхательной системы достигает вершины. Развиваются бронхи второго, третьего и четвертого порядков, а также бронхиолы и альвеолы. Развивается диафрагма, которая отделяет грудную полость от брюшной. Наличие высокоспециализированных органов дыхания обеспечивает очень эффективный газовый обмен в легких (внешнее дыхание) и тканях (внутреннее дыхание). Появляются гортанные хрящи.

12.5 КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА

У многих беспозвоночных животных сосудистой системы как таковой нет. В частности, у губок, кишечнополостных и плоских червей транспорт питательных веществ и кислорода в разные части тела осуществляется путем диффузии их тканевых жидкостей. Однако у организмов других групп появляются сосуды, обеспечивающие циркуляцию

тканевой жидкости в определенных направлениях. Вначале развиваются примитивные сосуды, а в результате развития в сосудах мышечной ткани они оказываются в дальнейшем способными к сокращению. Параллельно развивается в кровь тканевая жидкость, заполняющая сосуды.

Кровеносная система впервые развивается у кольчатых червей, у которых она является замкнутой, представляя собой систему, состоящую из верхнего спинного и нижнего брюшного сосудов, объединенных кольцевыми сосудами, опоясывающими кишечник. Кроме того, от спинного и брюшного сосудов отходят более мелкие сосуды к стенкам тела. К головному отделу кровь идет по спинной стороне, а к задней части - по брюшной.

У членистоногих кровеносная система не замкнута, так как сосуды открываются в полость тела. Спинной сосуд разделяется перегородками (клапанами) на отдельные камеры - сердца, сокращения которых заставляют проходить кровь в артерии, а из последних - в пространства между органами. Из этих пространств кровь затем поступает в околосоудную полость.

У моллюсков кровеносная система тоже не замкнута и представлена сердцем, состоящим из нескольких предсердий и желудочка, а также артериальными и венозными сосудами. Вены впадают в предсердие, тогда как артерии отходят от желудочка.

Кровь у беспозвоночных несет кислород к тканям, удаляет двуокись углерода и транспортирует питательные вещества, гормоны, а также шлаковые продукты азотистого обмена. Кровь беспозвоночных по сравнению с кровью позвоночных содержит меньшее количество белков и форменных элементов. Единственным форменным элементом крови большинства беспозвоночных являются лейкоциты. Поэтому очень простой состав крови у беспозвоночных компенсируется разными способами транспорта кислорода, при которых используются гемоглобин, гемоцианин или другие дыхательные пигменты.

Считают, что гемоглобин имеет древний возраст. Поскольку некоторые бактерии синтезируют гемопротейн, содержащий участки с аминокислотным составом, близким к последовательностям глобинов высших эукариот, то предполагают, что гемоглобин впервые возник еще у прокариот. Однако не исключено, что у эукариот и прокариот имела место конвергентная эволюция. Гемоглобин встречается у плоских, круглых и кольчатых червей, членистоногих, моллюсков и иглокожих. Молекулярная масса гемоглобина беспозвоночных колеблется в пределах 17 000-2 750 000. У многих членистоногих и моллюсков встречается гемоцианин, представляющий собой медьсодержащий белок молекулярной массой 400 000-5 000 000.

Дыхательный пигмент обеспечивает у беспозвоночных буферную способность крови. Кроме того, он ответствен и за осмотический баланс кровяной жидкости. Большинство насекомых не содержит дыхательного пигмента, имея в крови растворенный кислород.

У полухордовых кровеносные сосуды еще не выстланы эндотелием. Сердце урехордовых представляет собой мускульное выпячивание около желудка. У хордовых кровеносная система характеризуется дальнейшим совершенствованием. У них развиваются сердце, сосуды, кровь.

У ланцетника кровеносная система является замкнутой, но сердца еще нет. Его функцию выполняет передний отдел крупного сосуда в виде брюшной аорты. Сердце появляется у водных позвоночных. В частности, у рыб сердце двухкамерное с предсердием и желудочком. Круг кровообращения один, в котором артериальная и венозная кровь не смешиваются. Из сердца венозная кровь идет к жабрам, где, окислившись, она становится артериальной, после чего расходится по артериям ко всем частям тела. К сердцу кровь вновь доставляется венами. У земноводных и

пресмыкающихся развивается трехкамерное сердце, у пресмыкающихся желудочек уже разделен неполной перегородкой на правую (венозную) и левую (артериальную) половины. У крокодилов желудочек разделен полностью. Однако у пресмыкающихся разделения артериального и венозного токов крови еще не происходит.

У наземных позвоночных развивается трех-, а затем и четырехкамерное сердце. У птиц и млекопитающих сердце построено из мышц и разделено на четыре камеры в виде двух предсердий и двух желудочков. Имеются два круга кровообращения, один из которых большой, второй малый. Благодаря этим кругам артериальная и венозная кровь не смешиваются. Артериальная кровь выходит из сердца, венозная поступает в сердце.

Сердце позвоночных относят к миогенному типу, поскольку его сокращения начинаются внутри за счет сократительных элементов, называемых миофибриллами. У рыб, земноводных и пресмыкающихся сокращения сердца начинаются в тонкой мышечной стенке венозного синуса и продолжаются посредством внутренней проводящей системы через предсердие, потом к желудочкам. У птиц и млекопитающих венозного синуса нет.

У позвоночных усложняются строение и функции крови. Кровь состоит из форменных элементов и плазмы, увеличивается их масса.

Например, в крови млекопитающих клеточная масса крови составляет 45%. Гемоглобин содержится в эритроцитах, которые у всех позвоночных, кроме млекопитающих, содержат ядра. У земноводных клетки крови очень крупные по сравнению с пресмыкающимися, птицами и млекопитающими. В плазме содержатся ферменты, гормоны и другие соединения, необходимые для метаболизма в клетках. Диффузия кислорода, двуокиси углерода, питательных веществ и метаболитов встречается лишь в капиллярах.

У хордовых развивается лимфатическая система, которая имеет незамкнутый характер и состоит из лимфатических сосудов, лимфатических узлов и лимфы. Эта система обособилась из венозной системы в процессе эволюции. Лимфатические сосуды в виде микроскопических капилляров начинаются с межклеточных пространств, формируя затем более крупные сосуды. С помощью лимфатических сосудов лимфа проходит от тканей в венозное русло. Все лимфатические сосуды сливаются в один общий сборный сосуд (млечный путь). Одиночные лимфатические узелки обнаруживаются в толще слизистой оболочки и подслизистой основы кишечника у рыб, земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих, но групповые лимфатические узелки развиваются лишь у млекопитающих.

У позвоночных по мере усложнения их организации наступает приближение лимфатических капилляров к клеткам и лимфоидным узелкам. Например, расстояние между лимфатическими капиллярами, кишечными эпителиоцитами и лимфоидными узелками у рыб составляет 150-180 мкм, но затем прогрессивно уменьшается у земноводных, пресмыкающихся и птиц, составляя у млекопитающих всего лишь 50-30 мкм.

12.6 ВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА

У простейших выделение продуктов обмена осуществляется через всю поверхность тела путем диффузии. Этот же механизм выделения действует у губок и иглокожих, однако у некоторых из них освобождение от продуктов обмена осуществляется с помощью фагоцитоза.

У плоских червей, ротифер и некоторых немуртин развивается примитивная выделительная система в виде протонефридий, которые представляют собой слепые

канальцы, разветвленные по телу и снабженные на конце пламенной клеткой, проникающей в каналец. Продукты выделения поступают в цитоплазму пламенных клеток, а затем в канальцы, объединяющиеся и открывающиеся наружу в виде пор. Через эти поры продукты выделения и выходят в окружающую среду. У круглых червей выделительная система в виде про-нефридий представлена внутрицитоплазматическими каналами, проникающими в полость тела.

У кольчатых червей, у которых появляется вторичная полость (целом), развивается выделительная система в виде метанефридий, представляющих собой извитые канальцы, располагающиеся по два в каждом сегменте тела. Эти канальцы открываются во вторичную полость тела одним концом (нефростомом), снабженным мерцательными ресничками, а наружу (на боковой стороне гельминта) - другим (нефридиопорой). У кольчатых червей метанефридии очень многочисленны. У насекомых и других членистоногих выделительная система представлена слепыми канальцами (мальпигиевыми сосудами), включенными в целом и открывающимися в анальное отверстие. Эти канальцы выстланы полусферическим эпителием. У моллюсков также имеются метанефридий, но они представлены всего лишь одной парой, каждая из которых открывается нефросто-мом в околосо-рдечную полость, а другим концом в бронхиальную полость. Таким образом, выделительную функцию осуществляет структура, формируемая канальцами каждого метанефридия.

У хордовых выделительная система характеризуется дальнейшим усложнением и разнообразием, определяемым переходом от нефридий у низших хордовых к почкам трех «поколений» у позвоночных. У бесчерепных, в частности у ланцетника, выделительная система состоит из располагающихся в районе жаберной щели сегментированных канальцев, в которые жидкость поступает из целома через нефростомы и выводится в околожаб-ерную полость через нефридио-поры. У ланцетника количество таких нефридий достигает 100 пар. У позвоночных в период эмбриогенеза из мезодермы развивается три «поколения» почек: предпочка, или головная почка (пронефрос), у круглоротых (миксин); первичная, или туловищная почка (мезо-нефрос), у круглоротых (миног), рыб и земноводных; вторичная, или тазовая почка (метанефрос), у пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Усложнение в строении выделительной системы отмечается в первую очередь в строении почечных канальцев. В предпочке почечные канальцы еще похожи на метанефридии, т. е. они являются канальцами, открывающимися мерцательным нефростомом в целом, а количество канальцев составляет 4-10. У миксин пара предпочечных протоков тянется от шейной части до клоаки.

Дальнейшее усложнение связано с развитием большей эффективности фильтрующей системы внутри канальцев. Для первичной почки характерно увеличение извилистости капилляров внутри канальцев, которых может быть около 100, концентрация их в клубочки и локализация в особых камерах (капсулах), образуемых стенкой канальцев, что приводит к образованию так называемых мальпигиевых телец. Первичные почки являются овальными телами. Вторичная почка представляет собой уже дольчатый орган, канальцы которого (их количество доходит до 1 млн) открываются в мочеточник, переходящий в мочевой пузырь (у птиц последнего нет). У земноводных, пресмыкающихся и птиц протоки выделительной системы открываются непосредственно в клоаку, тогда как у млекопитающих мочевой пузырь переходит в мочеиспускательный канал, открывающийся наружу.

Почки разных поколений развиваются из мезодермы. Пронефрос закладывается из парных зачатков. Разрастаясь, они сливаются в так называемый предпочечный проток. Закладка мезонефроса происходит сзади пронефроса. В процессе развития проток мезонефро-са расщепляется на так называемые вольфов и мюллеров каналы. Метанефрос

развивается позади мезонефроса. Канальцы этой почки открываются в мочеточник, который отделяется от вольфова канала, развивающегося в семяпровод у самцов, тогда как мюллеров канал сохраняется, выполняя роль яйцевода у самок.

У взрослых форм круглоротых, рыб и земноводных функционируют первичные почки, но у миксин еще сохраняются некоторые особенности структуры предпочки, у личиночных форм рыб и земноводных предпочки сохраняются полностью. У взрослых форм пресмыкающихся, птиц и млекопитающих функционируют только вторичные почки. Они представляют собой парные сплошные или дольчатые тела, располагающиеся под позвоночником.

12.7 НЕРВНАЯ СИСТЕМА

У простейших нервной системы в той форме, как ее обычно понимают, не существует, однако в их цитоплазме имеется аппарат возбудимости и движения. В частности, у парамеций центральная нейромоторная масса цитоплазмы связывается фибриллами с основанием каждой реснички, благодаря чему образуются примитивный координирующий центр и проводящая система.

Начало нервной системы простейшего типа организации отмечается у кишечнополостных, причем первым этапом в ее возникновении является дифференциация эпителиальных клеток в ней-росенсорные элементы. Поверхность этих клеток выполняет роль рецептора, в то время как от их основания разветвляются нервные нити в сторону подлежащих мышечных клеток. Истинные нервные клетки, обладающие функцией проводимости, наблюдаются впервые также у кишечнополостных, у которых появляются нейроны, секретирующие катехоламины.

Дальнейшее развитие нервной системы было связано с переходом от радиальной симметрии к билатеральной и заключалось в концентрации нервных клеток в разных частях тела. У плоских червей концентрация нервных клеток завершилась формированием парных головных нервных узлов с отходящими от них нервными волокнами к органам чувств парных нервных столов, проходящих по телу от головной части к каудальной. У крупных червей уже встречается окологлоточное нервное кольцо, образуемое за счет слияния головных нервных узлов, а у кольчатых червей даже развивается нервная цепочка за счет образования парных нервных узлов в сегментах тела.

У членистоногих отмечается дальнейшая концентрация нервных клеток, в результате чего обособляются нервные центры. Развиваются органы чувств.

Эволюция центральной нервной системы у беспозвоночных и позвоночных проходила главным образом в направлении топографической и ультраструктурной перестроек базисных нервных и нервно-эндокринных структур. У низших хордовых центральная нервная система представлена трубкой, в головной части которой развивается расширение, представляющее собой зачатки мозга, а полость в расширении (невроцель) - желудочек. Периферическая нервная система представлена отходящими нервами. Нейросекреторные клетки осуществляют сенсорную, проводящую и секреторную функции. По мере усложнения организмов нервная система эволюционировала в направлении цефализации и повышения ассоциации нейронов. У позвоночных центральная нервная система имеет существенные вариации в зависимости от филогенетического положения организмов и состоит из головного и спинного мозга. Головной мозг состоит из пяти отделов - переднего, промежуточного, среднего, мозжечка и продолговатого, которые у животных, принадлежащих к разным классам, характеризуются различной степенью развития. Для позвоночных характерна повышающаяся дифференциация серого и белого вещества. Основная функция спинного мозга заключается в интеграции различных сенсорномоторных механизмов.

Наименее развит головной мозг у круглоротых, у которых все отделы этого мозга располагаются один за другим.

У рыб центральная нервная система имеет вид трубки, расширяясь к головной части. Дифференциация головного мозга более выражена. В частности, увеличен передний мозг, хорошо выражены зрительные доли среднего мозга, развит мозжечок, имеется 10 пар черепно-мозговых нервов.

У земноводных в связи с выходом их на сушу нервная система характеризуется более сложным строением по сравнению с рыбами, в частности большим развитием и полным разделением мозга на полушария. Передний мозг (полушария) содержит серое вещество. Дно желудочков, бока и крыша также содержат серое вещество, что свидетельствует о появлении у земноводных первичного мозгового свода (архепаллиума). Из головного мозга, как и у рыб, выходят 10 пар черепно-мозговых нервов. Симпатическая нервная система хорошо развита. Более совершенно зрение. Наряду с внутренним ухом, развитым у рыб, у них появляется среднее ухо. Большого развития достигает орган обоняния.

У рептилий особенностью нервной системы является прогрессивное развитие всех отделов головного мозга, характерное для наземных животных. В частности, значительно увеличены полушария мозга и мозговой свод. Увеличивается архепаллиум, дифференцируются закладки вторичного мозгового свода (неопаллиума). На поверхности полушарий впервые появляется кора, увеличивается мозжечок, становясь более выпуклым, продолговатый мозг формирует изгиб. Из головного мозга выходят 12 пар черепно-мозговых нервов. Усложняются нейронные сети. Еще в большей мере развиваются органы чувств.

У птиц прогрессивное развитие головного мозга заключается в продолжающемся увеличении полушарий и зрительной доли, дальнейшем развитии мозжечка.

У млекопитающих дальнейшее увеличение полушарий головного мозга сопровождается развитием коры, образованием в ней извилин и борозд, завершением развития вторичного мозгового свода (неопаллиума), прогрессивным развитием мозжечка. Основной структурой и функциональной единицей нервной системы является нейрон, развитие которого достигает наивысшего уровня. Происходит дифференциация нейронов на сенсорные, моторные и соединительные. Нейроны синтезируют большое количество нейропептидов, ответственных за коммуникацию клеток и другие важные функции. Высокого уровня достигает развитие сенсорной системы.

12..8 РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА

У простейших специальная репродуктивная система отсутствует. У губок и кишечнополостных такой системы тоже нет, половые клетки выходят наружу через стенки тела. Репродуктивная система в виде половых желез и протоков для выведения половых клеток впервые развивается у плоских червей. Вопреки гермафродитизму у плоских червей формируются семяпроводы и семяизвергательные каналы для мужских половых клеток, а также яйцеводы, матка и влагалище для женских половых клеток. Половые клетки развиваются в семенниках и яичниках.

У круглых червей уже развивается раздельнополость. Отмечается развитие копулятивного аппарата, необходимого для внутреннего оплодотворения.

У хордовых прогрессивное усложнение репродуктивной системы шло в направлении специализации женских и мужских половых желез и формирования приспособлений для внутреннего осеменения. Для ланцетника характерно наличие большого количества половых желез (26 пар), располагающихся в стенках околожаберной

щели. Эти железы еще не имеют протоков для выведения половых клеток. Поэтому последние благодаря разрывам стенки желез вначале попадают в околожаберную щель, а затем наружу через атриопор. У круглоротых уже имеется непарная половая железа, но протоков еще нет. После созревания половые клетки оказываются в полости тела, откуда через половые отверстия выводятся наружу.

У рыб характерно увеличение половых желез, что связано с образованием большого количества половых клеток. Яичник обычно непарный, а семенники часто парные. Выводные протоки половых желез у рыб уже связаны с выделительными канальцами почек.

У земноводных половые железы являются парными как у самцов (семенники), так и у самок (яичники). У части амфибий (бесхвостых)

еще сохраняется наружное оплодотворение, тогда как у хвостатых оплодотворение является внутренним. Развитие происходит с метаморфозами.

У пресмыкающихся женские и мужские половые железы сходны с такими железами у земноводных, но сильнее развит правый яичник.

У птиц репродуктивная система тоже асимметрична, но больше развит левый яичник. Яйцевод является очень большим, причем делится на передний и задний отделы. Яичник очень увеличен в период кладки яиц. После завершения откладывания яиц он уменьшается.

Наибольшего усложнения репродуктивная система достигает у млекопитающих, для которых характерно только внутреннее оплодотворение. Происходит развитие совокупительных органов, приспособлений для развития плода в организме матери. Развиваются придаточные железы. Характерным является также сложное половое поведение.

Достигает исключительного совершенства развитие половых клеток, особенно мужских, которые у большинства беспозвоночных уже обладают структурными компонентами, характерными для соматических клеток многоклеточных и одноклеточных простейших. В частности, акросома является первичной лизосомой. Имеются центриоли, митохондрии и жгутик с аксонемой. У организмов, приспособившихся к жизни на суше, после развития внутреннего оплодотворения сперматозоиды развились в вытянутые структуры, а в их хвосте появились дополнительные цитоскелетные элементы. У высших наземных организмов развиваются разные формы подвижности сперматозоидов и разные типы акросом, что зависит от строения яйцевых оболочек.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Какое место занимает эволюция систем органов в эволюции организмов и как важно для студента-медика знать об этом?
2. Назовите основные черты эволюции покровов тела.
3. Как эволюционировал осевой скелет, в чем заключались эволюционные изменения этого скелета?
4. В каком направлении эволюционировала пищеварительная система?
5. Как связаны между собой пищеварительная и дыхательная системы эволюционно?
6. Назовите особенности, характеризующие развитие дыхательной системы позвоночных животных, принадлежащих к разным классам.
7. В каком направлении шла эволюция выделительной системы?

8. С чем было связано усложнение кровеносной системы в ходе эволюции у наземных животных?
9. В каком направлении шла эволюция нервной системы?
10. Что вы знаете об эволюции репродуктивной системы? Вовлекались ли в эволюцию половые клетки?
11. Можно ли считать, что эволюция систем органов человека продолжается и сейчас? Если да, то какие системы органов продолжают эволюционировать?
12. Правомерен ли вопрос о связи эволюции органов с эпидемиологией гельминтозных болезней человека?

Глава XIII. Организм и среда

Все то, что окружает организм в пространстве, есть его окружающая среда. В этой среде присутствуют факторы, которые определяют ее содержание, делают ее специфичной для организмов каждого вида, т. е. каждый вид имеет свою среду. Для человека пространство, в котором он живет, является средой обитания. Территория, на которой располагается город, деревня или другой какой-либо населенный пункт, в котором живет человек, есть среда его обитания. Семья - это микросреда. Различают абиотические, биотические и антропогенные факторы среды.

Под *абиотическими* (от греч. α - отрицание, *bios* - жизнь) факторами понимают факторы неживой природы. Характер этих факторов определяется их физической и химической природой. *Биотическими* (от греч. *bios* - жизнь) факторами являются живые организмы растительной и животной природы, обитающие в среде. Эти организмы составляют совокупность биотических факторов. Для абиотических и биотических факторов (растения, животные) характерны многообразие и безграничные связи, а также их взаимодействие в процессе жизни.

Различают также *антропогенные* (от греч. *anthropos* - человек, *genos* - рождение) факторы. Это факторы, возникающие в результате деятельности человека в среде, в окружающей природе.

Корифеи отечественной медицины всегда уделяли очень большое внимание проблематике, связанной с организмом и средой, с их взаимосвязью, с экологической проблематикой во имя здоровья человека.

Наука, изучающая взаимоотношение между организмами и их связью со средой, получила название *экология*.

13.1 АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Абиотическое содержание среды определяется климатическими, почвенными и водными условиями. Поэтому в соответствии с одной из популярных классификаций абиотические факторы среды классифицируют на *физические* (температура, свет, влажность, барометрическое давление), *химические* (состав атмосферы, органические и минеральные вещества почвы, pH среды и др.) и *механические* (рельеф местности, движения почвы и воды, ветер, оползни и др.) факторы. Значение этих факторов состоит в том, что они существеннейшим образом определяют распространение видов, т. е. они определяют ареал видов, под которым понимают географическую зону, являющуюся местом обитания (распространения) организмов того или иного вида. Это относится и к человеку.

Для живых организмов характерен диапазон переносимости действия абиотических факторов, причем это определяется их нормой реакции. Одни организмы способны

переносить колебания факторов среды в очень широких пределах. Они получили название *эврибионтных организмов* (от греч. *euryus* - широкий). Другие выдерживают влияние абиотических факторов в очень узких пределах. Их называют *стенобионтными организмами* (от греч. *stenos* - узкий). Эврибионтные и стенобионтные организмы встречаются как среди растений, так и среди животных.

Физические факторы составляют значительную часть абиотических факторов. Особое значение имеет температура, поскольку она является важнейшим фактором, ограничивающим жизнь. Различают термические пояса - тропический, субтропический, умеренный и холодный, к которым приурочена жизнь организмов в тех или иных температурных условиях. Верхний и нижний уровни температурного диапазона детально для организмов. Температуру, которая благоприятна для жизни организмов, называют оптимальной. Большинство организмов способно к жизни в диапазоне от 0 до 50 °С. К ним относится и человек.

На основе способности организмов существовать в условиях разных температур их классифицируют на *эвритермные* организмы, которые способны существовать в условиях значительных колебаний температур, и *стенотермные* организмы, которые могут существовать лишь в узком диапазоне температур. Эвритермными являются организмы, обитающие в основном в условиях континентального климата. Примером их являются животные многих видов, обитающие в пресных водоемах и способные выдерживать как промерзание воды, так и ее нагревание до 40-45 °С. Эвритермные организмы выдерживают самые жесткие температурные условия. Например, личинки многих двукрылых могут жить в воде при температуре 50 °С. В горячих источниках (гейзерах) при 85 °С и более обитают многие виды бактерий, водорослей, гельминтов. С другой стороны, арктические виды бактерий и водорослей обитают в очень холодной морской воде. Для многих эвритермных организмов характерна способность впадать в состояние оцепенения, если действие температурного фактора «ужесточается». В этом состоянии резко снижается уровень обмена веществ. Примерами оцепенения являются оцепенение насекомых или рыб при значительном падении температуры. У млекопитающих (медведи, барсуки и др.) оцепенение проявляется в виде зимней спячки, когда резко снижается обмен веществ, но температура тела при этом падает незначительно.

От оцепенения следует отличать анабиоз (от греч. *ana* - вновь, *bio* - жизнь, *anabiosis* - оживление), который представляет собой явление, заключающееся в том, что у организмов под влиянием разных причин может резко снижаться уровень обмена веществ вплоть до отсутствия внешних признаков жизни. Например, у растений высушенные семена сохраняют всхожесть в течение многих лет. Инцистирование инфузорий позволяет сохраняться им живыми до 6 лет, а яйца *Diatomns sanguires* сохраняются свыше 300 лет.

Стенотермные организмы встречаются как среди животных, так и среди растений. Например, многие морские животные способны выдерживать повышение температуры до 30 °С. Некоторые кораллы выживают при температуре воды не более 21 °С.

Многие виды животных способны или неспособны к собственной терморегуляции, т. е. поддерживать постоянную температуру. По этому признаку их делят на *пойкилотермных* (от греч. *poikiloi* - различный, переменный и *therme* - жар) и *гомойотермных* (от греч. *homoios* - равный и *therme* - жар). Первым присуща непостоянная температура, тогда как вторым - постоянная. Гомойотермными являются млекопитающие, человек и некоторые виды птиц. Они способны к терморегуляции, которая обеспечивается физическими и химическими путями. Физическая терморегуляция осуществляется за счет накапливания подкожного жирового слоя, ведущего к сохранению тепла, или посредством учащенного дыхания. Химический путь терморегуляции заключается в потоотделении. Пойкилотермными являются все организмы, кроме

млекопитающих и нескольких видов птиц. Температура их тела приближается к температуре среды. Лишь некоторые виды этих животных способны к изменению температуры своего тела, притом в определенных условиях. Например, этой способностью обладают тунцы. Важным для пойкилотермных организмов является то, что повышение температуры их тела происходит, когда увеличиваются их активность, обмен веществ.

В ходе эволюции гомойотермные животные развили способность защищаться от холода (миграции, спячка, шерсть и т. д.).

Свет является важнейшим абиотическим фактором. Уровень фотосинтеза зависит от интенсивности солнечной радиации, качественного состава света, распределения света во времени. Однако для других организмов его значение по сравнению с температурой является меньшим, поскольку известны многие виды бактерий и грибов, которые могут длительно размножаться в условиях полной темноты. Различают светлюбивые, теплолюбивые и тепло-выносливые растения. Для многих животных зоопланктона свет является сигналом к вертикальной миграции, в результате чего днем они остаются в глубинах, тогда как ночью поднимаются в теплые, богатые кормом верхние слои воды. Для животных, обладающих зрением, наиболее успешно добывание пищи в светлое время.

У животных многих видов длительность светового дня оказывает влияние на их половую функцию, стимулируя ее в период увеличения светового дня (фотопериода) и угнетая - при уменьшении светового дня (осенью и зимой). У птиц фотопериод влияет на яйцеклетки. Укорочение светового дня служит сигналом к миграции.

Влажность - это комплексный фактор и представлен количеством водяных паров в атмосфере и воды в почве. Влажность измеряют путем определения относительной влажности воздуха в виде процентного отношения давления водяного пара к давлению насыщенного пара при одинаковой температуре. Важность влажности для жизни организмов определяется тем, что потеря ее клетками ведет к их гибели. Обычно растения поглощают воду из почвы. Что касается животных, то потребность в воде они реализуют путем ее питья, либо всасыванием через покровы тела, либо с пищей или путем окисления жиров.

В зависимости от влажности происходит распределение видов. Например, земноводные, дождевые черви и некоторые моллюски способны жить только в очень влажных местах. Многие животные, напротив, предпочитают сухость.

Влажность почвы зависит от количества осадков, глубины залегания почвенных вод и других условий. Она важна для растворения в воде минеральных веществ.

Химические факторы по своему значению не уступают физическим факторам. Например, большую роль играет газовый состав атмосферы и водной среды. Большинство организмов нуждается в кислороде, а некоторые организмы - в азоте, метане или сероводороде.

Газовый состав чрезвычайно важен для организмов, обитающих в водной среде. Что касается наземных организмов, то они мало чувствительны к газовому составу атмосферы, поскольку он постоянен.

Соленость очень важна также в водной среде. Например, из числа водных животных наибольшее число видов обитает в соленых водах (морских и океанических), меньшее - в пресной воде и еще меньшее - в солоноватой воде. Способность поддерживать солевой состав внутренней среды влияет на распространение водных животных.

Механические факторы характеризуются тем, что их действие сопровождается образованием свободных от жизни участков, которые затем заселяются, но содержание новых «поселенцев» будет отличаться от исходных вплоть до формирования новых сообществ живых существ. Образование свободных от жизни участков происходит в результате стихийных бедствий (пожаров, наводнений и др.), различных геологических процессов, действий человека в природе и т. д. Примером механических факторов является обмеление Аральского моря; вслед за этим на освобожденных от воды территориях появились новые виды животных и растений.

Характерная особенность видов в контексте их отношений к абиотическим факторам заключается в том, что каждый вид обладает определенным диапазоном толерантности (устойчивости) к тому или иному фактору, причем толерантность определяется нормой реакции, т. е. детерминируется генетически. В том случае если действие абиотического фактора происходит за пределами диапазона толерантности, организм погибает. Оптимальными условиями для жизни вида является средняя часть диапазона его толерантности к тому или иному фактору. В этой части диапазона происходит также размножение организмов вида. Крайние границы диапазона толерантности неблагоприятны для жизни вида.

С другой стороны, характерной особенностью любого абиотического фактора является то, что он может ограничивать не только жизнь, но в той или иной степени и численность вида, действуя при этом в качестве регулирующего фактора. Регулирующее влияние абиотических факторов особенно возрастает на фоне взаимодействия организмов между собой (губительное воздействие на популяции анабиоза, хищничества, паразитизма), которое само по себе является регулирующим.

Следующей характерной особенностью абиотических факторов является их ограничивающая способность, которая заключается в том, что при оптимальном действии всех возможных абиотических факторов на организмы недостаток одного из факторов все же окажет ограничительное воздействие на популяцию. Например, микроэлемент является ограничивающим (лимитирующим) фактором. Понимание природы ограничивающих факторов, например микроэлементов, имеет важное практическое значение для медицины.

Абиотические факторы находятся в постоянном взаимодействии между собой, причем чувствительность организмов к зависимости одного фактора от другого также определяется нормой реакции, т. е. контролируется генетически. Например, губительный результат повышения температуры в наибольшей мере проявляется в случае повышения влажности среды. Другими словами, при «ужесточении» действия на организм одного абиогенного фактора сужается диапазон устойчивости их к другому абиотическому фактору.

В ходе исторического развития организмы в ответ на смену дня и ночи, на смену времен года, т. е. в ответ на основные ритмы Земли, обусловленные ее вращением вокруг Солнца, выработали в процессе адаптогенеза способность к ритмической жизнедеятельности, что получило название *биоритмов*. Характерная особенность биоритмов заключается в том, что они осуществляются синхронно с процессами, протекающими в среде периодически. Различают суточные ритмы (24-часовые) и околосуточные, которые протекают во время от 20 до 28 часов и которые называют циркадными (от лат. *circa* - вокруг, около, *dies* - день).

В случае человека суточные и циркадные ритмы затрагивают многие свойства и физиологические процессы (температура тела, артериальное давление, митотическая активность клеток, биоэлектрическая активность мозга, количество тромбоцитов в периферической крови и т. д.). Предполагают, что эти ритмы генетически контролируются, так как у нейроспоры и дрозофилы установлены так называемые

«часовые» гены, которые детерминируют циркадные ритмы этих организмов. Обнаружено также, что циркадный ритм присущ синтезу мРНК на «часовых» генах и существуют белки, способные ингибировать экспрессию «часовых» генов.

Наука, изучающая биоритмы, носит название хронобиологии (от греч. *chronos* - время, *logos* - наука). Знание закономерностей биоритмов имеет большое значение в профилактической медицине.

13.2 БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Все организмы, независимо от их видовой принадлежности, не только испытывают влияние среды, но и сами прямым образом или косвенно влияют на нее. Поэтому среди биотических факторов различают *фитогенные, зоогенные и антропогенные факторы*.

Фитогенное воздействие на среду чрезвычайно многообразно, например фотосинтез, который определяет газовый состав среды.

Зоогенные воздействия на среду также многообразны. Например, потребляя для дыхания кислород, животные также изменяют газовый состав атмосферы. Животные, обитающие в почве, оказывают значительное влияние на ее механический состав.

Антропогенные воздействия мы рассмотрим ниже.

Все организмы находятся между собой в самых различных отношениях, которые, в частности, проявляются в форме симбиоза, мутуализма, комменсализма, хищничества, паразитизма, конкуренции и антагонизма.

Симбиоз (от греч. *symbiosis* - сожительство) - это очень распространенная форма во взаимоотношениях организмов, принадлежащих к разным видам. В рамках симбиоза различают мутуализм, комменсализм, хищничество и паразитизм.

Мутуализм - это взаимодействие между двумя организмами разных видов, которое выгодно для каждого из них. Например, азот-фиксирующие клубеньковые бактерии обитают на корнях бобовых растений, конвертируя атмосферный азот в форму, доступную для усвоения этими растениями. Следовательно, бактерии обеспечивают растения азотом. В свою очередь растения обеспечивают клубеньковые бактерии всеми необходимыми питательными веществами. Мутуализмом можно считать также взаимодействие между микроорганизмами, обитающими в толстом кишечнике человека, и самим человеком. Для микроорганизмов выгода определяется тем, что они обеспечивают свои питательные потребности за счет содержимого кишечника, а для человека выгода состоит в том, что микроорганизмы осуществляют дополнительное переваривание пищи и еще синтезируют крайне необходимый для него витамин К.

Комменсализм - это межвидовое взаимодействие между организмами, при котором один организм получает выгоду за счет другого, не повреждая его, тогда как другой организм от этого взаимодействия не имеет ни выгоды, ни ущерба. Например, некоторые виды морских полипов поселяются на поверхности тела крупных рыб, питаясь их выделениями, но для рыб данное сожительство является индифферентным.

Хищничество - это особый способ жизни, при котором один организм (хищник) живет за счет другого (жертвы), убивая его. Хищничество наблюдается уже у простейших. Например, известна инфузория дидиний (*Didinium nasutum*), которая является хищником для других простейших, в частности парамеций. Плавая в воде, дидиний парализует парамецию, прикрепляется к ней, а затем заглатывает. Процесс переваривания одиночной парамеции составляет 2 часа.

Примеры хищничества высших животных в природе многочисленны. Убивая и поедая жертвы, хищники наносят вред популяциям организмов-жертв. Но хищничество

иногда оказывается и полезным. Например, волки, поедая ослабленных (больных) лосей, способствуют оздоровлению лосиных популяций.

Паразитизм - см. главу X.

13.3 ИММУНИТЕТ

Иммунитет (от лат. *immunitas* - освобождение от чего-либо) - это невосприимчивость организма к болезнетворным агентам, продуктам их жизнедеятельности и к генетическим чужеродным веществам, обладающим антигенными свойствами. Можно сказать, что иммунитет представляет собой способность организма отличать чужеродный материал от своего, например чужеродный белок от своего, и нейтрализовать этот материал. В отличие от наследственности, которая охраняет организмы от резких изменений на протяжении поколений, иммунитет осуществляет охрану на протяжении индивидуальной жизни организма (онтогенеза).

В ходе эволюции в процессе взаимодействия между собой животные организмы, включая человека, выработали многие факторы собственной защиты от проникновения в них вирусов, бактерий, простейших и других патогенных факторов, которые действуют либо механически, либо вырабатывают токсины, оказывающие неблагоприятное влияние на клетки и ткани хозяина.

Факторами естественной защиты человека являются кожа, поверхностные структуры (слизистые оболочки) дыхательного тракта, соляная кислота в желудке, лизоцим, пропердин, интерферон, белые форменные элементы крови и антитела. Защитная функция кожи, слизистых оболочек дыхательного тракта, соляной кислоты, лизоцима, пропердина и интерферона заключается в том, что они препятствуют проникновению патогенов в организм, действуя бактерицидно. Однако, если патогены все же проникают в организм, тогда вступает в действие иммунная система посредством механизмов иммунитета в виде фагоцитарной и гуморальной защиты.

Охранительная роль иммунитета распространяется не только на вирусы, простейшие, грибы, гельминты, но и на чужеродные трансплантаты тканей и органов. Они распространяются также на аутоиммунные процессы, возникающие в организме. Например, в механизме возникновения сахарного диабета у человека имеют значение аутоиммунные процессы против белков, содержащихся в клетках островков Лангерганса панкреатической железы.

Различают иммунитет инфекционный и неинфекционный.

Инфекционный иммунитет классифицируют на противовирусный, антимикробный (антибактериальный) и антитоксический. В случае противовирусного иммунитета (при гриппе, полиомиелите человека и других вирусных инфекциях) происходит разрушение вирусных частиц, при антимикробном иммунитете (при дизентерии человека, бруцеллезе человека и животных и др.) наблюдается обезвреживание бактериального возбудителя, тогда как при антитоксическом (при столбняке, ботулизме человека и животных и др.) имеет место разрушение токсина, продуцируемого микробами в организме. В рамках инфекционного иммунитета различают также врожденный и приобретенный иммунитет. Врожденный иммунитет - это естественный иммунитет, возникший в ходе исторического развития организмов и передающийся по наследству. Например, куры не восприимчивы к возбудителю сибирской язвы, причем эта невосприимчивость передается по наследству от одного поколения к другому. Приобретенный иммунитет приобретается организмом в ходе его жизни. Такой иммунитет классифицируют на активный и пассивный. Активный иммунитет возникает после перенесения организмами болезни или после их вакцинации, тогда как пассивный - после введения в организм готовых антител (сыворотки, содержащей антитела).

Неинфекционный иммунитет является результатом исторически сложившейся генетической несовместимости. Например, неинфекционным иммунитетом является несовместимость донора и реципиента по группам крови, проявляющаяся в виде тяжелых осложнений при переливании несовместимой крови. Неинфекционным иммунитетом является также трансплантационный иммунитет, развивающийся при пересадке сердца и других органов у человека. Трансплантационный иммунитет возникает, когда ткани донора и реципиента неидентичны. Этот иммунитет проявляется в виде разрушения (отторжения) пересаженной ткани или органа уже через 8-23 дня после пересадки.

Различают клеточный, гуморальный и тканевой иммунитет.

Клеточный иммунитет заключается в фагоцитозе, т. е. в захватывании и переваривании фагоцитами (специализированными клетками) бактерий, проникших в организм (рис. 120). Фагоцитами являются клетки белой крови, называемые микрофагами (эозино-филы, нейтрофилы и базофилы) и макрофагами (подвижные клетки крови - моноциты, клетки лимфатических узлов и селезенки, эндотелий кровеносных сосудов).

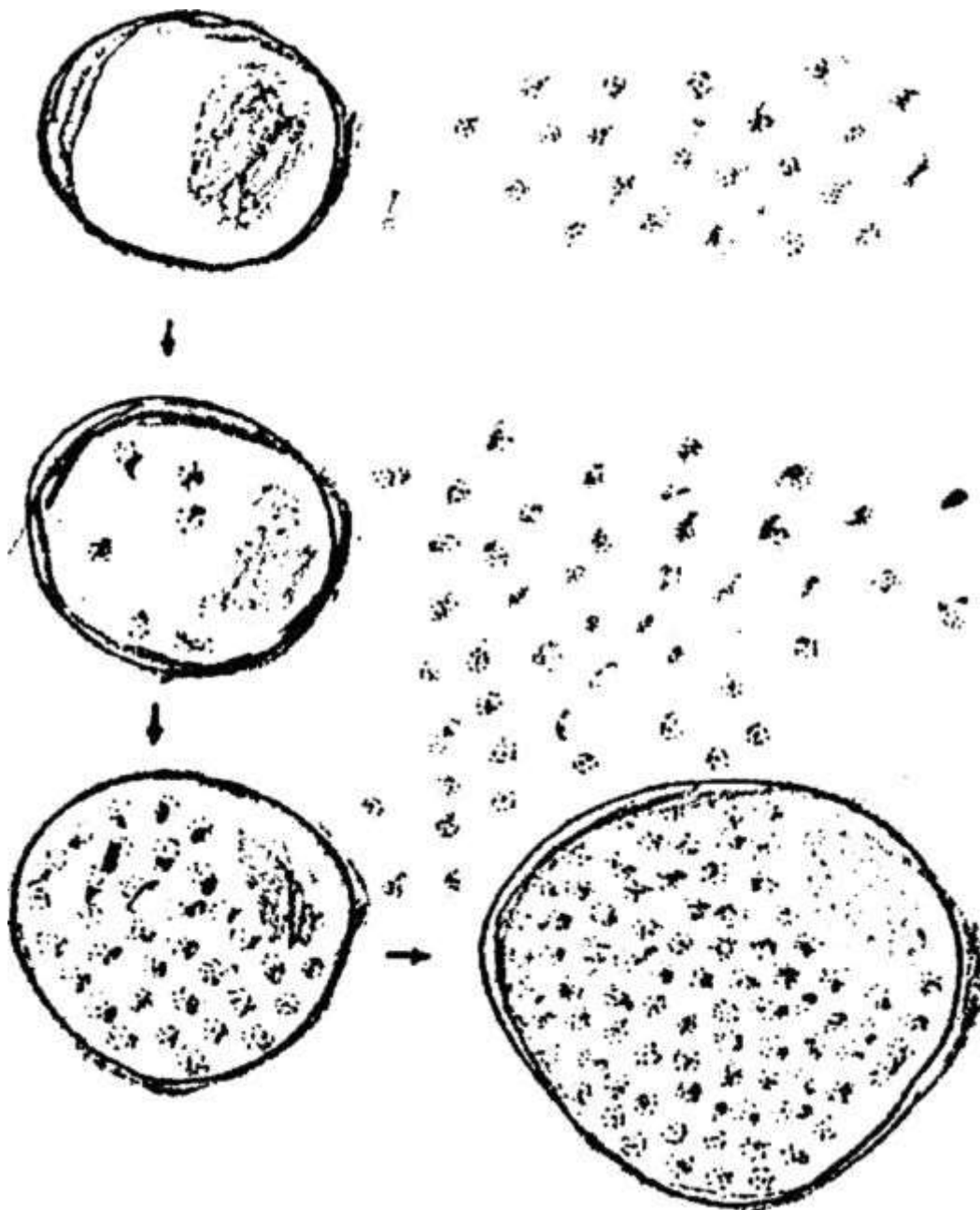


Рис. 120. Фагоцитоз

Гуморальный иммунитет - это иммунитет, связанный с выработкой антител и обусловленный взаимодействием антигенов и антител. Антигены - это чужеродные для организма вещества. Ими являются белки, липопротеиды, белки в соединении с полисахаридами, нуклеиновые кислоты. Антигенами являются также ферменты, токсины, яды змей и пауков, вирусы, бактерии, простейшие. Характерными свойствами антигенов являются их чужеродность и специфичность (видовая, групповая, органная и тканевая), а также то, что они вызывают иммунный ответ в виде образования антител. Можно сказать, что антигены выполняют роль генераторов антител. Известны также аутоантигены, образующиеся в самом организме в результате повреждения тканей. Например, аутоантигены, связанные со множественным склерозом человека, присутствуют в миелиновой оболочке, окружающей нервные волокна центральной нервной системы, представляя собой белок β -кристаллин.

Антитела - это белки, в частности иммуноглобулины, содержащиеся в сыворотке крови. Известно около десяти групп разных антител, контролируемых семействами генов V и C, среди которых у человека наиболее часто встречаемыми являются антитела групп IgG, IgM, IgD, IgE и IgA. Иммуноглобулины (антитела) каждой из этих групп состоят из полипептидных цепей разной молекулярной массы. Например, антитела IgG состоят из четырех полипептидных цепей, две из которых имеют молекулярную массу 22 500, а две другие - 50 000. В соответствии со способом действия антител на антигены различают нейтрализующие, лизирующие, коагулирующие и способствующие фагоцитозу антитела. Помимо антител, циркулирующих в плазме крови, существуют клеточные антитела, связанные с поверхностью клетки.

В ходе эволюции выработался комплекс между способностью животных отвечать немедленно на какой-либо один из миллионов антигенов и «мощностью» иммунитета. Молодые млекопитающие животные способны распознавать и отвечать на внедрение в организм многих антигенов, но эта их способность является небольшой. Способность животных отвечать на антиген быстрее и мощнее возникает лишь со временем. Однако иммунная система может быть мобилизована до того, как чужеродный фактор попал в организм. Эту особенность используют в иммунизации человека и животных вакцинами, содержащими антигены возбудителей тех или иных инфекций с целью профилактики против этих инфекций. Иногда для увеличения продукции специфических антител используют двух-, трехкратную вакцинацию в интервалах через несколько недель.

Появление антител отражает одну сторону иммунного ответа, тогда как другая сторона связана с включением в «работу» лимфоцитов, поскольку морфологическим субстратом антител являются лимфоидные клетки лимфоузлов, селезенки, костного мозга, миндалин, тимуса, а за развитие иммунного процесса и за его специфичность ответственны лимфоциты, плазматические клетки и моноциты (макрофаги) и, поскольку центральная роль в иммунном ответе принадлежит лимфоцитам, они развиваются из так называемых *плю-ропотентных* стволовых клеток, которые являются родоначальниками всех клеток крови (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов). Различают долгоживущие тимусзависимые Т-лимфоциты и коротко-живущие В-лимфоциты. Т-лимфоциты развиваются в тимусе, тогда как В-лимфоциты - в костном мозге взрослых или в печени плодов. В тимусе Т-клетки развиваются из клеток-предшественников, поступающих в тимус из кроветворных органов. В-клетки у млекопитающих возникают непосредственно из стволовых клеток в кроветворных органах, содержащих ряд генов. Кроветворные ткани и тимус называют первичными лимфоидными органами. После дифференцировки в первичном лимфоидном органе часть лимфоцитов с током крови переносится во вторичные лимфоидные органы (лимфатические узлы, селезенка, аппендикс, миндалины, аденоиды и пейеровы бляшки тонкого кишечника). Именно здесь Т-клетки и В-клетки реагируют с антигенами. Т-лимфоциты первоначально распознают чужеродный антиген, а затем становятся хранителями иммунологической памяти и переносчиками этой

информации анти-телообразующими клетками. В-лимфоциты образуются в огромном количестве (ежедневно по несколько миллионов). Они активизируются Т-клетками и дифференцируются или трансформируются в плазматические клетки, непосредственно образующие антитела (растворимые иммуноглобулины) против распознанных антигенов.

Лимфоциты - это иммунокомпетентные клетки. Они способны переносить в другой организм свойства иммунного организма - про-тivotканевый иммунитет, иммунологическую память, аллергическую активность. Лимфоциты Т и В осуществляют иммунологический надзор и память в отношении чужеродного антигена. Реализация гуморального иммунного ответа связана с В-лимфоцитами, которые становятся продуцентами антител, а клеточного - с Т-лимфоцитами, причем в обоих случаях с участием макрофагов.

Почему аутоантитела не распознают собственные макромолекулы? Считают, что распознавания аутоантителами собственных макромолекул не происходит по причине гибели лимфоцитов, выполняющих эту функцию. Несомненно, что данное явление имеет место после развития иммунной системы организма, но до встречи организма с чужеродными макромолекулами.

Иммунный ответ организма координирует белки - лимфокины, хемокины и цитокины, которые являются своеобразными иммунологическим гормонами.

Антитела, возникающие в результате иммунизации, называют иммунными, тогда как в сыворотках крови здоровых людей и животных могут находиться их естественные нормальные антитела. Схема развития лимфоцитов является относительно простой. Предполагают, что в ходе дробления оплодотворенной яйцеклетки возникает одна клетка, которая является предшественником клеток Т и В. Последующие деления этой клетки продуцируют только клетки Т и В, потомство каждой из которых развивает способность распознавать только один антиген (одни макромолекулы). Однако некоторые из этих антигенов являются собственными макромолекулами организмов. Лимфоциты, распознающие собственные антитела, погибают или делаются «нераспознающими», причем время, когда это происходит, зависит от вида организмов. Например, у мышей это происходит в период рождения, а у человека еще в период эмбрионального развития.

Известно также, что при размножении в клетках нервной системы вирусов полиомиелита, клещевого энцефалита и других заболеваний образуются антитела, вызывающие синтез аутоантител. Эти реакции аутоантителообразования ведут к аутоиммунным болезням (гломеру-лонефриту, некоторым гемолитическим анемиям, множественному склерозу человека).

Для объяснения механизмов образования антител предложено несколько теорий, из которых наиболее популярной является «клонально-селекционная» теория (Бернет Ф., 1961). В соответствии с этой теорией в организме имеется исключительно многочисленная популяция лимфоидных клеток, порядка 1×10^{12} . Эта популяция очень гетерогенна генетически, в результате чего каждая группа лимфоцитов обладает разным сродством к антигену. Вследствие контакта с антигеном лимфоциты, обладающие на своей поверхности белками - рецепторами антигена, подвергаются пролиферации и трансформации в плазматические клетки, продуцирующие антитела. Таким образом, антиген избирательно стимулирует те клетки, у которых к нему есть рецепторы. Давая затем потомство, они образуют множество клонов, состоящих из Т-клеток или В-клеток и обладающих антигенной специфичностью.

Клетки определенных клонов лимфоцитов могут сохранять память об антигенном стимуле в течение нескольких делений. Это носит название *иммунологической памяти*, и на этом явлении основано длительное поддержание иммунитета.

Поскольку апоптоз клеток сопровождается экскрецией в межклеточные пространства деградированной ДНК и гистонов, то считают, что последние являются аутоантигенами, определяя аутоиммунные реакции.

Иногда иммунная система не способна реагировать на собственные антигены. Это называют естественной иммунологической толерантностью. Если же толерантность к собственным антигенам нарушится, то результатом будет развитие аутоиммунологических болезней. Избыточная антигенная стимуляция приводит к открытому в 1953 г. австралийским ученым П. Медавара и чешским ученым М. Гашеком явлению приобретенной иммунологической толерантности (от лат. *tolerantia* - терпение).

Как уже отмечено, антитела представляют собой белки-иммуноглобулины. Количество их в плазме крови составляет примерно 20% всех плазменных белков. Для них характерно наличие антигенсвязывающих участков, причем каждый клон В-клеток продуцирует антитела со специфическими антигенсвязывающими участками. Они принимают участие во взаимодействии антигена с антителом (рис. 121).

Основными реакциями иммунитета являются нейтрализация токсинов (антитоксинами), преципитация бактерий (преципитинами), агглютинация бактерий (агглютининами), лизис бактерий (лизинами), связывание комплемента, опсонизация (опсонинами). Эти естественные реакции иммунитета широко используют в лабораториях для диагностики многих болезней человека и домашних животных.

Иммунный ответ клеточного типа детерминируется реакциями Т-клеток, которые у позвоночных чрезвычайно важны в защите от вирусов и грибов. Различают цитотоксические Т-клетки, убивающие соматические клетки, инфицированные вирусом Т-хелперы, помогающие В-лимфоцитам в образовании антител, и Т-супрессоры, подавляющие иммунные реакции. Считают, что Т-хелперы и Т-супрессоры являются главными регуляторами иммунных ответов организмов.

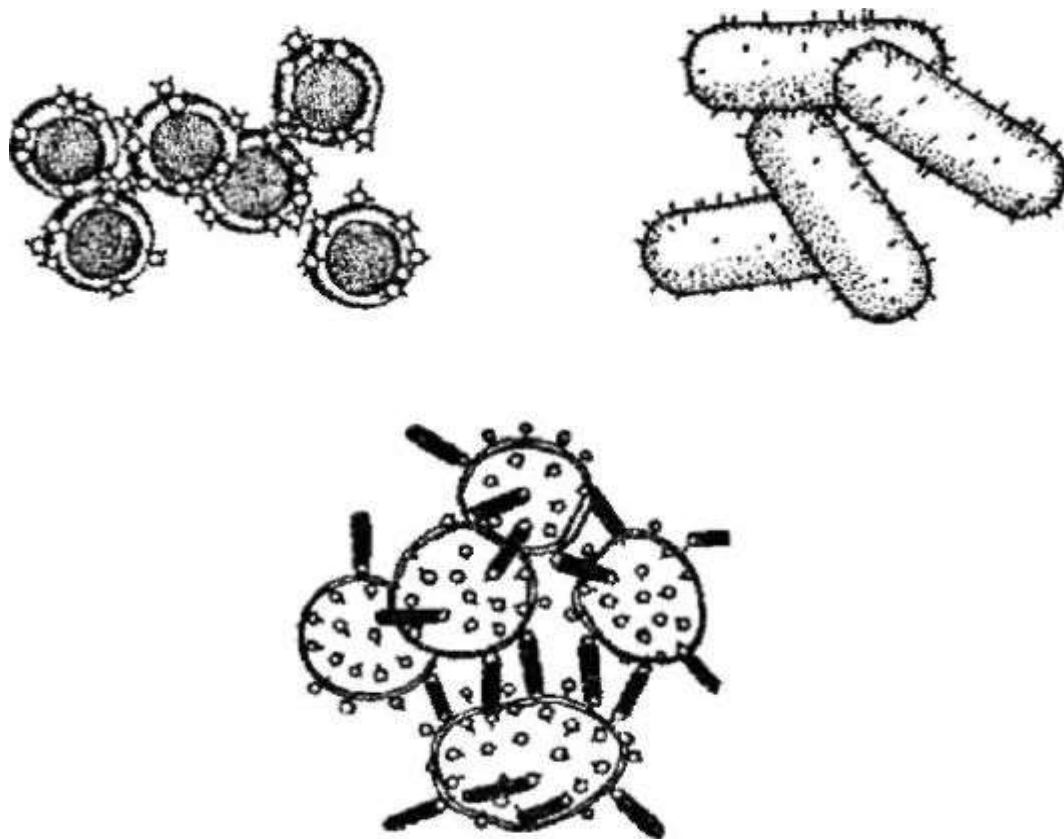


Рис. 121. Взаимодействие антиген + антитело Тканевой иммунитет у животных и человека обеспечивается кожей, слизистыми оболочками, лимфатическими узлами,

тканями мышц, мускулатуры кишечника и матки, сывороткой крови и другими жидкостями. Этот иммунитет является неспецифическим.

Часто иммунологическая реактивность организмов может изменяться. У человека и животных различают явление, называемое аллергией. Аллергия (от греч. *allos* - другой, *ergon* - действие) - это измененная реактивность организма, наступающая под влиянием микробов, токсинов, лечебных препаратов и других веществ, называемых аллергенами. Аллергенами могут служить пыль от подушек, перхоть собак, кошек, лошадей, пыль от шерсти, хлопка, пыльца растений, яйца, кофе, цитрусовые и др. Как правило, она возникает в результате повторного введения или попадания в организм того или иного аллергена.

Аллергия проявляется либо очень быстро в форме анафилаксии (судороги, выделения мочи и кала, повышение температуры), сывороточной болезни и острого ревматизма, либо в замедленной форме (лекарственная болезнь, вызванная антибиотиками и другими препаратами).

Аллергические, инфекционные и неинфекционные болезни с выраженным проявлением воспалительных реакций, а также иммунодефицитные состояния и аутоиммунные заболевания человека в настоящее время довольно широко распространены.

Иммунитет является недостаточным у животных и человека против гельминтов.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Что вы понимаете под средой организмов? Есть ли разница в понятиях «окружающая среда» и «среда обитания»?
2. Назовите абиотические факторы среды и расскажите об их значении в применении к человеку.
3. Что понимают под циркадными ритмами и какова их роль в жизни растений и животных?
4. Что собой представляет симбиоз, каковы его формы и как часто он распространен в природе?
5. Дайте определение иммунитета. В чем заключается биологическая сущность иммунитета?
6. Перечислите формы иммунитета и охарактеризуйте их.
7. Определите содержание понятий «антиген» и «антитело».
8. Что понимают под иммунологической толерантностью?
9. Что вы понимаете под аутоиммунными болезнями?
10. Что такое аллергия?
11. Что такое анафилаксия?
12. Какова «сила» иммунитета против вирусных, бактериальных и гельминтозных заболеваний человека?
13. Какая среда важнее для жизни человека?
14. Почему иммунитет не действует против гельминтов - возбудителей болезней человека?
15. Перечислите биотические факторы среды.
16. Насколько опасны создаваемые человеком факторы среды?

Глава XIV. Биосфера и человек

Биосфера (от греч. *bios* - жизнь, *sphaira* - пленка) - живая оболочка Земли. Термин впервые встречается в труде австрийского ученого Э. Зюса (1831-1914) «Лик Земли» (1875). Позднее термин «биосфера» использовали и другие исследователи, но учение о биосфере в современном понимании было сформулировано В.И. Вернадским (1863-1945) в его работе «Биосфера» (1926). По В.И. Вернадскому, геохимические процессы на Земле и формирование лика Земли связаны с живыми существами, а биосфера включает в себя собственно живую оболочку Земли (живой материал в виде живых организмов, населяющих Землю в каждый данный момент) и бывшие живые оболочки (бывший материал), границы которых определяются распределением биогенных осадочных пород.

В.И. Вернадский подразделил биосферу на тропосферу, литосферу и гидросферу. *Тропосфера* - это нижняя часть атмосферы высотой до 20 км. В ней происходят миграции и обмен биогенных газов. *Литосфера* - это твердая поверхность Земли, представленная ее верхними водопроницаемыми слоями глубиной до 2-5 км, ниже которых лежат осадочные породы, а еще ниже - переплавленные породы гранитной оболочки. *Гидросфера* - это водная часть биосферы, представленная реками, морями и океанами. Глубины водной части доходят до 10 км и более.

Считают, что со времени появления жизни на Земле живые существа перерабатывали вещество литосферы, тропосферы и гидросферы. Поэтому мощность биосферы определяется биомассой живущих одновременно на Земле организмов. Подсчитано, что биомасса живых существ составляет $2,423 \times 10^{12}$ тонн, из которых на долю сухопутных организмов приходится $2,42 \times 10^{12}$ тонн, водных - $0,003 \times 10^{12}$ тонн. Кислород в живом веществе составляет 65-70%, водород - 10%, остальные более 60 элементов - 20-25%.

Для биосферы характерна многообразная и безграничная связь между ее биотической и абиотической частями (живой и неживой материей), между растениями и животными. Живые организмы связаны между собой не только происхождением, но и отношениями между ними и неживой природой, т. е. экологически.

Жизнь и деятельность человека связана с нижними слоями тропосферы (несколько метров), верхними слоями литосферы (биогеоцено-тический покров с почвой и подпочвой, где сосредоточены корневые системы растений) и гидросферой.

14.1 ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

Элементарной единицей биосферы является экологическая система (Тенсли А., 1935), или *биогеоценоз* (Сукачев В.Н., 1944), представляющий собой совокупность живых и неживых элементов на определенной территории. Экосистемы состоят из живых организмов (биоценозов) и среды обитания - косной (атмосфера) и биокосной (почва, водоем и т. д.). Они иногда отделены одна от другой, но часто между ними имеются переходы.

Будучи элементарным структурным подразделением биосферы, экосистема в то же время является элементарной единицей биогеохимической активности, протекающей в биосфере. Примерами экосистемы являются озеро, лесной массив и т. д. От экосистем следует отличать биомы, под которыми понимают сообщества организмов, приуроченные к определенным географическим районам с их климатическими и почвенными зонами. Главнейшими биомами являются леса (хвойные, лиственные, тропические), лесостепь (саванна), степь, чапарраль, пустыня, тайга.

Экологическая система имеет энергетический вход, через который в нее поступает энергия солнечного света, и состоит из биотической и абиотической частей (рис. 122). Световая энергия, поступающая в экосистему через ввод, поддерживает порядок в этой системе, предупреждая повышение энтропии.

Биотическая (живая) часть представлена организмами-производителями, организмами-потребителями и организмами-разрушителями. Организмами-производителями являются автотрофы - крупные растения, а в водоемах еще и водные многоклеточные и одноклеточные плавучие растения (фитопланктон), живущие до глубин, куда еще проникает свет. За счет энергии, поступающей через ввод, организмы-производители синтезируют органическое вещество. Организмами-потребителями органического вещества служат гетеротрофы, среди которых различают потребителей I и II порядка. Первичными потребителями служат травоядные животные, вторичными - плотоядные, которые питаются первичными потребителями. Организмами-разрушителями служат бактерии и грибы, которые разлагают мертвую протоплазму (органические соединения) клеток организмов-производителей и организмов-потребителей вплоть до низкомолекулярных органических и неорганических соединений. Органические соединения используются самими организмами-разрушителями, тогда как неорганические - зелеными растениями.

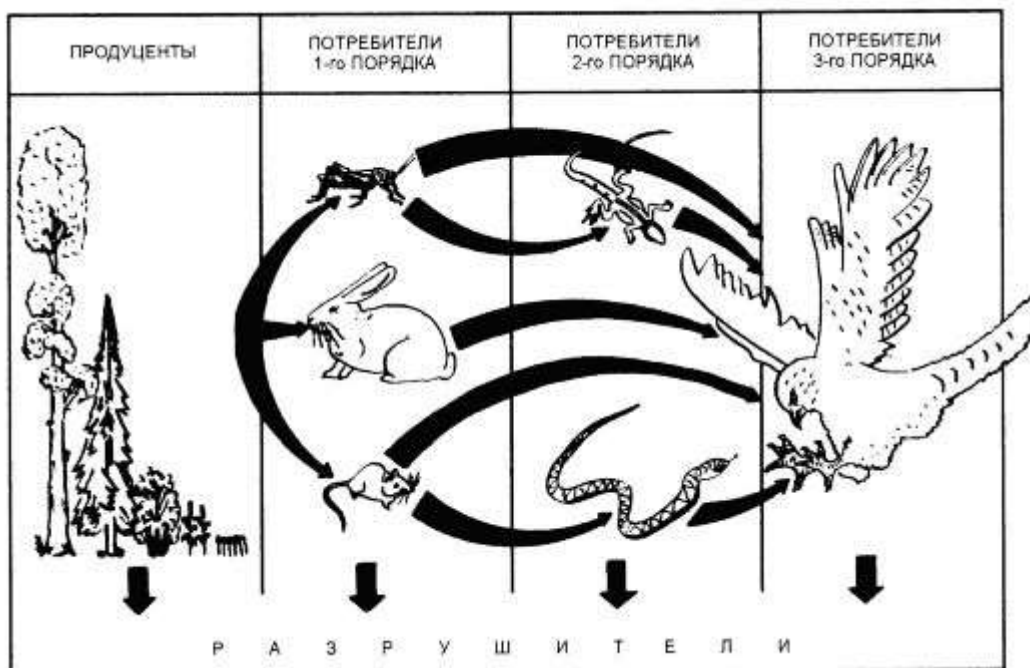


Рис. 122. Экологическая система

Неживой частью (абиотическим компонентом) экосистемы являются воздух, почва, вода, растворенные в воде кислород, двуокись углерода, неорганические соли (фосфаты и хлориды натрия, калия и кальция) и органические соединения, а также температура, свет, ветер и гравитация, которые оказывают влияние на живую часть.

Все элементы экологической системы составляют единую совокупность, и это определяется тем, что они объединены между собой цепями питания, под которыми понимают передачу заключенной в пище энергии первоначального источника (солнца) от организмов-производителей через организмы-потребители (в ряде цепей питания конечным звеном является человек) к организмам-разрушителям. Цепи питания поддерживают также постоянство экосистем. Именно благодаря цепям питания экосистемы устойчивы, чем обеспечивается экологический гомеостаз в природе, причем устойчивость экосистем имеет исторический характер.

Важнейшей особенностью цепей питания является то, что их количество в каждой экосистеме ограничено, поскольку в каждом звене каждой цепи питания происходит потеря энергии при ее передаче. В результате этого продукция вещества понижается на каждом звене цепи. Например, 10 000 кг водорослей достаточно для накопления вещества в количестве 1000 кг водных членистоногих, а 10 кг массы рыб для накопления 1 кг вещества человека. Таким образом, пищевая цепь представляется в виде пирамиды, состоящей из нескольких трофических уровней (рис. 123). У основания расположены фото-синтезирующие бактерии, которые являются пищей для организмов следующего уровня, а эти организмы служат пищей для последующего уровня и т. д.

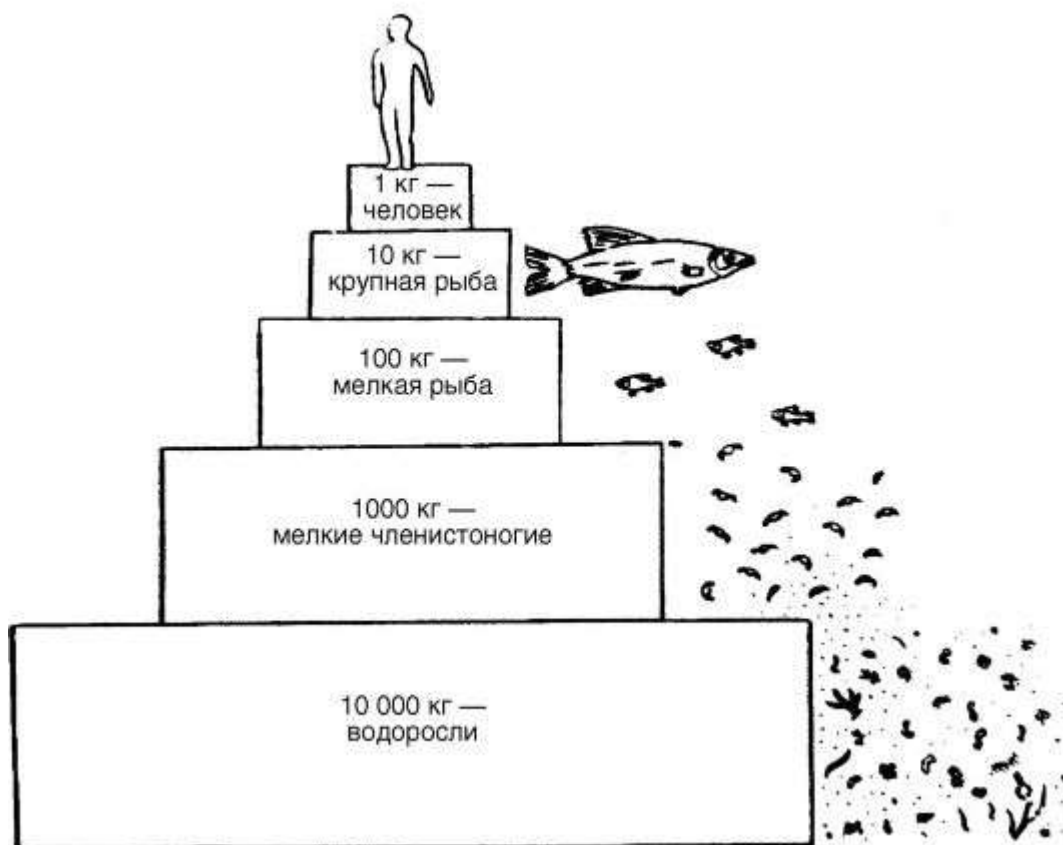


Рис. 123. Пирамида биомассы

Химические механизмы, лежащие в основе пищевых цепей, действуют в форме круговоротов (циклов) веществ. Круговорот углерода (рис. 124), входящего в состав всех органических соединений, начинается с конверсии двуокиси углерода и воды в органическое вещество (пищу). Часть этого вещества используется живыми организмами при дыхании, в результате чего двуокись углерода возвращается в атмосферу, тогда как другая часть запасается в протоплазме. После смерти организмов их протоплазма разлагается, в результате чего двуокись углерода также освобождается в атмосферу. В экологических системах, где принимает участие человек, двуокись углерода поступает в атмосферу и в результате сжигания растений в качестве топлива. Круговорот кислорода заключается в том, что атмосферный кислород используется растениями и животными при дыхании (сжигании пищи), в результате которого освобождаются энергия, вода и двуокись углерода. В дальнейшем зеленые растения используют воду и двуокись углерода в фотосинтезе, при котором освобождается кислород, после чего цикл начинается снова.

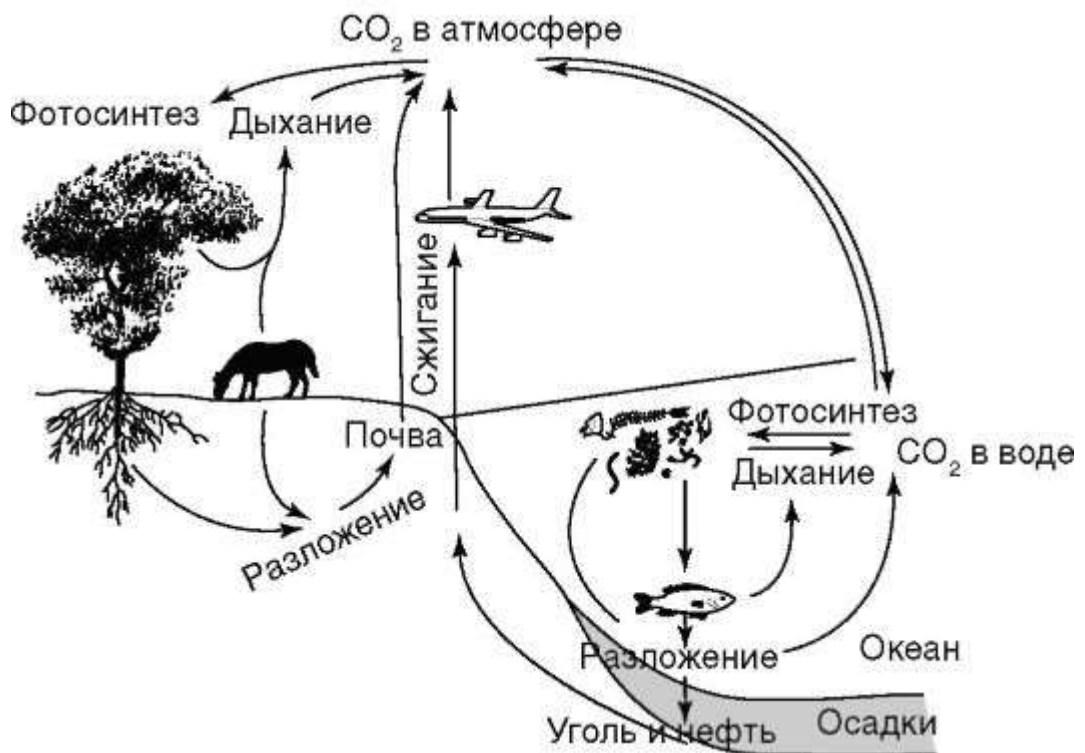


Рис. 124. Круговорот углерода Более сложным является круговорот азота (рис. 125), самым большим резервуаром которого служит атмосфера (около 80%). Поскольку большинство растений и животных не могут использовать атмосферный азот (N₂), то он конвертируется почвенными азотфиксирующими бактериями, корневой системой бобовых растений и синезелеными водорослями в нитриты (NO₂⁻), а затем в нитраты (NO₃⁻). Растения восстанавливают нитраты и синтезируют белки. Обилие азотсодержащих соединений характерно для продуктов обмена (моча, NH₂) животных и мертвых материалов органического происхождения.

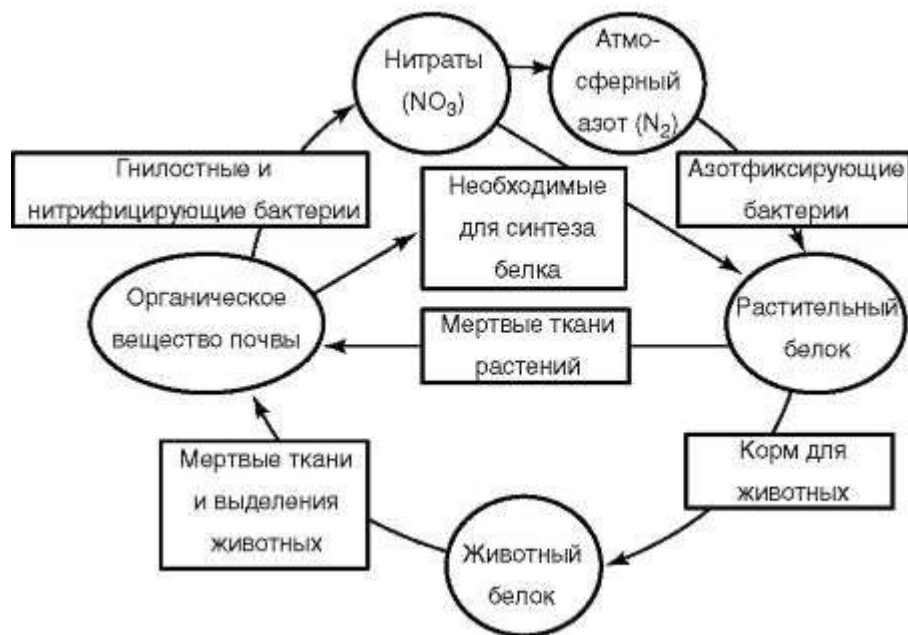
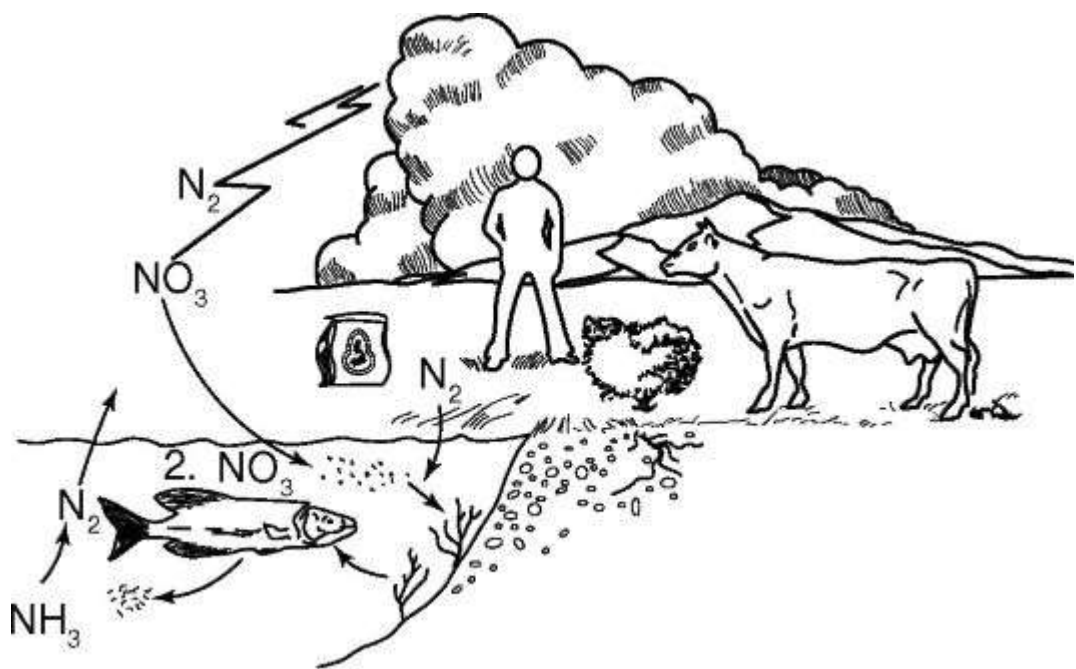


Рис. 125. Круговорот азота

Круговорот азота заключается в том, что почвенные микроорганизмы разрушают животные отходы и останки мертвых организмов, в результате чего освобождается аммоний, который конвертируется нитрифицирующими бактериями в растворимые соли нитратов, используемые в производстве белков в растениях. В результате поедания растений травоядными животными растительные белки в их организме превращаются в животные. В процессе гниения трупов растений и животных денитрифицирующие бактерии превращают нитраты в свободный азот, который уходит в атмосферу, но азотфиксирующие бактерии конвертируют атмосферный азот в органические соединения, доступные для усвоения растениями. Свободный азот конвертируется в нитраты также электрическими разрядами (молнией). Искусственное добавление азотных соединений в почву связано с использованием химических удобрений.

Наряду с устойчивостью экологических систем для них характерна так называемая экологическая сукцессия, заключающаяся в замене одних сообществ в системе другими.

Развитие экологических систем начинается с первичного сообщества, заменяемого более совершенными сообществами. В конечном итоге устанавливается постоянное сообщество, которое разрушается лишь при воздействии сильных факторов.

14.2 ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ОРГАНИЗМОВ В ЭКОСИСТЕМАХ

Компоненты биологических частей экосистем находятся в постоянном взаимодействии между собой как на внутривидовом, так и на межвидовом уровне.

Внутривидовые взаимодействия проявляются в конкуренции организмов за пищу, свет и другие жизненно важные факторы, в скрещиваниях организмов, заботе о потомстве, социальных, поведенческих и других реакциях. Напротив, межвидовые взаимодействия характеризуются усложнением биологических особенностей, лежащих в их основе, и проявляются в виде конкуренции, антибиоза и разных форм симбиоза (от греч. *symbiosis* - сожительство).

Межвидовая конкуренция, как и внутривидовая, также происходит за пищу, свет и другие факторы, сходные для организмов разных видов. Что касается антибиоза (от греч. *anti* - против, *bios* - жизнь), то он проявляется в подавлении организмами одного вида роста и развития организмов другого вида. Типичным примером этого явления служит подавление роста бактерий антибиотическими субстанциями, продуцируемыми другими микроорганизмами. В практике эти субстанции называют антибиотиками.

Различные формы симбиоза проявляются в виде мутуализма, комменсализма, хищничества и паразитизма.

14.3 ВОЗДЕЙСТВИЕ ЧЕЛОВЕКА НА БИОСФЕРУ

Начало воздействия человека на биосферу восходит к неолиту. На ранних этапах истории человечества эти воздействия были незначительными, однако в последующем они стали нарастать. Обратив на это внимание, В.И. Вернадский назвал ту часть биосферы, на которой особенно сильно сказывается деятельность человека, ноосферой. Особенно прогрессирующий характер воздействий на биосферу отмечается в новейшее время, когда деятельность человека в биосфере стала протекать во многих направлениях (рис. 126).

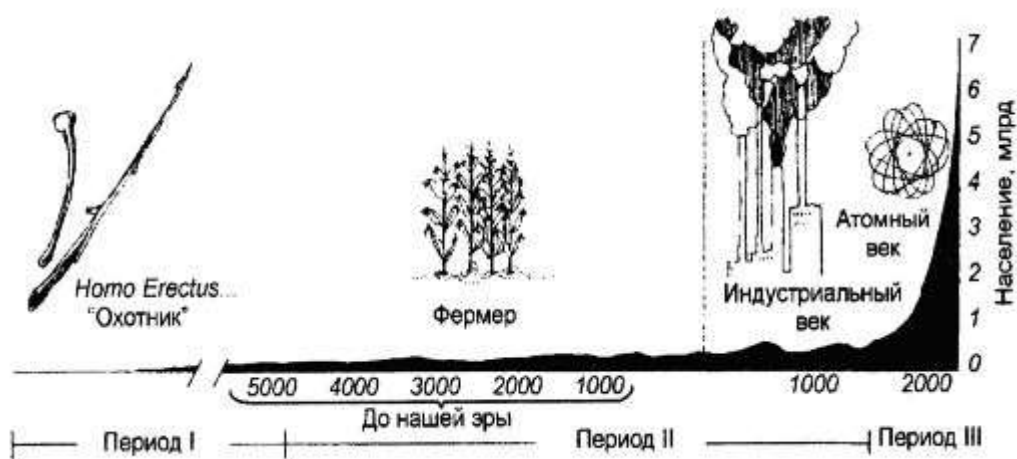


Рис. 126. Исторический рост населения мира

Одним из направлений деятельности человека в биосфере является производство энергии. Оно обеспечивается добыванием и использованием энергоносителей. В частности, с середины XIX в. началось бурное потребление угля, а позднее и нефти.

Однако при сжигании энергоносителей образуется множество загрязняющих веществ, которые широко распределяются в биосфере, пересекая границы стран и континентов. Например, ежегодно в результате сжигания жидкого и твердого топлива лишь на электростанциях, ТЭЦ и в домовых котельных в атмосферу выбрасывается около 200 млн тонн двуокиси углерода, 146 млн тонн двуокиси серы, 53 млн тонн окислов азота. В то же время в атмосфере уменьшается количество кислорода, увеличивается доля углекислого газа. Подсчитано, что за последние 100 лет концентрация углекислоты в атмосфере возросла на 12%. В результате производства энергии в атмосферу попадает также огромное количество частиц золы, которые содержат канцерогенные вещества (пирен, перилен и др.). Уже к 2000 г. более 50% энергии произведено на АЭС. Отходы этих электростанций также загрязняют атмосферу.

Следующим направлением является производство промышленных материалов, которое сопровождается не только использованием невозполнимых запасов минеральных веществ и воды, в том числе питьевой, но и образованием в огромных количествах различных отходов. Например, масса годовых промышленных отходов, включая химические соединения, в США уже в 60-е годы XX в. составляла около 18×10^8 тонн. Во всех промышленно развитых странах ежедневно в пересчете на одного человека выбрасывается более 2,5 кг домашнего, строительного, уличного и другого мусора. В мире ежегодно один человек вбрасывает в среднем по несколько десятков консервных банок и стеклянных бутылок, 10 кг бумаги.

Ежегодно в странах, имеющих химическую лабораторную базу и химическую промышленность, синтезируется около 25 000 новых химических соединений, из которых лишь 500 идет на рынок для использования в сельском хозяйстве, промышленности, медицине и других областях.

Этот гигантский синтез сопровождается выбросом в среду продуктов химии в огромных количествах. Производство различных материалов сопровождается также запылением атмосферы. Например, цементная пыль содержит окислы кальция и магния. Большое распространение получило производство аэрозолей, чистящих и моющих средств, а также химических соединений, придающих материалам водонепроницаемость и другие свойства. Их использование ведет к загрязнению среды обитания.

ДДТ был синтезирован впервые еще в 1874 г., но начиная с 1930 г. его стали использовать в качестве пестицида и препарата против малярийных комаров. Однако уже в 60-е годы XX в. было отмечено, что это повлекло за собой уменьшение численности птиц в Европе, а в 70-е годы XX в. было установлено, что он обладает «феминизирующим» воздействием на животных. В частности, под воздействием этого соединения у аллигаторов уменьшается в размерах совокупительный орган, а воздействие метаболитов этого соединения на мужчин сопровождается снижением концентрации сперматозоидов в их эякулятах, а также развитием крипторхизма. Детальное изучение механизмов действия ДДТ и других сходных химических соединений, загрязняющих окружающую среду, показало, что в организме эти соединения и продукты их распада, будучи по химической структуре непохожими на естественные эстрогены, все же действуют в качестве эстрогенов или блокаторов андрогенов. Кроме того, не вызывая структурных изменений в генах, они вызывают изменения в экспрессии генов.

ДЭС (диэтилстилбестрол) был синтезирован в 1938 г. и длительное время использовался в животноводстве для стимуляции роста крупного рогатого скота, а в медицинской практике - для предупреждения выкидышей. Однако в 70-е годы прошлого века было установлено, что у девочек, родившихся от матерей, принимавших этот препарат, развивается вагинальный рак. Кроме того, ДЭС обладает эстрогенной активностью, сопровождающейся неблагоприятными последствиями для людей.

Помимо названных химических соединений, известны и другие синтетические соединения, которые опасны не только тем, что они загрязняют окружающую среду, но и своим механизмом воздействия на человека и животных. Будучи непохожими по химической структуре на гормоны, они тем не менее мимикрируют сигнализирующие действия естественных гормонов. В результате этого такие химические соединения-загрязнители получили название средовых гормонов. Образно говоря, токсичность некоторых химических загрязнителей окружающей среды является результатом «естественного» сигнала, посланного «неестественной» молекулой.

Особого внимания заслуживает рассмотрение вопроса о химических соединениях, используемых в качестве пищевых добавок, поскольку в последние годы у многих сложилось представление о том, что применение пищевых добавок является одним из условий массового производства продуктов питания.

Пищевые добавки классифицируют на несколько групп:

1. Красители. Эти химические соединения применяют для улучшения товарного вида мяса, овощей и фруктов.

2. Консерванты, антиокислители, стабилизаторы и эмульгаторы. Эти химические соединения используют для обеспечения сохранности продуктов питания в течение длительного времени при разных условиях хранения. Ими обрабатывают продукты как животного, так и растительного происхождения.

3. Усилители вкуса и аромата. Эти химические соединения широко распространены в производстве продуктов как животного, так и растительного происхождения.

4. Активаторы пены. Эти добавки представляют собой химические соединения, препятствующие образованию пены при разливе соков, а также слеживанию сахара, соли, муки и других сыпучих продуктов питания. Хотя биологическая эффективность многих добавок неизвестна, тем не менее продукты с пищевыми добавками нельзя считать экологически чистыми.

Наконец, химический синтез сопровождается бесконтрольным выбросом в среду побочных продуктов химии в огромных количествах, часть которых обладает мутагенными (канцерогенными) свойствами. Некоторые химические соединения в обычных условиях кажутся безвредными. Однако попав в организм, гидролизуются там и превращаются в мутагены.

Традиционным направлением деятельности человека в биосфере является производство пищи. В течение первых тысячелетий своей истории человек был хищником и травоядным, а земля в начальный период земледелия могла прокормить лишь 10 млн человек. В настоящее время в мире производится такое количество белка, которого достаточно для удовлетворения потребностей населения лишь наполовину. Между тем, по данным ООН, численность населения Земли в 2000 г. составила 6 млрд человек, а еще через 10 лет превысит 7 млрд. По этой причине необходимо иметь продовольствия как минимум в два раза больше, чем сейчас. Однако производство пищи также сопровождается неблагоприятными последствиями для окружающей среды.

Одно из традиционных направлений в производстве пищи заключается в распахивании новых земель, рубке леса. Уже сейчас пахотные земли занимают 1,3 млрд га (10% поверхности Земли). Однако распахивание почвы ведет к ее эрозии. Для достижения высоких урожаев прибегают к обильному орошению и химическим удобрениям, которых в мире ежегодно в почву вносят около 60 млрд тонн. Для защиты растений в сельском хозяйстве широко используют различные пестициды, гербициды и дефолианты, которых в мире сейчас производится около 2 млн тонн ежегодно. Эти химические вещества загрязняют среду. Для консервирования и улучшения товарного вида продуктов питания также используют химические вещества, которые попадают в организм людей. К этому

следует добавить, что хозяйственная деятельность человека в природе всегда сопровождалась изменением численности видов животных и растений. Например, в период с 1600 по 1974 г. с лица Земли исчезло 63 вида и 55 подвидов млекопитающих. Продолжающееся разрушение мест обитания животных создало угрозу еще для 449 видов позвоночных. В частности, продолжающаяся чрезмерная добыча и отлов угрожают 121 виду млекопитающих, 53 видам птиц, 19 видам рыб, 47 видам рептилий.

Такое направление деятельности человека, как транспортировка людей, промышленных и сырьевых материалов, также сопровождается резкими изменениями в биосфере. Например, авиалайнер за время рейса Москва-Нью-Йорк расходует свыше 50 тонн кислорода. Транспортировка различных сырьевых материалов часто сопровождается их потерями, загрязняющими землю и водоемы. Например, в последние годы сброшено в моря и океаны около 0,2% перевозимой нефти.

Эти и другие направления деятельности человека привели к резким изменениям в биосфере, к нарушениям равновесия во многих экологических системах, что создало для человека новое физическое, химическое и биологическое окружение. Диалектика преобразующей деятельности человека заключается в том, что возникли новые противоречия между биологическими особенностями человека и созданными им в результате преобразующей деятельности факторами среды, многие из которых являются опасными для его здоровья, являясь мутагенами и канцерогенами, а также другими патогенетическими факторами.

Но еще большая угроза человечеству возникла в связи с перспективой ядерной войны. Как считали эксперты Всемирной федерации научных работников, если произойдут взрывы двух ядерных бомб мощностью около 5-10 тыс. Мт, то только в результате действия ударной волны сразу погибнут 750 млн человек, а в результате совместного действия ударной волны, светового излучения и проникающей радиации будут уничтожены около 1,1 млрд человек и еще около 1,1 млрд человек получат ранения и будут нуждаться в медпомощи. Таким образом, 30-50% мирового населения станут непосредственными жертвами войны.

Однако в случае ядерного конфликта могут быть и долговременные биологические последствия, причем не менее серьезные, чем непосредственные. Пыль и сажа, образующиеся в результате взрыва, поглотят и рассеют солнечный свет, понизят температуру. Над Северным полушарием интенсивность света может упасть до 1% нормы, а температура понизится до -40°C . Доза радиации на площади, составляющей 30% суши, повысится до 500 рад. В последующие несколько недель более чем на половине территории средних широт Северного полушария радиоактивные осадки создадут внешнюю дозу облучения, превышающую 100 рад. Радиоактивные вещества будут отлагаться в щитовидных железах, костях, желудочно-кишечном тракте, в молоке матерей. После оседания пыли частично разрушится слой озона окислом азота, образующегося при ядерном взрыве. В Южном полушарии минимальный уровень освещенности составит 10% нормы, температура поверхности Земли достигнет -18°C , а ультрафиолетовое излучение будет выше нормы на десятки процентов в течение нескольких лет. Затемнение приведет к прекращению фотосинтеза, многие растения погибнут из-за недостатка света, что вызовет нарушения в цепях питания. Снижение температуры губительно отразится на урожае зерновых, ибо, например, летом посевы пшеницы гибнут уже при -5°C , а рис и сорго не образуют семян при $+15^{\circ}\text{C}$. Кукуруза очень чувствительна к температуре ниже 10°C .

Поскольку 30% площади суши на средних широтах получит дозу проникающей радиации не менее 500 рад, то при губительной дозе для человека в 350-500 рад за 48 часов смертность составит около 1 млрд людей. Поскольку сажа и пыль будут поглощать

УФ-излучение, это приведет к повреждению иммунной системы, роговицы глаз и к катаракте у оставшихся в живых.

Воздействие низких температур, пожаров, радиации, сильных ветров будет сопровождаться разложением экосистем, размножением вредителей. Животные погибнут от голода, морозов и отсутствия воды. В результате миграции животных начнется распространение болезней. В конечном итоге сток токсических веществ и дождевой смыв радиоактивных веществ приведет к гибели животного мира. Особенно чувствительными окажутся тропические леса, ибо растения тропиков и субтропиков не имеют механизма покоя, позволяющего выдерживать им температуры даже выше нуля.

Четкие представления о последствиях ядерной войны являются мощным фактором дальнейшей активизации антивоенных движений.

14.4 ВОПРОСЫ ОХРАНЫ ПРИРОДЫ И СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Взаимоотношение общества с окружающей средой - это одна из наиболее глобальных проблем современного естествознания. Понятия «охрана природы» и «охрана среды обитания» сложны

и обширны. Охрана природы - это комплекс государственных, общественных и научных мероприятий, направленных на рациональное природопользование, восстановление и умножение естественных ресурсов. Охрана среды обитания человека - это охрана всего того, что окружает человека, что составляет экологическую систему, членом которой он является. Смысл этих мероприятий состоит в нахождении путей регулирования взаимоотношений человеческого общества и природы (живой и неживой).

Охранять природу не означает сохранять ее в нетронутым виде, ибо человек и дальше будет эксплуатировать природу, причем еще больше. Речь идет об охране, которая обеспечит установление равновесия между использованием и восстановлением, непрерывное поддержание мощности биосферы. Главные задачи природоохранительных мероприятий заключаются в том, чтобы не нарушать количественные и качественные характеристики круговорота веществ или трансформации энергии, т. е. не изменять биопродуктивность биосферы. Напротив, необходимо разработать систему мероприятий, направленных на интенсификацию биологических круговоротов в естественных и искусственных экосистемах, т. е. на резкое повышение производительности Земли. Наконец, нельзя создавать ареалы вредных животных, наполнять среду радиационными и химическими загрязнениями.

Политическая неделимость биосферы обуславливает необходимость решения многих проблем охраны природы и использования ее ресурсов, а также охраны среды обитания человека как в национальных, так и международных масштабах.

Будучи составным компонентом биосферы, человек адаптировался к своему окружению, но не биологически, а социально с помощью технических и культурных средств. Однако как живое существо человек открыт для действия загрязнителей среды обитания. Поддерживать гигиену среды обитания это значит поддерживать экологическое равновесие между человеком и его окружением в целях обеспечения благополучия человека, его здоровья. Поэтому в наше время возникли вопросы не только определения ущерба, уже причиненного генофонду человека, но и выявления путей защиты наследственного материала человека от факторов, порождаемых его деятельностью в биосфере. Решение этих вопросов идет по нескольким направлениям, главные из которых заключаются в создании чувствительных тест-систем для оценки мутагенной активности загрязнителей окружающей среды и в поисках подходов к эффективному слежению за генетическими процессами в популяциях человека (разработка основ генетического мониторинга популяций). Смысл и необходимость этих работ заключается в интегральном

анализе динамики генетического груза, т. е. в изучении и оценке частоты мутаций генов и хромосом, индуцированных загрязнителями по отношению к мутациям, исторически накопленным в процессе эволюции, эволюционно сложившимся системам сбалансированного генетического полиморфизма.

В настоящее время для регистрации изменений в генетической структуре популяций существует несколько подходов. Один из них связан с учетом популяционных характеристик. В качестве показателя оценки генетического груза у человека используют медико-статистические показатели (частота спонтанных аборт, частота мертворождений, вес детей при рождении, вероятность выживания, соотношение полов, частота заболеваний врожденных и приобретенных, показатели роста и развития детей). Другой подход связан с учетом «сторожевых» фенотипов, т. е. с определением фенотипов, возникающих благодаря определенным мутациям, унаследованным доминантно. В отобранной популяции ведется слежение за динамикой частоты отобранных фенотипов среди новорожденных, например за динамикой частоты вывиха тазобедренного сустава. Еще один подход обусловлен использованием электрофореза белков сыворотки крови и эритроцитов для выявления мутантных белков на основе их подвижности в электрическом поле. Причиной изменения заряда белковой молекулы может быть замена или вставка одной или нескольких пар оснований в гене. Наконец, используют подход, связанный с цитогенетическим исследованием спонтанно абортированных эмбрионов, мертворожденных, живорожденных и детей с врожденными пороками.

Во многих странах имеются национальные программы охраны природы и окружающей среды, которые основаны на учете специфики местных условий. Однако какие бы меры не принимались в отдельных странах, они не могут обеспечить решение всего комплекса вопросов, связанных с загрязнением атмосферы, открытых морей, Мирового океана. Загрязнение среды обитания человека влечет за собой глобальные последствия, поэтому огромное значение имеет международное сотрудничество в этой области. Политическая неделимость биосферы вызывает необходимость международного сотрудничества.

Первый крупный опыт международного сотрудничества в изучении биосферы - это Международная биологическая программа, которая была учреждена Международным союзом биологических наук и действовала с 1964 по 1972 г. В разработке темы «Комплексное глобальное изучение основ биологической продуктивности и благосостояния человечества» принимало участие около 60 стран. По решению Генеральной конференции ЮНЕСКО была основана международная межправительственная программа «Человек и биосфера», являющаяся долгосрочной программой научных исследований, в осуществлении которой принимает участие 80 стран. Цель программы - разработка научных основ рационального использования и сохранения природных ресурсов, систематические наблюдения за изменениями, происходящими в биосфере, разработка мер по совершенствованию взаимоотношений человека и окружающей его среды, прогнозирование последствий хозяйственной деятельности человека для различных экологических систем, содействие образованию по проблемам окружающей среды, обмен научной информацией по изучаемым вопросам. Она состоит из ряда проектов, которые касаются изучения лесных экосистем, влияния человеческой деятельности на ресурсы рек, озер, болот, дельт, прибрежных районов.

В рамках программы развиваются исследования по изучению экологии человека, включая изучение социальной и физической адаптации к разным условиям, а также болезней, связанных с изменениями среды. Кроме того, проводятся исследования по изучению генетики популяций человека, животных и растений в связи с неблагоприятными воздействиями на окружающую среду. Огромное значение имеет двустороннее соглашение по охране окружающей среды между Россией и США, а также с другими странами.

5 июня - Всемирный день охраны окружающей среды. ВОЗ приняла Глобальную стратегию по улучшению здоровья для всех. В соответствии с этой стратегией неизменным условием для выполнения поставленных задач является сохранение и укрепление мира на Земле. В наше время речь идет о сохранении жизни на Земле.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Сформулируйте определение биосферы и назовите ее подразделения.
2. Что является элементарной единицей биосферы?
3. Что представляет собой экологическая система?
4. Объясните взаимоотношения между производителями, потребителями и разрушителями в экосистемах.
5. Чем обеспечивается постоянство в поддержании экосистемы?
6. Что такое пищевая цепь? Как много этих цепей в экосистемах?
7. Объясните связь между энергией, порядком и энтропией.
8. Расскажите о потоке энергии через пищевую цепь.
9. Что такое экологическая пирамида?
10. Объясните значение первого и второго законов термодинамики для мира живых существ.
11. Назовите основные формы внутривидовых отношений организмов.
12. Перечислите основные формы межвидовых отношений организмов, покажите медицинские аспекты этих отношений.
13. Что такое паразитизм и в чем заключается его отличие от хищничества?
14. Перечислите основные направления деятельности человека в природе и неблагоприятные последствия этой деятельности.
15. Есть ли разница между понятиями «окружающая среда» и «среда обитания»?
16. Каковы основные биологические последствия ядерной войны?
17. Как решаются вопросы охраны природы в России?
18. Назовите медицинские аспекты охраны природы.
19. Почему важны международные усилия в охране окружающей среды?

Глава XV. Генетическая инженерия

Современная биология коренным образом отличается от традиционной биологии не только большей глубиной разработки познавательных идей, но и более тесной связью с жизнью общества, с практикой. Можно сказать, что в наше время биология стала средством преобразования живого мира с целью удовлетворения материальных потребностей общества. Это заключение иллюстрируется прежде всего тесной связью биологии с биотехнологией, которая стала важнейшей областью материального производства, равноправным партнером механической и химической технологий, созданных человеком, а также с медициной.

С момента своего возникновения биология и биотехнология всегда развивались совместно, причем с самого начала биология была научной основой биотехнологии. Однако длительное время недостаток собственных данных не позволял биологии

оказывать очень большое влияние на биотехнологию. Положение резко изменилось с созданием во второй половине XX в. методологии генетической инженерии, под которой понимают генетическое манипулирование с целью конструкции новых и реконструкции существующих генотипов. Являясь по своей природе методическим достижением, генетическая инженерия не привела к ломке сложившихся представлений о биологических явлениях, не затронула основных положений биологии подобно тому, как радиоастрономия не поколебала основных положений астрофизики, установление «механического эквивалента тепла» не привело к изменению законов теплопроводности, а доказательство атомистической теории вещества не изменило соотношений термодинамики, гидродинамики и теории упругости (Баев А.А.).

Тем не менее генетическая инженерия открыла новую эру в биологии по той причине, что появились новые возможности для проникновения в глубь биологических явлений с целью дальнейшей характеристики форм существования живой материи, более эффективного изучения структуры и функции генов на молекулярном уровне, понимания тонких механизмов работы генетического аппарата. Успехи генетической инженерии означают переворот в современном естествознании. Они определяют критерии ценности современных представлений о структурно-функциональных особенностях молекулярного и клеточного уровней живой материи. Современные данные о живом имеют гигантское познавательное значение, ибо обеспечивают понимание одной из важнейших сторон органического мира и тем самым вносят неоценимый вклад в создание научной картины мира. Таким образом, резко расширив свою познавательную базу, биология через генетическую инженерию оказала также ведущее влияние на подъем биотехнологии.

Генетическая инженерия создает заделы на пути познания способов и путей «конструирования» новых или улучшения существующих организмов, придавая им большую хозяйственную ценность и способность резкого увеличения продуктивности биотехнологических процессов. Однако генетическая инженерия создала новые горизонты и для медицины по линии диагностики и лечения многих болезней, как ненаследственных, так и наследственных. Она открыла новые пути в поисках новых лекарств и материалов, используемых в медицине. Генетическая инженерия и биотехнология стимулировали разработку методов бионанотехнологии.

В рамках генетической инженерии различают *генную* и *клеточную* инженерию. Под генной инженерией понимают манипуляции с целью создания рекомбинантных молекул ДНК. Часто эту методологию называют молекулярным клонированием, клонированием генов, технологией рекомбинантных ДНК или просто генетическими манипуляциями. Важно подчеркнуть, что объектом генной инженерии являются молекулы ДНК, отдельные гены. Напротив, под клеточной инженерией понимают генетические манипуляции с изолированными отдельными клетками или группами клеток растений и животных.

15.1 ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ И ЕЕ ИНСТРУМЕНТЫ

Генную инженерию составляет совокупность различных экспериментальных приемов (методик), обеспечивающих конструкцию (реконструкцию), клонирование молекул ДНК и генов с заданными целями.

Методы генной инженерии используют в определенной последовательности (рис. 127), причем различают несколько стадий в выполнении типичного генно-инженерного эксперимента, направленного на клонирование какого-либо гена, а именно:

1. Выделение плазмидий ДНК из клеток интересующего организма (исходного) и выделение ДНК-вектора.

2. Разрезание (рестрикция) ДНК исходного организма на фрагменты, содержащие интересующие гены, с помощью одного из ферментов-рестриктаз и выделение этих генов из рестрикционной смеси. Одновременно разрезают (рестрицируют) векторную ДНК, превращая ее из кольцевой структуры в линейную.

3. Смыкание интересующего сегмента ДНК (гена) с ДНК вектора с целью получения гибридных молекул ДНК.

4. Введение рекомбинантных молекул ДНК путем трансформации в какой-либо другой организм, например в *E. coli* или соматические клетки.

5. Высев бактерий, в которые вводили гибридные молекулы ДНК, на питательные среды, позволяющие рост только клеток, содержащих гибридные молекулы ДНК.

6. Идентификация колоний, состоящих из бактерий, содержащих гибридные молекулы ДНК.

7. Выделение клонированной ДНК (клонированных генов) и ее характеристика, включая секвенирование азотистых оснований в клонированном фрагменте ДНК.

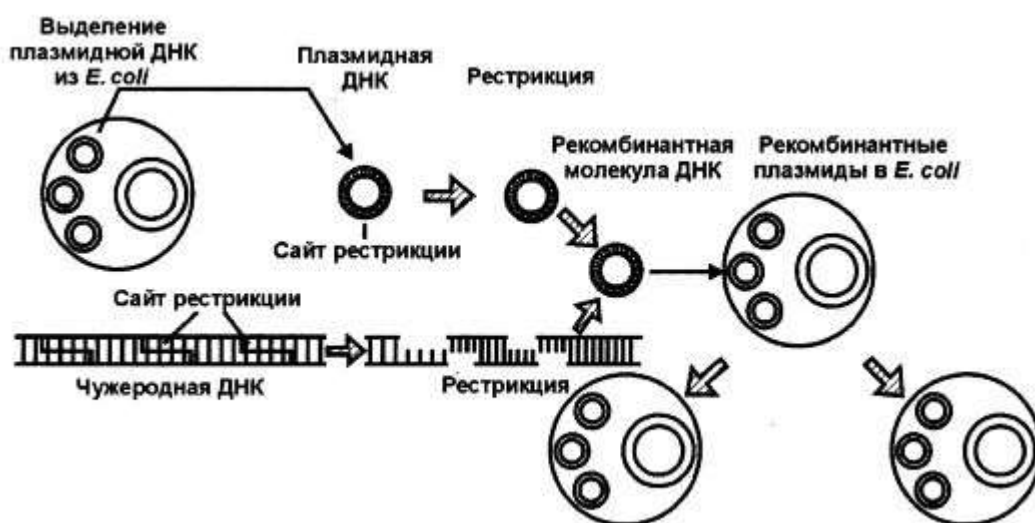


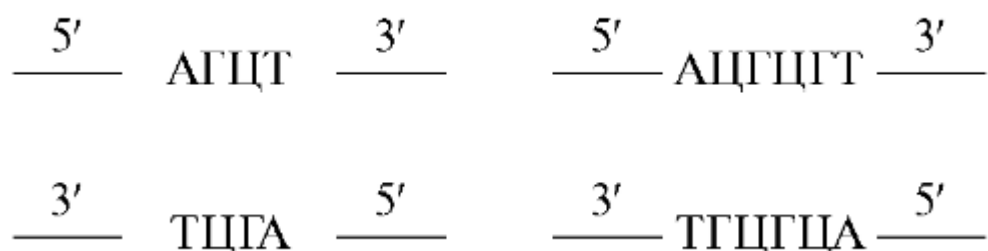
Рис. 127. Последовательные стадии генно-инженерного эксперимента

В ходе эволюции бактерии развили способность синтезировать так называемые рестрицирующие ферменты (эндонуклеазы), которые стали частью клеточной (бактериальной) системы рестрикции-модификации. У бактерий системы рестрикции-модификации являются внутриклеточной иммунной системой защиты от чужеродной ДНК. В отличие от высших организмов, у которых распознавание и разрушение вирусов, бактерий и других патогенов происходит внеклеточно, у бактерий защита от чужеродной ДНК (ДНК растений и животных, в организме которых они обитают) происходит внутриклеточно, т. е. тогда, когда чужеродная ДНК проникает в цитоплазму бактерий. С целью защиты бактерии в ходе эволюции развили также способность «метить» собственную ДНК метилирующими основаниями на определенных последовательностях. По этой же причине чужеродная ДНК из-за отсутствия в ней метильных групп на тех же последовательностях плавится (разрезается) на фрагменты разными бактериальными рестриктазами, а затем деградируется бактериальными экзонуклеазами до нуклеотидов. Можно сказать, что таким образом бактерии защищают себя от ДНК растений и животных, в организме которых они обитают временно (как патогены) или постоянно (как сапрофиты).

Рестриктазы впервые были выделены из *E. coli* в 1968 г. Оказалось, что они способны разрезать (плавить) молекулы ДНК на разных сайтах (местах) рестрикции. Эти ферменты получили название эндо-нуклеаз класса I. Затем у бактерий были обнаружены

эндонуклеазы класса II, которые распознают в чужеродной ДНК сайты рестрикции специфически и на этих сайтах тоже осуществляют рестрикцию. Именно ферменты этого класса стали использовать в генной инженерии. Тогда же были открыты ферменты класса III, которые плавят ДНК рядом с сайтами распознавания, но эти ферменты не имеют значения в генной инженерии.

Действие системы рестрикции-модификации «рационализуется» так называемыми палиндромными (распознающими) последовательностями азотистых оснований, которые являются сайтами рестрикции ДНК. Палиндромные последовательности - это последовательности оснований, которые одинаково читаются вперед и назад, как, например, последовательность букв *радар*. Поскольку цепи ДНК обладают антипараллельным направлением, то считают, что последовательность является палиндромной, если она идентична, когда читается в направлении от 5' - к 3'-концу на верхней и на нижней цепи от 3' - к 5'-концу, а именно:

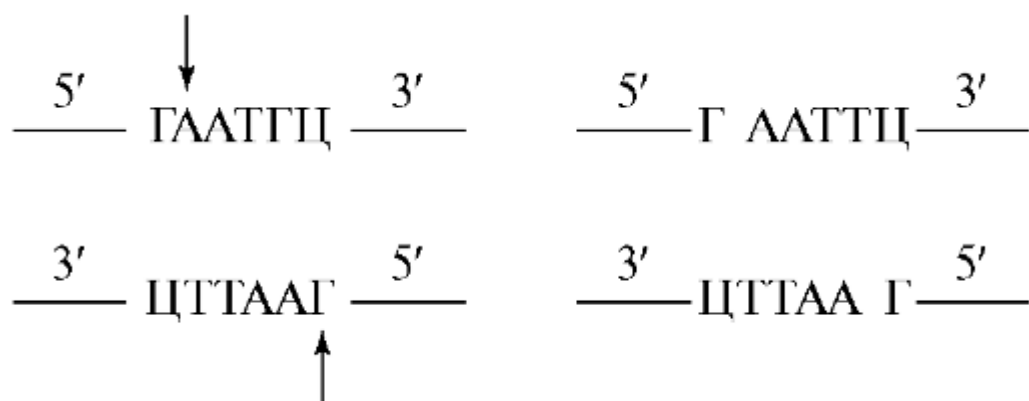


Палиндромы могут быть любых размеров, но большинство тех палиндромов, которые используют в качестве сайтов узнавания рестриктазами, состоят из 4, 5, 6 и реже 8 оснований.

Рестриктазы - это абсолютно необходимый инструмент в генной инженерии для вырезания интересующих фрагментов (генов) из больших молекул ДНК. Поскольку известно более 100 ферментов рестрикции, то это позволяет выбор рестриктаз и селективное вырезание фрагментов из исходной ДНК.

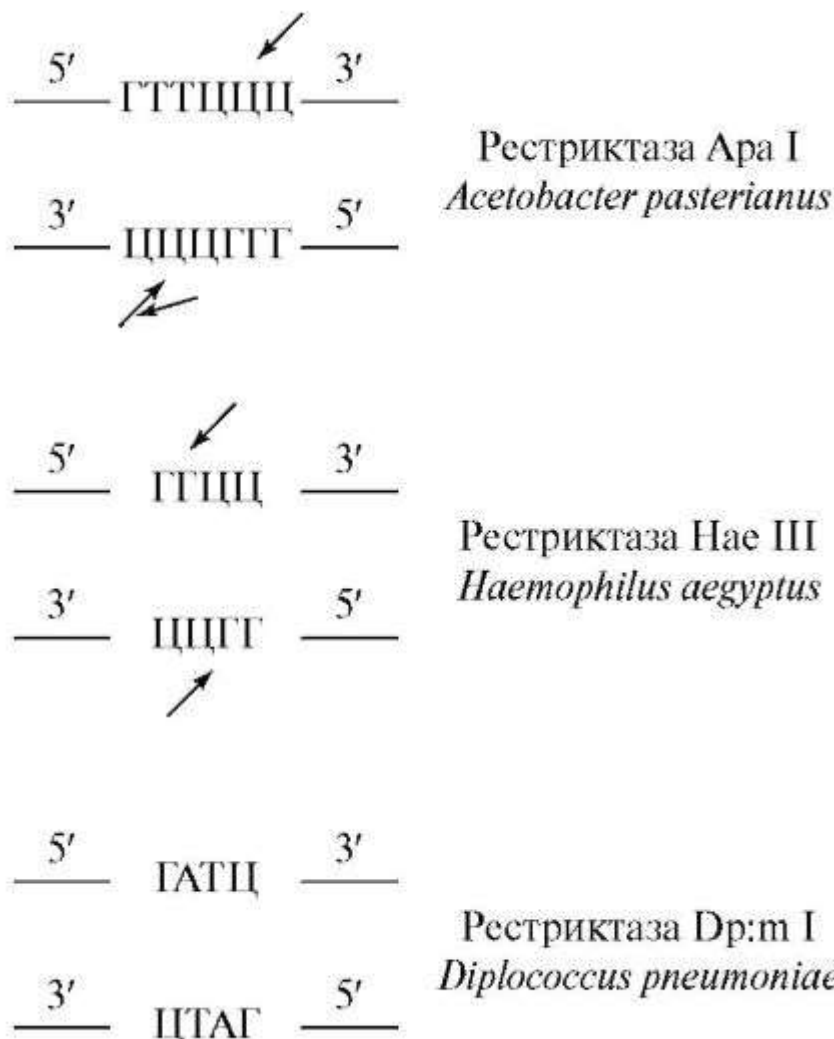
Замечательной особенностью рестриктаз является то, что они продуцируют разрезы молекул на несколько фрагментов (рестриктов) ДНК уступами, в результате чего в образующихся концах одна цепь длиннее другой, образуя своеобразный хвост. Такие концы (хвосты) получили название «липких» концов, так как они способны к самокомплементарности.

Рассмотрим результаты рестрикции на примере одной из наиболее известных рестриктаз *Eco RI* из системы рестрикция-модификация *E. coli*. Вместо того чтобы плавить ДНК в центре палиндромной последовательности узнавания, этот фермент плавит ДНК за пределами центра и продуцирует 4 самокомплементарных («липких») конца, состоящих из разного количества нуклеотидов, а именно:



Эти «липкие» концы в генно-инженерных опытах полезны по той причине, что они могут быть воссоединены комплементарно при низких температурах, что позволяет эффективное смыкание ДНК-фрагментов.

Сайты распознавания и сайты плавления в случае других рест-риктаз имеют другое содержание, а именно:



Вслед за рестрикцией ДНК из рестрикционной смеси выделяют рестрикционные ДНК-фрагменты (ДНК-рестрикты), которые необходимы затем для объединения с вектором. Для выделения ДНК-рестриктов прибегают к электрофорезу, поскольку с помощью этого метода рестрицированную ДНК очень легко фракционировать благодаря размерам фрагментов-рестриктов и константным отношениям электрической заряд-масса. Фрагменты в электрическом поле мигрируют в ходе электрофореза при частоте, зависящей от их размеров (массы). Чем больше (длиннее) фрагмент, тем медленнее он мигрирует в электрическом поле. Материалом, в котором проводят электрофорез, являются незаряжающиеся агароза или полиакриламид. Для опознавания фрагментов используют этидий бромид, который красит фрагменты, что ведет к их более легкому обнаружению.

Результативность электрофореза очень высока, поскольку с его помощью могут быть разделены фрагменты, размеры которых составляют от 2 до 50 000 оснований.

После электрофореза фрагменты из агарозы выделяют с помощью разных методов. На основании результатов сравнения размеров

рестриктов одной и той же ДНК, полученных с помощью разных рестриктаз, строят рестрикционные карты, на которых показывают сайты рестрикции каждой из использованных рестриктаз. В практическом плане рестрикционные карты позволяют определять не только размеры рестриктов, но и выяснять расположение в молекулах ДНК локусов тех или иных генов.

Поскольку у высших организмов в ходе транскрипции синтезируется гетерогенная ДНК, корректируемая процессингом, то в генной инженерии обычно используют комплементарную ДНК (кДНК), которую получают при использовании в качестве матрицы мРНК, на которой обратная транскриптаза синтезирует одноцепочечную ДНК (кДНК), являющуюся копией мРНК. В последующем эти одно-цепочечные ДНК превращают в двухцепочечные ДНК. Считают, что кДНК содержит непрерывные нуклеотидные последовательности (транскрибируемые и транслируемые). Именно кДНК используют для рестрикции.

Выделенные после электрофореза из агарозных гелей фрагменты ДНК (рестрикты) можно предварительно подвергнуть секвенированию, т. е. определить в них нуклеотидную последовательность. Для этого служат химический и ферментативный методы секвенирования. Химический метод основан на получении меченных радиоактивным фосфором (^{32}P) фрагментов и удалении из этих фрагментов одного из оснований с последующим учетом результатов радиоавтографии гелей, содержащих эти фрагменты. Ферментативный метод основан на том, что в конец анализируемого фрагмента вводят нуклеотид, используемый затем в синтезе разных фрагментов *in vitro*, анализируемых на нуклеотидную последовательность электрофоретически. Для изучения специфических последовательностей нуклеотидов в молекуле ДНК используют также гибридизацию ДНК-ДНК, РНК-РНК, ДНК-РНК, Нозерни Саузерен-блоттинги.

Генетические векторы. Сегмент ДНК (ген), который предназначен для молекулярного клонирования, должен обладать способностью к репликации при переносе его в бактериальную клетку, т. е. быть репликоном. Однако он такой способностью не обладает. Поэтому, чтобы обеспечить перенос и обнаружение клонируемых генов в клетках, их объединяют с так называемыми генетическими векторами. Последние должны обладать как минимум двумя свойствами. Во-первых, векторы должны быть способны к репликации в клетках, причем в нескольких концах. Во-вторых, они должны обеспечивать возможность селекции клеток, содержащих вектор, т. е. обладать маркером, на который можно вести контрselection клеток, содержащих вектор вместе с клонируемым геном (рекомбинантные молекулы ДНК). Таким требованиям отвечают плазмиды и фаги. Плазмиды являются хорошими векторами по той причине, что они являются репликонами и могут содержать гены резистентности к какому-либо антибиотику, что позволяет вести селекцию бактерий на устойчивость к этому антибиотику и, следовательно, легкое обнаружение рекомбинантных молекул ДНК (рис. 128).

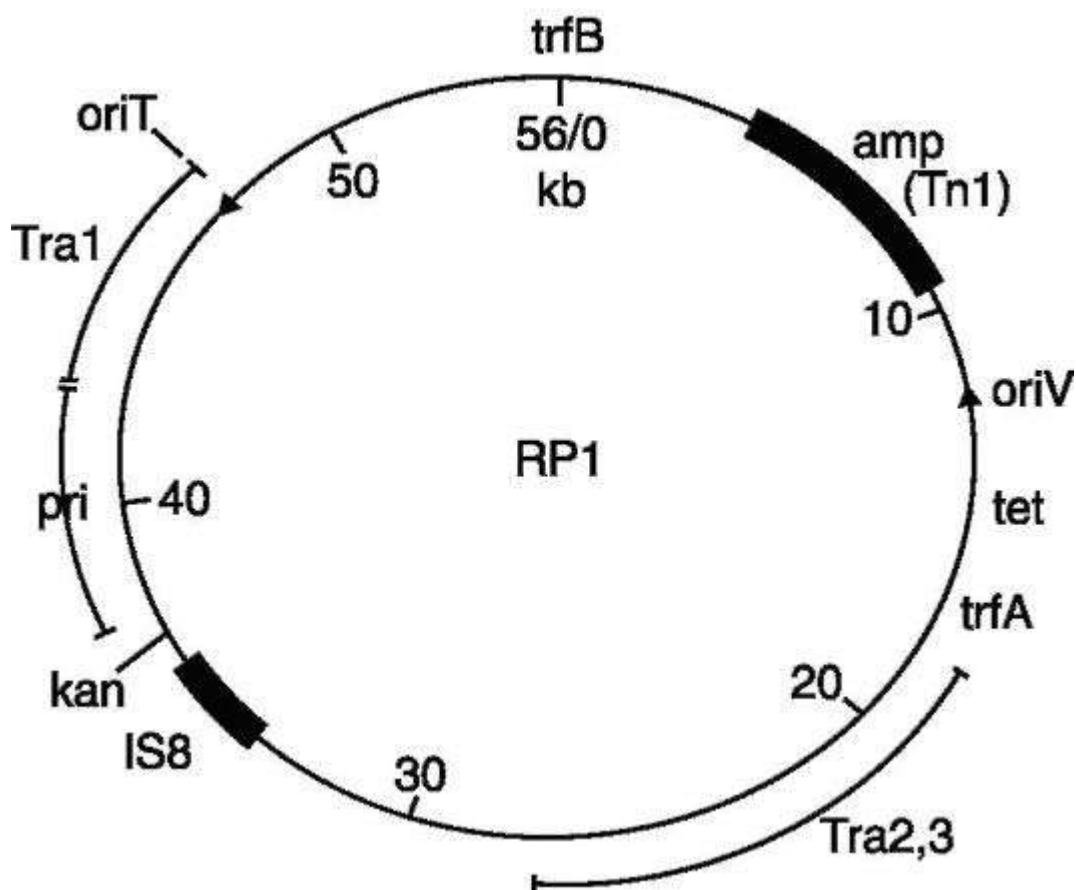


Рис. 128. Вектор pBR1

Поскольку не существует природных плазмидных векторов, то все известные к настоящему времени плазмидные векторы были сконструированы искусственно. Исходным материалом для создания ряда генетических векторов послужили R-плазмиды, в которых с помощью рестриктаз удаляли излишние последовательности ДНК, в том числе те, на которых располагались множественные сайты рестрикции. Это удаление определялось тем, что плазмидный вектор должен обладать только одним сайтом узнавания для одной рестриктазы, причем этот сайт должен лежать в функционально несущественном районе плазмидного генома. Например, плазмидный вектор pBR 322, который имеет гены резистентности к ампициллину и тетрациклину, что делает его очень удобным для селекции бактерий, содержащих клонируемый сегмент ДНК, обладает одиночными сайтами рестрикции для более 20 ферментов-рестриктаз, включая такие известные рестриктазы, как Eco RI, Hind III, Pst I, Pva II и Sal I.

Фаговые векторы тоже обладают рядом преимуществ. Они могут включать в себя более крупные (более длинные) клонируемые фрагменты ДНК по сравнению с плазмидными векторами. Далее, перенос фагами клонируемого фрагмента в клетки в результате инфицирования ими последних является более эффективным, чем трансформация ДНК. Наконец, фаговые векторы позволяют более эффективный скрининг (распознавание) на поверхности агара колоний, содержащих клетки, несущие клонируемый ген. Многие фаговые векторы сконструированы на базе фага лямбда.

Кроме фаговых используют и другие вирусные векторы, сконструированные на базе вируса герпеса, а также векторы, сконструированные на базе дрожжевой ДНК.

Если клонирование генов проводят, используя клетки млекопитающих или растений, то требования к векторам те же, что и в случае клонирования в бактериальных клетках.

Конструирование рекомбинантных молекул ДНК. Непосредственное конструирование рекомбинантных молекул ДНК следует после того, как получены рестрикты исследуемой ДНК и векторной ДНК. Оно заключается в смыкании сегментов-рестриктов исследуемой ДНК с рестриктом векторной ДНК, которая в результате рестрикции превращается из кольцевой в линейную ДНК.

Чтобы сомкнуть фрагменты исследуемой ДНК с ДНК вектора, используют ДНК-лигазу (рис. 129). Лигирование будет успешным, если смыкаемые структуры обладают 3'-гидроксильной и 5'-фос-фатной группами и если эти группы расположены соответствующим образом относительно одна другой. Фрагменты объединяются через их «липкие» концы в результате самокомплементарности. При высоких концентрациях фрагментов последние время от времени становятся в правильное положение (напротив друг друга). Многие рестриктазы, такие как Eco RI, продуцируют «липкие» концы, состоящие из четырех оснований. Процесс лигирования «липких» концов, состоящих из четырех оснований, происходит при пониженной температуре (до 12 °С).

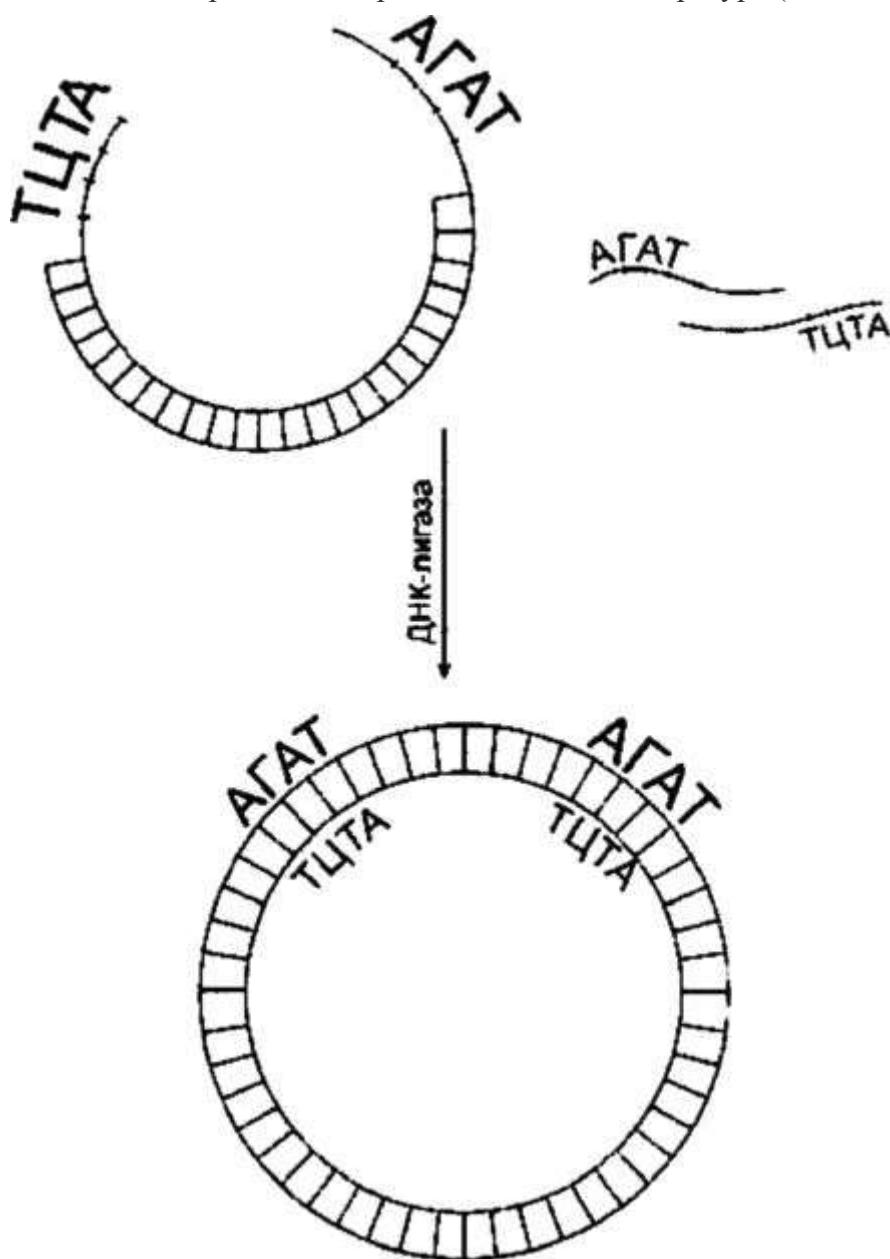


Рис. 129. ДНК-лигирование

Если при рестрикции образуются фрагменты без «липких» концов, то их «насильственно» конвертируют в молекулы с «липкими» концами, используя фермент

трансферазу. Этот фермент добавляет нуклеотиды к 3'-концу ДНК. На одном фрагменте может быть добавлен поли-А-хвост, на другом - поли-Т-хвост. Для генерации любых желаемых концов ДНК используют также полимеразную цепную реакцию (ПЦР). Принцип ПЦР основан на денатурации выделенной из клеток ДНК и «отжиге» ее с добавлением к ренатурирующимся цепям ДНК-олигонуклеотидов, состоящих из 15-20 нуклеотидов каждый. Эти олигонуклеотиды должны быть комплементарны последовательностям в цепях, разделенных расстояниями в 50-2000 нуклеотидов. Будучи «затравкой» для синтеза ДНК *in vitro*, они позволяют ДНК-полимеразе копировать те участки, которые находятся между «затравками». Это копирование дает большое количество копий изучаемого фрагмента ДНК.

Введение рекомбинантных молекул ДНК в клетки. После смыкания интересующего фрагмента ДНК (гена) с генетическим вектором с помощью ДНК-лигазы образованные рекомбинантные молекулы вводят в клетки с целью добиться их репликации (за счет генетического вектора) и увеличения количества копий. Наиболее популярным способом введения в клетки рекомбинантных молекул ДНК, в которых вектором служит плазида, является трансформация *E. coli*. С этой целью бактериальные клетки предварительно обрабатывают кальцием или рубидием (ионами), для того чтобы они стали «компетентными» в восприятии рекомбинантной ДНК. Чтобы повысить частоту проникновения ДНК в клетки, используют метод электропорации, заключающийся в кратком экспонировании клеток в интенсивном электрическом поле. Эта обработка создает полости в мембранах клеток, что способствует лучшему восприятию клетками ДНК. После введения рекомбинантных молекул ДНК в бактерии последние высевают на МПА (мясо-пептонный агар), обогащенный антибиотиками для селекции желаемых клеток, т. е. клеток, содержащих рекомбинантные молекулы ДНК. Частота трансформации является невысокой. Обычно один трансформант возникает на 10^5 высевных клеток. Если же вектор является фаговым, то прибегают к трансфекции клеток (бактерий или дрожжей) фагом. Что касается соматических клеток животных, то их трансфекцию осуществляют ДНК в присутствии химических веществ, облегчающих прохождение ДНК через плазматические мембраны. Возможны также прямые микроинъекции ДНК в овоциты, в культивируемые соматические клетки и в эмбрионы млекопитающих.

Важнейшим моментом, связанным с молекулярным клонированием, является поиск способа, позволяющего установить, действительно ли клонируемый фрагмент вошел в вектор и вместе с вектором, образовав рекомбинантную молекулу ДНК, вошел в клетки. Если речь идет о бактериальных клетках, то один из способов основан на учете инсерционной инактивации плазмидного (векторного) гена резистентности. Например, в плазмидном векторе pBR 322, детерминирующем резистентность к ампициллину и тетрациклину, единственный сайт для рестриктазы Pst I находится в локусе, занимаемом геном резистентности к ампициллину. Pst I-плавление на этом сайте генерирует «липкие» концы, позволяющие лигирование клонируемого фрагмента с векторной ДНК. Однако при этом плазмидный (векторный) ген ампициллинрезистентности инактивируется, тогда как ген тетрациклинрезистентности на векторе остается интактным. Именно ген тетрациклинрезистентности и используется для селекции клеток, трансформируемых рекомбинантными молекулами ДНК. Это позволяет убедиться, что клетки выросших колоний на среде с тетрациклином действительно содержат рекомбинантные молекулы ДНК, их проверяют с помощью так называемого «спот-теста» на паре чашек с плотной средой, одна из которых содержит ампициллин, тогда как другая лишена этого антибиотика. Клонированные ДНК находятся лишь в трансформантах, резистентных к тетрациклину. Что касается трансформантов, резистентных одновременно к ампициллину и тетрациклину (ArTc), то они содержат плазмидные (векторные) молекулы, которые

спонтанно приобрели кольцевую форму без включения в них чужеродной (клонированной) ДНК.

Другой способ обнаружения инсерции чужеродных (клонированных) фрагментов в плазмидный вектор основан на использовании вектора, содержащего ген β -галактозидазы. Инсерция чужеродной ДНК в этот ген неизбежно инактивирует синтез β -галактозидазы, что может быть обнаружено посевом трансформированных клеток на среду, которая содержит субстраты β -галактозидазы. Эта среда позволяет селекцию окрашенных колоний клеток. Существуют и другие методы.

Как уже отмечено, рестрикционные линейные фрагменты векторной ДНК способны к восстановлению кольцевой структуры без включения в них клонированных сегментов. Чтобы уменьшить частоту спонтанного образования таких кольцевых молекул векторной ДНК, рестриктазы векторной ДНК обрабатывают фосфатазой. В результате этого образование кольцевых молекул ДНК становится невозможным, поскольку будут отсутствовать концы 5'-РО₄, необходимые для действия лигазы.

Совокупность колоний-трансформантов, выросших на селективной среде, представляет собой совокупность клеток, содержащих клоны разных фрагментов (генов) клонированной геномной или кДНК. Коллекции этих клонов формируют так называемые библиотеки ДНК, широко используемые в генно-инженерных работах.

Заключительной стадией клонирования генов является выделение и исследование клонированной ДНК, включая секвенирование. Перспективные штаммы бактерий или соматических клеток, содержащих рекомбинантные молекулы ДНК, которые контролируют синтез интересующих белков, имеющих коммерческую ценность, передают в промышленность.

15.2 КЛЕТОЧНАЯ ИНЖЕНЕРИЯ

Как отмечено в начале главы, клеточной инженерией называют генетические манипуляции с изолированными клетками животных и растений. Эти манипуляции часто осуществляют *in vitro*, а главной целью они имеют получение генотипов этих организмов с заданными свойствами, в первую очередь хозяйственно полезными. Что касается человека, то клеточная инженерия оказалась применимой к его половым клеткам.

Предпосылкой к развитию клеточной инженерии у человека и животных явилась разработка методов культивирования их соматических клеток на искусственных питательных средах, а также получение гибридов соматических клеток, включая межвидовые гибриды. В свою очередь успехи в культивировании соматических клеток оказали влияние на изучение половых клеток и оплодотворения у человека и животных. Начиная с 60-х годов XX в. в нескольких лабораториях мира были выполнены многочисленные эксперименты по пересадке ядер соматических клеток в яйцеклетки, искусственно лишённые ядер. Результаты этих экспериментов часто были противоречивы, но в целом они привели к открытию способности клеточных ядер обеспечивать нормальное развитие яйцеклетки (см. гл. IV).

На основе результатов изучения развития оплодотворенных яйцеклеток в 60-е годы XX в. были начаты также исследования по выяснению возможности оплодотворения яйцеклеток вне организма матери. Очень быстро эти исследования привели к открытию возможности оплодотворения яйцеклеток сперматозоидами в пробирке и дальнейшего развития образованных таким путем зародышей при имплантации в матку женщины. Дальнейшее совершенствование разработанных в этой области методов привело к тому, что рождение «пробирочных» детей стало реальностью. Уже к 1981 г. в мире было рождено 12 детей, жизнь которым была дана в лаборатории, в пробирке. В настоящее время этот раздел клеточной инженерии получил большое распространение, а количество

«пробирочных» детей составляет уже десятки тысяч (рис. 130). В России работы по получению «пробирочных» детей были начаты только в 1986 г.

В 1993 г. была разработана методика получения монозиготных близнецов человека *in vitro* путем деления эмбрионов на бласто-меры и дорастивания последних до 32 клеток, после чего они могли быть имплантированы в матку женщины.

Под влиянием результатов, связанных с получением «пробирочных» детей, у животных тоже была разработана технология, получившая название *трансплантации* эмбрионов. Она связана с разработкой способа индукции полиовуляции, способов искусственного оплодотворения яйцеклеток и имплантации зародышей в организм животных - приемных матерей. Суть этой технологии сводится к следующему. Высокопродуктивной корове вводят гормоны, в результате чего наступает полиовуляция, заключающаяся в созревании сразу 10-20 клеток. Затем яйцеклетки искусственно оплодотворяются мужскими половыми клетками в яйцевом. На 7-8-й день зародыши вымывают из матки и трансплантируют в матки другим коровам (приемным матерям), которые затем дают жизнь телятам-близнецам. Телята наследуют генетический статус своих подлинных родителей.

Другой областью клеточной инженерии у животных является создание трансгенных животных. Наиболее простой способ получения таких животных заключается во введении в яйцеклетки исходных животных линейных молекул ДНК. Животные, развившиеся из оплодотворенных таким образом яйцеклеток, будут содержать в одной из своих хромосом копию введенного гена и, кроме того, они будут передавать этот ген по наследству. Более сложный способ получения трансгенных животных разработан на мышах, различающихся по окраске шерстного покрова, и сводится к следующему. Вначале из организма беременной серой мыши извлекают четырехдневных зародышей и измельчают их на отдельные клетки. Затем из эмбриональных клеток извлекают ядра, переносят их в яйцеклетки черных мышей, предварительно лишенных ядер. Яйцеклетки черных мышей, содержащие чужие ядра, помещают в пробирки с питательным раствором для дальнейшего развития. Развившиеся из яйцеклетки черных мышей зародыши имплантируют в матки белых мышей. Таким образом, в этих экспериментах удалось получить клон мышей с серой окраской шерстного покрова, т. е. клонировать эмбриональные клетки с заданными свойствами. В главе IV мы рассмотрели результаты оплодотворения искусственно лишенных ядер яйцеклеток овец ядром материалом соматических клеток животных этого же вида. В частности, из яйцеклеток овец удаляли ядра, а затем в такие яйцеклетки вводили ядра соматических клеток (эмбриональных, плодовых или клеток взрослых животных), после чего оплодотворенные таким образом яйцеклетки вводили в матки взрослых овец. Рождающиеся ягнята оказались идентичными овце-донору. Пример - овца Долли. Получены также клоновые телята, мыши, кролики, кошки, мулы и другие животные. Такое конструирование трансгенных животных представляет собой прямой путь клонирования животных с хозяйственно полезными признаками, включая особей определенного пола.

Трансгенные животные получены также при использовании исходного материала, принадлежащего разным видам. В частности, известен способ передачи гена, контролирующего гормон роста, от крыс в яйцеклетки мышей, а также способ комбинирования бла-стомеров овцы с бластомерами козы, что привело к возникновению гибридных животных (ковец). Эти эксперименты указывают на возможность преодоления видовой несовместимости на самых ранних этапах развития. Особенно заманчивые перспективы открываются (если видовая несовместимость будет преодолена полностью) на пути оплодотворения яйцеклеток одного вида ядрами соматических клеток другого вида. Речь идет о реальной перспективе создания хозяйственно ценных гибридов животных, которых невозможно получить путем скрещиваний.

Следует отметить, что ядерно-трансплантационные работы еще не очень эффективны. Эксперименты, выполненные на земноводных и млекопитающих, в целом показали, что их результативность является небольшой, причем она зависит от несовместимости между донорскими ядрами и реципиентными овоцитами. Кроме того, препятствием на пути к успехам являются также образующиеся хромосомные aberrации в трансплантированных ядрах в ходе дальнейшего развития, которые сопровождаются гибелью трансгенных животных.

На стыке работ по изучению гибридизации клеток и иммунологических исследований возникла проблема, связанная с получением и изучением так называемых моноклональных антител. Как отмечено выше, антитела, продуцируемые организмом в ответ на введение антигена (бактерии, вирусы, эритроциты и т. д.), представляют собой белки, называемые иммуноглобулинами и составляющие фундаментальную часть защитной системы организма против возбудителей болезней. Но любое чужеродное тело, вводимое в организм, представляет собой смесь разных антигенов, которые будут возбуждать продукцию разных антител. Например, эритроциты человека обладают антигенами не только для групп крови А (II) и В (III), но и многими другими антигенами, включая резус-фактор. Далее, белки клеточной стенки бактерий или капсида вирусов также могут действовать в качестве разных антигенов, вызывающих образование разных антител. В то же время лимфоидные клетки иммунной системы организма обычно представлены клонами. Значит, даже только по этой причине в сыворотке крови иммунизированных животных антитела всегда представляют собой смесь, состоящую из антител, продуцируемых клетками разных клонов. Между тем для практических потребностей необходимы антитела только одного типа, т. е. так называемые моноспецифические сыворотки, содержащие антитела только одного типа или, как их называют, моноклональные антитела.

В поисках методов получения моноклональных антител швейцарскими исследователями в 1975 г. был открыт способ гибридизации между лимфоцитами мышей, иммунизированных тем или иным антигеном, и культивируемыми опухолевыми клетками костного мозга. Такие гибриды получили название «гибридомы». От «лимфоцитарной» части, представленной лимфоцитом одного клона, одиночная гибридома наследует способность вызывать образование необходимых антител, причем одного типа, а благодаря «опухолевой (миеломной)» части она становится способной, как и все опухолевые клетки, бесконечно долго размножаться на искусственных питательных средах, давая многочисленную популяцию гибридов. На рис. 131 показана схема выделения клеточных линий, синтезирующих моноклональные антитела. Линии мышечных клеток, синтезирующих моноклональные антитела, выделяют путем слияния миеломных клеток с лимфоцитами из селезенки мыши, иммунизированной за пять дней до этого желаемым антигеном. Слияния клеток достигают смешиванием их в присутствии полиэтиленгликоля, который индуцирует слияние клеточных мембран, а затем в высевах их на питательную среду, позволяющую рост и размножение только гибридных клеток (гибридом). Размножение гибридом проводят в жидкой среде, где они растут далее и секретируют антитела в культуральную жидкость, причем только одного типа, к тому же в неограниченных количествах. Эти антитела получили название моноклональных. Чтобы повысить частоту образования антител, прибегают к клонированию гибридом, т. е. к селекции отдельных колоний гибридом, способных вызывать образование наибольшего количества антител желаемого типа. Моноклональные антитела нашли широкое применение в медицине для диагностики и лечения ряда болезней. В то же время важнейшее преимущество моноклональной технологии заключается в том, что с ее помощью могут быть получены антитела против материалов, которые невозможно очистить. Напротив, можно получить моноклональные антитела против клеточных (плазматических) мембран нейронов животных. Для этого мышей иммунизируют

выделенными мембранами нейронов, после чего их селезеночные лимфоциты объединяют с мие-ломными клетками, а дальше поступают, как описано выше.

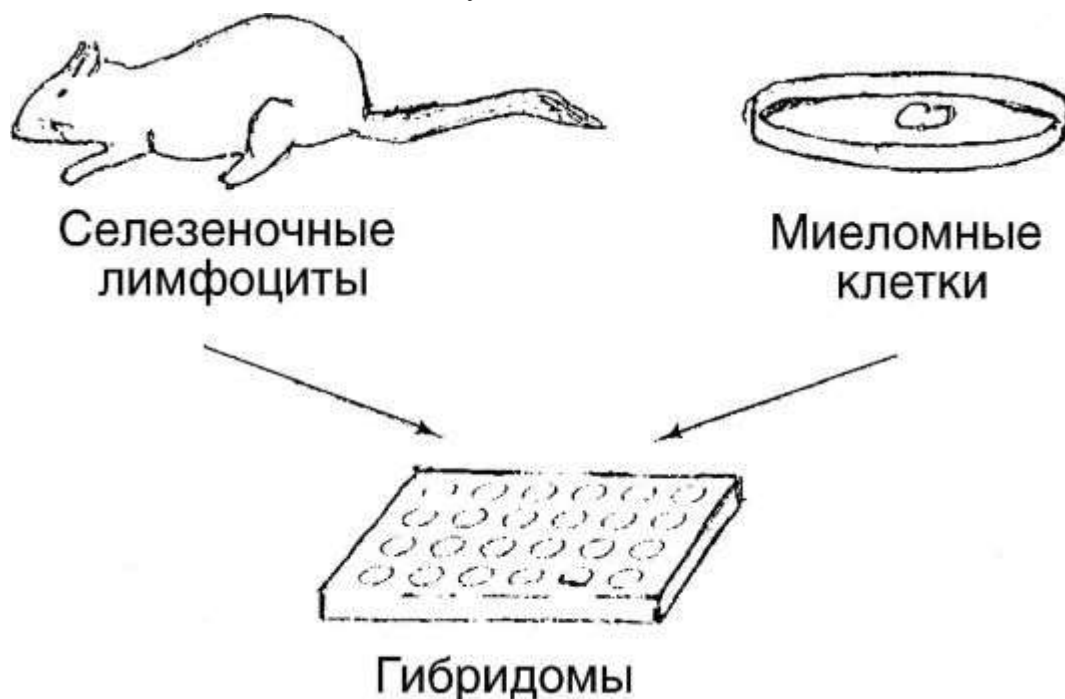


Рис. 131. Получение моноклональных антител

15.3 ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНЖЕНЕРИЯ И МЕДИЦИНА

Генная инженерия оказалась очень перспективной для медицины, прежде всего в создании новых технологий получения физиологически активных белков, используемых в качестве лекарств (инсулин, соматостатин, интерфероны, соматотропин и др.).

Инсулин используют для лечения больных диабетом, который стоит на третьем месте (после болезней сердца и рака) по частоте вызываемых смертельных случаев. Мировая потребность инсулина составляет несколько десятков килограммов. Традиционно его получают из панкреатических желез свиней и коров, но гормоны этих животных слегка отличаются от инсулина человека. Инсулин свиней различается по одной аминокислоте, а коровий - по трем. Считают, что инсулин животных часто вызывает побочные эффекты. Хотя химический синтез инсулина осуществлен давно, но до сих пор промышленное производство гормонов оставалось очень дорогим. Сейчас получают дешевый инсулин с помощью генно-инженерного метода путем химико-ферментативного синтеза гена инсулина с последующим введением этого гена в кишечную палочку, которая затем синтезирует гормон. Такой инсулин более «биологичен», так как химически идентичен инсулину, вырабатываемому клетками поджелудочной железы человека.

Интерфероны - белки, синтезируемые клетками главным образом в ответ на заражение организма вирусами. Интерфероны характеризуются видовой специфичностью. Например, у человека установлены три группы интерферонов, продуцируемых различными клетками под контролем соответствующих генов. Интерес к интерферонам определяется тем, что их широко используют в клинической практике для лечения многих болезней человека, особенно вирусных.

Имея крупные размеры, молекулы интерферона мало доступны для синтеза. Поэтому большинство интерферонов сейчас получают из крови человека, но выход при таком способе получения небольшой. Между тем потребности в интерфероне исключительно велики. Это поставило задачу изыскать эффективный метод производства интерферона в промышленных количествах. Генетическая инженерия лежит в основе современного производства «бактериального» интерферона.

Усилилось влияние генетической инженерии на технологию тех лекарственных веществ, которые уже давно создаются по биологической технологии. Еще в 40-50-е годы XX в. была создана биологическая промышленность для производства антибиотиков, которые составляют наиболее эффективную часть лекарственного арсенала современной медицины. Однако в последние годы отмечается значительный рост лекарственной устойчивости бактерий, особенно к антибиотикам. Причина заключается в широком распространении в микробном мире плазмид, детерминирующих лекарственную устойчивость бактерий. Именно поэтому многие знаменитые ранее антибиотики утратили свою былую эффективность. Единственный пока путь преодоления резистентности бактерий к антибиотикам - это поиски новых антибиотиков. По оценкам специалистов, в мире ежегодно создают около 300 новых антибиотиков. Однако большинство из них либо неэффективно, либо токсично. В практику же каждый год вводится лишь несколько антибиотиков, что заставляет не только сохранять, но и увеличивать мощность антибиотической промышленности на основе генно-инженерных разработок.

Для лечения паразитарных и многих неинфекционных болезней в течение длительного времени используют лекарственные вещества, полученные в процессе химического синтеза, однако некоторые из них вредны для организма. Поэтому наметилась тенденция расширить производство микробных метаболитов (других, кроме антибиотиков), перспективных в качестве лекарственных веществ. Еще в начале XX в. В.Л. Омелянский разработал теоретические основы учения о трансформирующей активности микроорганизмов. Вызывая окисление, восстановление, гидратацию, дегидратацию, полимеризацию и другие реакции, микроорганизмы многих видов способны изменять субстрат, на который они воздействуют, трансформировать химические соединения. В настоящее время на трансформирующей способности микроорганизмов основан ряд производств, выпускающих из стероидного сырья растительного происхождения вещества с фармакологическими свойствами. Например, с помощью микроскопических грибов трансформируют стероидные соединения в кортизон и гидрокортизон. Актиномицеты и бактерии используются для производства преднизолона, диакабола и т. д., имеющих большое значение в медицине.

Основные задачи генной инженерии в тех технологиях лекарственных веществ, в которых продуцентами лекарств являются микроорганизмы, определяются необходимостью генно-инженерной реконструкции последних с целью повышения их активности. В то же время началась реализация идеи создания лекарств в виде малых молекул, что способствует их большей эффективности.

Иммунная биотехнология связана с производством прежде всего вакцин нового поколения для профилактики инфекционных болезней человека и животных. Первыми коммерческими продуктами, созданными с помощью генетической инженерии, стали вакцины против гепатита людей, ящура животных и некоторые другие. Исключительно важное направление в этой области связано с производством моноклональных антител, реагентов, необходимых для диагностики возбудителей болезни, а также для очистки гормонов, витаминов, белков различной природы (ферментов, токсинов и др.).

Значительный практический интерес представляет метод получения искусственного гемоглобина путем введения гемоглибиновых генов в растения табака, где под контролем этих генов продуцируются α - и β -цепи глобина, которые объединяются в

гемоглобин. Синтезируемый в клетках табачных растений гемоглобин полностью функционален (связывает кислород). Клеточная инженерия в применении к человеку связана не только с решением фундаментальных проблем биологии человека, но и с преодолением прежде всего женского бесплодия. Поскольку частота положительных случаев имплантации в матку женщин эмбрионов, полученных *in vitro*, является небольшой, то получение монозиготных близнецов-эмбрионов *in vitro* также имеет значение, так как увеличиваются возможности повторных имплантаций за счет «запасных» эмбрионов. Особый интерес представляют перспективы использования стволовых клеток в качестве источника замены клеток и тканей в лечении таких болезней, как диабет, повреждения спинного мозга, боли сердца, остеоартриты, болезнь Паркинсона. Но для реализации этих перспектив необходимо углубленное изучение биологии стволовых клеток. В использовании генетической инженерии применительно к проблемам медицины особое значение приобрела задача разработки генно-инженерных методов радикального лечения наследственных болезней, которые, к сожалению, еще не поддаются лечению существующими методами. Содержание этой задачи заключается в разработке способов исправления (нормализации) мутаций, результатом которых являются наследственные болезни, и в обеспечении передачи «исправлений» по наследству. Считают, что успешной разработке генно-инженерных методов лечения наследственных болезней будут способствовать данные о геноме человека, полученные в результате выполнения международной научной программы «Геном человека».

15.4 ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНЖЕНЕРИИ

Подняв на новый уровень биотехнологию, генетическая инженерия нашла также применение в разработке способов определения и устранения загрязнений окружающей среды. В частности, сконструированы штаммы бактерий, которые являются своеобразными индикаторами мутагенной активности химических загрязнений. С другой стороны, генно-инженерным способом сконструированы штаммы бактерий, содержащие плазмиды, под контролем которых происходит синтез ферментов, способных разрушать многие химические соединения-загрязнители среды обитания. В частности, некоторые плазмидосодержащие бактерии способны разлагать до безвредных соединений нефть и нефтепродукты, оказавшиеся в среде в результате различных аварий или других неблагоприятных причин.

Однако генетическая инженерия - это превращение генетического материала, которое в природе отсутствует. Следовательно, продукты генной инженерии - это абсолютно новые продукты, не существующие в природе. Поэтому она сама по себе из-за неизвестности ее продуктов таит опасность как для природы и среды обитания, так и для персонала, работающего в лабораториях, где используют методы генетической инженерии или работают со структурами, созданными в ходе генно-инженерных работ.

Поскольку возможности клонирования генов безграничны, то еще в самом начале этих исследований среди ученых возникли вопросы о природе создаваемых организмов. Одновременно были высказаны предположения о ряде нежелательных последствий этой методологии, причем эти предположения нашли поддержку и среди широкой общественности. В частности, появились разногласия о свойствах бактерий, получивших в генно-инженерных экспериментах гены животных. Например, сохраняют ли бактерии *E. coli* свою видовую принадлежность из-за содержания введенных в них генов животного происхождения (например, гена инсулина) или их следует считать новым видом? Далее, насколько долговечны такие бактерии, в каких экологических нишах они могут существовать? Но самое главное стало заключаться в появлении опасений, что в ходе производства и манипуляций с рекомбинантными молекулами ДНК могут быть созданы генетические структуры со свойствами, непредвиденными и опасными для здоровья

человека, для исторически сложившегося экологического равновесия. Тогда же начались и призывы к мораторию на генетическую инженерию. Эти призывы вызвали международный резонанс и привели к международной конференции, которая состоялась в 1975 г. в США и на которой широко обсуждались возможные последствия исследований в этой области. Затем в странах, где стала развиваться генетическая инженерия, были выработаны правила работы с рекомбинантными молекулами ДНК. Эти правила направлены на исключение попадания в среду обитания продуктов деятельности генно-инженерных лабораторий.

Другой аспект нежелательных последствий генно-инженерных работ связан с опасностью для здоровья персонала, работающего в лабораториях, где применяют методы генетической инженерии, поскольку в таких лабораториях используют фенол, этидий бромид, УФ-излучения, которые являются вредными для здоровья факторами. Кроме того, в этих лабораториях существует возможность заражения бактериями, содержащими рекомбинантные молекулы ДНК, контролирующими нежелательные свойства, например лекарственную резистентность бактерий. Эти и другие моменты определяют необходимость повышения уровня техники безопасности в генно-инженерных работах.

Наконец, широко обсуждаются в обществе проблемы опасности генетически модифицированных продуктов (генетически измененных томатов, картофеля, кукурузы, сои), а также таких продуктов, как хлеб, пасты, конфеты, мороженое, сыр, растительное масло, мясные продукты, которые в ряде стран, особенно в США, приобрели широкое распространение. На протяжении 12 000 лет сельского хозяйства человек употреблял продукты естественного происхождения. Поэтому предполагают, что с генетически модифицированной пищей в организм человека попадут новые токсины, аллергены, бактерии, канцерогены, что приведет к совершенно новым болезням будущих поколений. В связи с этим возникает вопрос о подлинно научной оценке генетически модифицированной пищи.

ВОПРОСЫ ДЛЯ ОБСУЖДЕНИЯ

1. Что понимают под генной, клеточной и генетической инженерией? Есть ли разница между этими понятиями и понятием о молекулярном клонировании?
2. В чем заключается прогрессивность генетической инженерии по сравнению с другими методами, используемыми в биологии?
3. Перечислите основные «инструменты» генной инженерии.
4. Что представляют собой ферменты-рестриктазы, каковы их свойства и их роль в генной инженерии?
5. Все ли рестриктазы образуют «липкие» концы исследуемых ДНК и зависит ли структура «липких» концов от вида рестриктазы?
6. Дайте определение генетическим векторам. Существуют ли природные векторы?
7. Как получают генетические векторы в лабораторных условиях? Какие биологические объекты являются исходным материалом для получения векторов?
8. Какова предельная длина последовательностей азотистых оснований ДНК, которые еще могут включиться в генетический вектор? Различаются ли векторы по «мощности»?
9. Охарактеризуйте свойства ДНК-лигазы и определите ее роль в генной инженерии.
10. Как смыкают клонируемый сегмент ДНК (ген) с генетическим вектором?
11. Какова частота введения рекомбинантных молекул ДНК в бактериальные клетки?

12. На каком принципе основана селекция бактериальных клеток, содержащих рекомбинантные молекулы ДНК? Приведите один из примеров такой селекции.

13. Можно ли считать штамм *E. coli*, содержащий ген инсулина человека, новым видом бактерий?

14. Многие штаммы бактерий обладают одинаковыми ферментами, практически одинаково обеспечивающими их метаболизм. Между тем нуклеотидная специфичность систем рестрикции-модификации бактерий различна. Можете ли вы объяснить это явление?

15. Почему последовательности ДНК, представляющие сайты распознавания рестриктазами, не могут содержать более восьми пар оснований?

16. Сколько раз последовательность ГГЦЦ, распознаваемая рестрик-тазой *NotI*, будет встречаться в сегменте ДНК длиной в 50 000 пар оснований с 30-, 50- и 70-процентным содержанием ГЦ?

17. Рестриктазы *BamHI* и *BglI* плавят последовательности Г ГАТЦЦ и Т ГАТЦА соответственно. Можно ли включить в сайт *BamHI* фрагменты ДНК, продуцированные *BglI*-рестрикцией? Если да, то почему? Если используемая плаزمид (вектор) содержит один сайт для рестрикции *BglI*, то на какой питательной среде можно осуществить селекцию бактерий, эту плазмиду?

18. Вычислите частоту трансформации бактерий на одну молекулу ДНК, если на 5000 плазмидных пар оснований образуется $5 \cdot 10^5$ трансформантов?

19. Можно ли клонировать 0-пункт репликации ДНК *E. coli* и если да, то каким образом?

20. Можно ли определить, сколько необходимо молекул ДНК для трансформации одной клетки *E. coli*?

21. Можно ли с помощью полимеразной цепной реакции определить сайт сплайсинга на мРНК?

22. Каким образом можно использовать полимеразную цепную реакцию для того, чтобы ввести желаемый сайт рестрикции в интересующее место на фрагменте ДНК, предназначенном для клонирования?

23. Назовите методы клеточной инженерии в применении к животным. Какова хозяйственная ценность животных, получаемых этими методами?

24. Дайте определение понятиям «трансгенные растения» и «трансгенные животные». Сохраняют ли трансгенные организмы свою видовую принадлежность или их можно считать организмами новых видов?

25. Что такое гибридомы и моноклональные антитела? Как их получают?

26. Применима ли клеточная инженерия к человеку?

27. Допустим, что инъекция чужеродной ДНК в яйцеклетку мыши и имплантация оплодотворенной таким путем яйцеклетки в организм мыши закончились ее беременностью и рождением мышат, содержащих в геноме копии инъекционной ДНК. Однако мышата оказались мозаиками, т. е. одни их клетки содержат копии инъекционной ДНК, другие лишены этой ДНК. Можете ли вы объяснить природу этого явления?

28. Считаете ли вы генетически опасной пищу, приготовленную из генетически измененных продуктов?

29. Необходима ли научная экспертиза генетически измененных продуктов питания?

Глава XVI. Философские, социальные и этические проблемы биологии

На протяжении многих веков у всех, кто интересовался проблемами жизни, всегда были различия во взглядах на живой мир, в оценках свойств, характерных для живых существ, в обсуждении бытия человека, причем характер этих взглядов зависел от исторической эпохи, в которой они формировались.

Древнегреческие философы, будучи стихийными материалистами, рассматривали мир в качестве единого материального целого, которое находится в вечном возникновении и исчезновении, в непрерывном движении и в изменениях. Эти взгляды в истории философии получили название эллинского мировоззрения.

Особенно большое внимание в эллинском мировоззрении уделялось человеческой природе. Оценивая очень высоко человека вообще, древнегреческая философия придавала большое значение его телу и образу жизни. Греки отстаивали гармоничное развитие всех природных способностей, заложенных в человеке, с целью формирования его нравственного поведения. Однако с упадком античной цивилизации оптимистический взгляд на природу человека уступил место новому воззрению, в соответствии с которым тело человека есть оболочка его души, причем тело ничтожно, но душа чиста.

Пренебрежение к телу и возвеличивание души стало одним из важнейших моментов христианства. В IV-V вв. н. э. высшим идеалом стремлений человека в христианстве стало подавление чувственной стороны природы человека. С этого времени латинская церковь ввела даже безбрачие, которое достигло высшего уровня к концу X - началу XI в.

В более поздние времена положение вновь изменилось.

Эпоха реформации способствовала возрождению эллинских взглядов на природу и бытие человека. Стала провозглашаться необходимость развития всех естественных свойств человека. Природа человека для французских материалистов оказалась основой их учения о нравственности, причем одинаковой, независимо от типа религиозных убеждений людей.

В XIX в. роль философии стала еще большей. Ч. Дарвин аналогизировал нравственность с «общим благом», под которым он понимал развитие возможно большего числа здоровых и сильных особей со всеми способностями в наиболее совершенной степени развития. Однако из-за нерешенности проблема природы человека перешла и в наше время, превратившись в проблему взаимоотношений социальных и биологических факторов в развитии человека (см. ниже).

В древнейшие времена зародилось также учение, названное витализмом. Виталисты считали, что в основе жизни лежит особое сверхъестественное непознаваемое начало («жизненная сила», «органическая сила», «архей» и др.), которое возникает раньше организма, но направляет его. Мысль о создании живого Творцом перешла в Средневековье (V-XV вв.). В то же время на основе идеализма возникает креационизм (от лат. *creator* - творец) - учение о создании живого путем акта творения и о неизменяемости всего живого. Исходя из того что изначальность всего живого создана Творцом, креационисты описывали многообразие живых существ в соответствии с Библией и положениями теологии (от греч. *teos* - бог, *logos* - наука), тогда как органическую целесообразность они объясняли телеологически (от греч. *teleos* - стремящийся к цели) - «мудрой предусмотрительностью», «высшей мудростью» Творца. Телеологические и телеологические взгляды в Средневековье совпали с виталистическими представлениями о природе. Эти представления укрепились в период Средневековья по той причине, что в

то время сложность организации живых существ казалась не поддающейся объяснению. Однако, несмотря на господство креационизма, в Средние века все же шла жестокая борьба между рациональными представлениями и теолого-мистическими взглядами на природу, между проявлениями интересов к природе как реально существующей и символично-мистическим восприятием мира.

В XVII-XVIII вв. формируются материалистические взгляды на живую природу среди французских философов. Доказывая материальность души, зависимость психики от тела, т. е. отстаивая первичность материи и вторичность сознания, французские философы защищали материализм. В частности, Р. Декарт (1569-1650) ввел понятие о «животном-машине», считая, что животные являются механизмами, возникающими по законам механики, а Ж. Ламетри (1709-1751) выдвинул и обосновал понятие о «человеке-машине». Однако, понимая организмы в качестве суммы частей, действующих в соответствии с законами физики и химии, французские материалисты все же не замечали специфики живого. Несомненно, что их взгляды означали существенное продвижение вперед, но их материализм все же был механистическим.

Чрезвычайно быстрое накопление научных данных о живых организмах в XVII-XVIII вв. вело к дифференциации наук, которая была очень полезной в изучении природы вообще и сопровождалась выяснением закономерностей, которые были очень полезны для развития производительных сил. Но дифференциация наук имела и негативные последствия, ибо вела к безвозвратному расчленению природы в сознании естествоиспытателей и философов. В рамках представлений, обусловленных дифференциацией наук, им казалось, что природа состоит из отдельных предметов и процессов, не связанных между собой, что между природными явлениями нет ни единства, ни взаимосвязи. В результате таких оценок возникли мысли о неизменяемости природы, об отсутствии в ней развития и, самое главное, о том, что природа всегда была такой, какая она есть сейчас. Так формировались метафизические представления. Сейчас можно отметить, что, возможно, это был самый трудный этап в развитии знаний о живой природе. Положение осложнялось еще и тем, что Ф. Бэкон (1561-1629) и Д. Локк (1632-1704) перенесли метафизический способ познания природы из естествознания в философию, а это означало укрепление метафизического способа мышления, который, как отмечал И.И. Мечников, ничего не имеет общего с наукой.

На основе креационизма в XVII-XVIII вв. возник и значительно распространился преформизм, сторонники которого полагали, что в яйцеклетке (или сперматозоиде) уже содержится преформированный (полностью сформированный) организм и что в дальнейшем все сводится лишь к его росту, увеличению размеров. Будучи метафизическим от начала до конца, преформизм сразу же сомкнулся с распространенными тогда общими метафизическими представлениями о постоянстве (неизменяемости) видов, о неизменяемости органического мира. В практическом плане все это значительно тормозило развитие биологии.

В XVII-XVIII вв. широко распространилось учение и об эпигенезе, сторонники которого считали, что организм возникает из гомогенной бесструктурной массы. Для своего времени учение об эпигенезе было прогрессивным, ибо близко подходило к материалистическому пониманию развития, что в значительной мере способствовало возникновению эволюционизма в биологии. Однако оно было односторонним, так как в нем не принималось во внимание взаимодействие внутреннего и внешнего в развитии зародышей (организмов).

В противоположность креационизму в XVII в. возник трансформизм (от лат. *transformatio* - развертываю), в соответствии с которым допускалась изменяемость живого, но вне связи с поступательным характером развития (от низших организмов к высшим). В XVIII и в первой половине XIX в. между креационизмом и трансформизмом

проходила очень острая борьба, переросшая в борьбу креационизма с эволюционизмом. Поэтому во второй половине XIX в. борьба идей в биологии пошла в основном вокруг идеи развития вообще и дарвиновской теории эволюции в частности. Благодаря Ч. Дарвину во второй половине XIX в. из биологии был изгнан креационизм или, по крайней мере, ему был нанесен сокрушительный удар, в результате которого была сокрушена господствовавшая веками метафизическая доктрина неизменяемости видов. Это сопровождалось тем, что идея развития проникла во все биологические науки, вызвав новые подходы к пониманию научной картины мира. Дарвинизм оказался мощнейшим естественнонаучным обоснованием диалектического материализма, который стал философским фундаментом биологии.

Однако в XIX в. значительное распространение получили и антидарвиновские концепции эволюции. С дарвинизмом стали конкурировать концепции неоламаркизма (механоламаркизм, ортоламаркизм, психоламаркизм). Благодаря Э. Геккелю возник социал-дарвинизм, сторонники которого признавали роль естественного отбора в развитии человеческого общества и возникновении классов. Появилась также теологическая концепция эволюции, по которой органический мир является результатом развития, стремящегося к высшей цели и руководимого разумом (духовным началом).

В XX в. на смену витализма пришел неовитализм, основатель которого немецкий биолог Г. Дриш (1876-1941) считал, что строение и жизнедеятельность организма предопределяются и управляются особой жизненной силой, идеей, существующей вне пространства, но действующей в пространстве и названной заимствованным у Аристотеля термином «энтелехия». Г. Дриш утверждал также, что «энтелехия» является ведущей, если не единственной причиной эволюции. Новая вспышка неовитализма произошла в наше время в результате абсолютизации наиболее эффективных методов изучения молекулярного уровня организации живого, недооценки сущности этого уровня и специфики биологических макромолекул. Неовитализм стал проявляться в стремлении рассматривать макромолекулы нуклеиновых кислот и белков в качестве «живых» молекул. Переоценкой элементарных молекулярных структур современные неовиталисты стараются опровергнуть материалистическую сущность мира, т. е. извратить научную картину мира. На виталистической основе возникли представления о «жизненном плане», носителем которого является «номофор», представляющий собой нематериальный фактор организма. На виталистической основе в последние годы вновь стали появляться идеи, заключающиеся в сведении живой материи к простым элементам и в признании существования якобы единой унифицированной структуры материи, гомогенной по своим свойствам и не претерпевающей развития. Многообразие и единство мира механицистами превращается в единообразие, а качественные различия заменяются представлениями о простых количественных различиях в сочетаниях одинаковых молекулярных структур. Как видно, речь идет об отрицании идеи развития.

Виталистические и механистические толкования молекулярного уровня организма живой материи ведут к идеализму. Между тем современные естественно-научные данные подтверждают положение о материальном единстве мира. Структура, рост и размножение клеток происходят по тем же законам, которые определяют поведение различных молекул, находящихся в клетке. Но именно рост и размножение являются важнейшими свойствами живого.

Креационизм, как и витализм, тоже оказался очень живучим. В наше время он вновь возродился, причем даже возникли стремления придать креационизму статус официальной науки, сделать его «научным» и опять противопоставить теории эволюции. Современные креационисты полагают, что Земля и Вселенная (вещество, энергия и жизнь) возникли внезапно и относительно недавно (10 тыс. лет назад), причем «из ничего». Они придают большое значение в истории Земли катастрофам, включая всемирный потоп. Признавая недостаточность мутаций и естественного отбора в

эволюции, считают, что она компенсируется действием сверхъестественных сил. «Научные» креационисты развивают положение о раздельном происхождении человека и обезьяны, чем пытаются опровергнуть гипотезу о естественном происхождении человека. Пробелы в биологическом образовании населения способствовали распространению креационизма в наше время. Например, в США по опросам 1991 г. оказалось, что в креационизм верят около 47% опрошенных. Более того, бывший президент США Р. Рейган в одной из своих речей высказал сомнение относительно справедливости даже теории эволюции. Между тем новейшие достижения биологических наук дали новые свидетельства в пользу естественного происхождения человека.

Достижения биологических наук обострили ряд старых и выдвинули новые проблемы социального значения. Если в конце XIX - начале XX в. в числе обсуждавшихся проблем социального звучания в нравственном аспекте называли целесообразность продления жизни человека, возможность или невозможность экспериментов на животных и человеке, а также необходимость лечения венерических болезней, то в наше время обострился интерес к проблеме, связанной с ростом народонаселения и вытекающими из этого последствиями. На протяжении последнего тысячелетия и особенно в период новейшей истории население мира неуклонно росло. Например, если в 1961 г. оно составляло более 3 млрд человек, то в 2000 г. оно уже достигло почти 6 млрд. Удвоение населения мира предполагается и в ближайшие 35 лет. Каковы последствия этого явления?

Еще до нашей эры выдающийся представитель греческой цивилизации Платон (около 428-348 гг. до н. э.) в своем сочинении «Законы» предлагал регулировать численность популяций (населения), устанавливая его количество соответственно размерам занимаемой территории и наличию достаточного количества жилищ. Платон рассматривал популяции людей в качестве структурных единиц, а граждан государства в качестве единиц популяции, причем предлагал регулировать численность популяции путем воздействия факторов, повышающих или понижающих размеры популяции. Повышение частоты рождаемости Платон считал «премией», а понижение рождаемости должно было быть результатом устанавливаемого общественным мнением «позора». С точки зрения современной науки рассуждения Платона представляют собой чистейшую спекуляцию, ибо они не могут быть подтверждены научным подходом в виде наблюдения или эксперимента. Тем не менее эта спекуляция оказалась полезной в позднейшие времена для формирования взглядов на структуру и свойства популяций людей.

Аристотель считал необходимым принятие закона, ограничивающего рождаемость путем абортов. Следует вспомнить, что аборты не запрещались ни в Древней Греции, ни в Древнем Риме.

В христианском мире к регулированию народонаселения обращались неоднократно. Особенно интерес к регулированию народонаселения обострился, когда в 1798 г. англичанин Томас Мальтус (1766-1834) представил новый подход к пониманию природы популяции людей. Задавшись целью выяснить, всегда ли подвержены люди бедности, голоду, болезням и войнам и может ли человек улучшить свою жизнь, Т. Мальтус сформулировал представления о факторах (силах), которые регулируют размеры популяции людей, причем его представления основывались на признании двух важнейших допущений, а именно: человеку для существования необходима пища, с одной стороны, человек будет репродуцировать себя непрерывно - с другой. Руководствуясь этими допущениями, Мальтус предположил, что репродукция популяции человека идет в геометрической прогрессии, тогда как количество пищи производится популяцией в арифметической прогрессии. В результате этого размеры популяции неизбежно оказываются ограниченными количеством пищи, т. е. из-за недостатка пищи размеры популяции не могут увеличиваться далее геометрически. В доказательство своих заключений Мальтус приводил данные о росте населения в английской колонии (США) в

Америке и в самой Великобритании. В английской колонии (США) население в период с 1643 по 1760 г. выросло с 21 200 человек до 500 тыс., причем размеры популяции удваивались каждые 25 лет, т. е. росли в геометрической прогрессии. Мальтус подчеркивал, что это была популяция, имевшая необходимое жизненное пространство и достаточное количество пищи. За это же время популяция людей (население) на Британских островах увеличилась лишь незначительно, что определилось недостатком пищи и эмиграцией. Кроме того, проследив судьбу свыше 250 известнейших английских семей на протяжении длительного времени и увидев снижение их численности, ученый заключил, что размеры популяции зависят от количества пищи, а рост популяции контролируется голодом и болезнями, т. е. идет борьба за существование.

Теория Т. Мальтуса была использована Дарвином для формирования представлений о роли борьбы за существование в естественном отборе. Тем не менее она все время вызывала возражения, так как не могла решить вопрос о последствиях роста населения.

В начале XX в. И.И. Мечников также пришел к заключению, что превышение потребностей организмов над средствами к их удовлетворению составляет основной разлад в природе, который все же может гармонизироваться либо приспособлением организмов к новым условиям, либо уменьшением их плодовитости. Однако в случае человека эта гармонизация может достигаться сознательно, либо путем увеличения средств к существованию, либо ограничением рождаемости. И.И. Мечников в 1907 г. писал, что «...по законам природы человек в состоянии очень сильно размножаться, однако идеал его благоденствия требует ограничения плодовитости».

В настоящее время ясно, что рост мирового народонаселения в современных масштабах действительно вызовет трудности в обеспечении людей продовольствием и доброкачественной водой. Важнейшая причина здесь заключается в том, что жизненное пространство (размеры Земли) никогда не увеличится, а рост производительности сельского хозяйства неизбежно будет остановлен на определенном уровне, поскольку конечная урожайность сортов растений и продуктивность пород животных, которая может быть достигнута в обозримом будущем, неизбежно будет ограничена их нормой реакции. Следовательно, если предположить даже максимально возможный уровень производства продовольствия, то этому уровню могут соответствовать лишь определенные размеры популяций людей. Следовательно, возникает необходимость регулирования численности населения путем ограничения рождаемости. Между тем решение проблемы регулирования роста народонаселения мира путем ограничения рождаемости встречает серьезные затруднения. Одни считают регулирование нравственным, другие - безнравственным решением. В одних странах ограничение рождаемости невозможно из-за существующих стандартов жизни и образования, тогда как в других, напротив, по религиозным причинам рождаемость стимулируется.

Другой социальной проблемой глобального значения является проблема сохранения экологического равновесия на Земле (сохранения окружающей среды). Сейчас совершенно ясно, что индустриально развитые страны, используя достижения научно-технической революции и безудержно эксплуатируя природные ресурсы, смогли обеспечить высокий уровень потребления. Но при этом нарушение ими экологического равновесия поставило мир перед катастрофой. Стремясь решить свои проблемы, менее развитые страны также увеличивают активность в биосфере, что еще в большей мере повышает экологическую угрозу. Стало ясно, что все действия в мире должны осуществляться в свете понимания этой угрозы и разработки мер по ее недопущению.

В связи с непреодолимо углубляющейся деятельностью человека в биосфере возникла проблема, которая может быть определена как проблема «человек и общество». Речь идет о том, как человек и общество в целом должны рационально строить свои

отношения с окружающим миром, чтобы не оказаться в какой-то момент лицом к лицу с безнадежно разрушенной природой. Вопросы взаимоотношений человека (общества) с природой решались по-разному, но часто не в пользу природы.

Современные данные биологии вообще и экологии в частности формируют мысли о том, что в наше время основной парадигмой мирового развития должно стать обеспечение экологической безопасности. Однако это может быть обеспечено только в результате тесного международного сотрудничества. Между тем разные страны подходят к этой проблеме по-разному. Поэтому их разрозненность сопровождается малой эффективностью, что не позволяет решать проблему на достаточном уровне. Необходимы новые международные отношения, ибо сохранение окружающей среды - это самая приоритетная задача человечества. Заглядывая в будущее, можно сказать, что оно будет связано с качеством жизни, со здоровьем человека, с подлинным осуществлением мер по сохранению среды обитания.

Возвращаясь к природе человека, которая в наше время обсуждается на уровне определения роли биологических и социальных факторов в развитии человека, нельзя не отметить, что здесь по-прежнему существуют разные подходы к решению проблемы. Отдельные философские концепции человека (природы человека) основаны на преувеличении биологических фактов. В рамках этих концепций человек рассматривается часто в качестве иррационального животного, а социальные условия - как фон, способствующий развитию человека. Как и в старом социал-дарвинизме, признается, что различия между классовыми группами людей также определяются биологическими факторами, в частности естественным отбором. Сторонники превалирующего значения биологических факторов в развитии человека считают, что генетическая информация современных людей якобы недостаточна для программирования поколений, способных к полному овладению результатами, порожденными научно-технической революцией сейчас и ожидаемыми в будущем. Более того, утверждается, что человек как биологический вид, подобно многим видам, вымершим в ходе эволюции, тоже угаснет. Однако чтобы этого не произошло, человека необходимо «переделать» на биологической основе, используя достижения геной инженерии. При этом речь идет не об ортобиозе по И. И. Мечникову, а о глубокой реконструкции генетического аппарата человека, последствия которой кажутся непредсказуемыми. Преувеличивая биологические особенности человека, сторонники биологизаторской идеи объясняют многие общественные пороки, включая преступность, биологическими недостатками людей, «звериными» генами, якобы унаследованными ими от своих далеких предков и от предыдущих поколений.

Напротив, в соответствии с другими взглядами, человек есть часть живого мира, существо, действующее в сфере общественной формы движения материи. «Живая природа» и социальная сущность человека взаимосвязаны нерасторжимыми узами. Специфические действия человека и его социальное положение не предопределяются только биологическими основами. Жизнь людей обусловлена не естественным отбором, а условиями жизни. Генетическая программа человека обладает не только устойчивостью, но и громадным потенциалом, обеспечивающим программирование поколений, способных к овладению результатами научно-технической революции, к социальному совершенствованию в интересах большинства. Следовательно, нет необходимости в глубокой генетической реконструкции современного человека. Напротив, важнейшим условием всестороннего развития и совершенствования человека является социальная основа и образ жизни, который определяется общественным бытием и общественным сознанием.

Критически оценивая обе концепции и признавая выдающуюся роль социальных условий в развитии и поведении людей, в формировании личности, нельзя забывать при этом основополагающую роль биологических факторов, в частности здоровья людей, их

природных способностей. Объективное, адекватное современному уровню знаний заключение состоит в том, что природа человека является биосоциальной. Другими словами, человек есть биосоциальное существо.

С появлением генетической инженерии, а также в связи с успехами молекулярно-генетического изучения генома человека возникли новые проблемы не только социального, но и этического звучания. Попытки разрешения этих проблем означают начало формирования нравственности в ядерный век, т. е. формирования совокупности принципов и норм поведения людей в условиях научных достижений, непосредственно затрагивающих их бытие. Одна из таких социально-этических проблем касается определения генетического статуса людей. Речь идет о введении в практику генетического обследования людей, создания их нуклеотидных карт и о стремлениях использовать молекулярно-генетические карты для определения профессиональной ориентации и занятости людей. Поскольку создание нуклеотидных карт может выявить индивидов с неблагоприятными генотипами, в обществе возникли вопросы о степени гласности результатов генетического обследования и о защите лиц с неблагоприятными генотипами в плане найма на работу. Лица, содержащие в генотипе мутации, не могут нести ответственность за эти мутации и, следовательно, не должны иметь ограничений в выборе профессии.

Следующая этическая проблема, заслуживающая обсуждения, касается этики экспериментов, связанных с оплодотворением в пробирке (*in vitro*) яйцеклеток и созданием «пробирочных» детей. Обсуждение этой проблемы идет по другим направлениям.

Во-первых, опираясь на принятый в 1947 г. Нюрнбергский кодекс медицинской этики, в соответствии с которым экспериментам на человеке должны предшествовать адекватные эксперименты на животных, а риск, связанный с экспериментами на человеке, должен быть полностью оправдан, многие считают, что преодоление бесплодия путем оплодотворения яйцеклеток в пробирке есть пример экспериментов на людях, которые осуждаются в течение многих веков. Следовательно, такие эксперименты не должны проводиться.

Во-вторых, по мнению многих специалистов, оплодотворение яйцеклеток в пробирке может сопровождаться нарушениями количества или структуры половых хромосом, что приведет к некоторому повышению генетического груза человечества за счет вхождения в популяции человека «пробирочных» людей. Поскольку в пользу этого предположения уже есть некоторые доказательства, то оно также представляет собой возражение против этих экспериментов.

Далее, в соответствии с доктриной римско-католической церкви душа вселяется в эмбрион во время беременности в определенное, хотя и точно не установленное время. Следовательно, оплодотворенная яйцеклетка уже представляет собой человеческую жизнь и даже личность. Между тем не все оплодотворенные яйцеклетки сохраняются при имплантации их в организм матерей. По ряду данных, оплодотворенные яйцеклетки лишь в 40-50% случаев приживаются в матке матерей. Поэтому возник дополнительный довод против этих экспериментов, по которому неудачные результаты, связанные с прекращением жизни оплодотворенной яйцеклетки, есть грубейшее нарушение прав человека.

Наконец, критики метода «пробирочных» детей считают, что он таит в себе угрозу использования его для решения евгенических программ, которые давно не вызывают согласия в обществе.

Рассмотрение всей проблематики, связанной с оплодотворением *in vitro*, показывает, что разработка способов оплодотворения яйцеклеток в пробирке,

обеспечивающих рождение «пробирочных» детей, является выдающимся достижением биологии XX в. Можно сказать, что биологи стали подлинными архитекторами жизни. С другой стороны, решение такой фундаментальной задачи имеет практический результат, связанный с преодолением женского бесплодия. Поэтому сторонники технологии «пробирочных» детей выдвигают весьма важный довод в ее пользу, заключающийся в том, что таким путем решается большая общечеловеческая задача - любовь к ближнему. Что же касается аргументации нарушения прав человека в этой области, то контраргументы сводятся к тому, что у эмбрионов, образованных оплодотворением в пробирке, еще нет головного мозга и, следовательно, они не могут считаться человеческой жизнью. Следовательно, препятствий для экспериментирования на эмбрионах по этой причине не должно быть.

Итак, оценивая успехи в области оплодотворения яйцеклеток человека *in vitro* в качестве выдающегося научного достижения XX в., нельзя не отметить, что в этой области возникли серьезные социальные и этические проблемы, но они пока не поддаются решению.

В последние годы оживилась политика планирования семьи, которая сейчас становится некоей тоталитарной моделью, как мораль. Международная федерация планирования семьи имеет широкие связи во многих национальных, надгосударственных и международных структурах. Политика РАПС (Российской ассоциации планирования семьи) оказывает колоссальное влияние на экономическую ситуацию в стране. Дело в том, что Россия сейчас относится к государствам, которые принято называть самыми старыми странами мира. Доля пожилого населения России составляет около 20-25% по разным регионам. Согласно прогнозам ООН, к 2050 г. пожилые люди у нас составят 33% населения. Это очень большая цифра, которая свидетельствует о том, что в стране происходит демографическая деформация. За счет чего увеличивается численность пожилого населения? Прежде всего за счет того, что рождается мало детей.

К каким экономическим последствиям это может привести? В связи с демографической деформацией возрастает экономическая нагрузка на трудоспособное население.

В социальной сфере политика планирования семьи бьет по основе нашего общества - по семье. За последнее десятилетие количество разводов возросло в России более чем в два раза. В два раза сократилось число браков. Это связано с негативным отношением к семье, с тем, что идеологи планирования пытаются представить семью как некий необязательный союз или некое партнерство, совершенно исключающее какие бы то ни было духовные отношения.

Политика планирования семьи непосредственным образом воздействует на здоровье населения. Прежде всего, следует упомянуть об абортах, которые уносят жизнь многих женщин и нерожденных детей.

Основываясь на экспериментальных данных, генетики высказали предположения, что продолжительность жизни во многом определяется временем наступления половой зрелости. Чем позднее она наступает, тем больше живет человек. Именно этим объясняется долголетие в Абхазии. Существуют данные о том, что в геноме отдельных людей заложены гены долголетия. Половое воспитание, предлагаемое РАПС, действует прямо противоположно тому, что естественно заложено в человеке.

Уже давно в обществе обсуждаются проблемы пересадки органов и особенно поиски доноров. По современным понятиям и в рамках законодательства считают, что человек умирает тогда, когда умер его мозг, т. е. погибает кора головного мозга, и в этот период можно брать, например, его сердце для пересадки другому человеку. Решение этого вопроса вызывает острую дискуссию.

Имеется еще одна важная этическая проблема, связанная с отношением врача и пациента в условиях, когда медицина стала платной услугой. По существу, пациент стал зависеть от нравственного настроения врача. Это отношение должно быть устранено только в условиях бесплатного здравоохранения.

И наконец, в последние годы внимание привлекают проблемы так называемой эвтаназии, под которой понимают умерщвление безнадежно больных, включая желающих, т. е. одну из форм сознательного самоубийства. Основная причина этого явления заключается в депрессии, невозможности осуществлять свое понимание жизни, отсутствии у больных цели в жизни, неверия в жизнь текущего и будущего поколений людей.

Теория и практика эвтаназии впервые была разработана в нацистской Германии, где в период с 1936 по 1945 г. были умерщвлены 27 500 неизлечимо больных людей и умственно неполноценных лиц (немцев). В наше время философия современных сторонников в пользу эвтаназии заключается в оправдании «права на смерть» для безнадежно больных, которые самостоятельно не могут себе помочь, а также в привлечении врачей для умерщвления больных. Например, в Голландии и Бельгии врачи, оказавшие содействие в убийстве больных, законодательно не подлежат уголовной ответственности. Как видно, в обсуждении проблемы эвтаназии возникает вопрос о роли врача, поэтому нельзя не признать, что участие врача в эвтаназии является преступным деянием.

Многовековая благородная задача врача состоит в лечении больных и сохранении их жизни. Поэтому сейчас как никогда актуально звучат могучие, исполненные гуманизма слова из клятвы Гиппократова, а именно: «Я не дам лекарство, несущее смерть, даже если меня будут просить». Жизнь прекрасна!

Приложения

ЗНАМЕНАТЕЛЬНЫЕ ДАТЫ В РАЗВИТИИ БИОЛОГИИ

1500 г.	Установлена невозможность выживания животных в атмосфере, в которой не происходит горение (Леонардо да Винчи)
1600 г.	Изготовлен первый микроскоп (Г. Галилей)
1628 г.	Открыто кровообращение (В. Гарвей)
1651 г.	Сформулировано положение «Все живое из яйца» (В. Гарвей)
1661 г.	Открыты капилляры (М. Мальпиги)
1665 г.	Обнаружена клеточная структура пробки (Р. Гук)
1668 г.	Экспериментально доказано развитие личинок мух из отложенных яиц (Ф. Реди)
1674 г.	Открыты бактерии и простейшие (А. Левенгук)
1677 г.	Впервые увиден сперматозоид человека (А. Левенгук)
1688 г.	Введено понятие о виде как систематической единице (Д. Рей)
1694 г.	Экспериментально доказано наличие пола у растений (Р. Камерариус)
1727 г.	Установлено воздушное питание растений (С. Гейлс)

1753 г.	Разработаны принципы систематики организмов и бинарная номенклатура (К. Линней)
1754 г.	Открыт углекислый газ (Дж. Блэк)
1766 г.	Открыт водород (Г. Кавендиш)
1772 г.	Открыто выделение кислорода растениями (Дж. Пристли)
1779 г.	Показана связь между светом и зеленой окраской растений (Ян Ингенхауз)
1809 г.	Привлечено внимание к влиянию среды на изменчивость организмов (Ж.-Б. Ламарк)
1814 г.	Установлена способность экстрактов ячменя превращать крахмал в сахар (Г. Кирхгоф)
1823 г.	Отмечены доминантность и рецессивность признаков садового гороха (Т.Э. Найт)
1831 г.	Открыто клеточное ядро (Р. Броун)
1839 г.	Сформулирована клеточная теория (Т. Шванн, М. Шлейден)
1839 г.	Сформулировано положение о «неживой» природе ферментов (Ю. Либих)
1845 г.	Впервые синтезировано органическое соединение (уксусная кислота) из неорганических предшественников
1858 г.	Сформулировано положение «Каждая клетка из клетки» (Р. Вирхов)
1859 г.	Опубликована книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь»
1862 г.	Опровергнута теория самопроизвольного зарождения (Л. Пастер)
1862 г.	Показано фотосинтетическое происхождение крахмала (Ю. Сакс)
1862 г.	Открыты явления торможения в ЦНС (М. Сеченов)
1866 г.	Опубликованы законы наследственности (Г. Мендель)
1871 г.	Доказано, что способность ферментировать сахар (превращать его в спирт) принадлежит не дрожжевым клеткам, а содержащимся в них ферментам (М.М. Манассеина)
1871 г.	Открыты нуклеиновые кислоты (Ф. Мишер)
1875 г.	Доказано, что процессы окисления происходят в тканях, а не в крови (Е. Пфлюгер)
1875 г.	Дано первое описание хромосом (Э. Страсбургер)
1878 г.	Предложен термин «энзим» для обозначения ферментов (Ф.В. Кюне)
1883 г.	Сформулирована биологическая (фагоцитарная) теория иммунитета (И.И. Мечников)

1892 г.	Открыты вирусы (Д.И. Ивановский)
1893 г.	Открыты нитрифицирующие бактерии и объяснена их роль в круговороте азота (С.Н. Виноградский)
1897 г.	Показано, что брожение может происходить вне живых клеток, т. е. начато исследование гликолиза (Г. и Э. Вухнеры)
1898 г.	Открыто двойное оплодотворение у цветковых растений (О. Г. Навашин)
1900 г.	Вторичное открытие законов наследственности (К. Корренс, К. Чермак и Г. де Фриз)
1900 г.	Открыты группы крови у человека (К. Ландштейнер)
1901 г.	Сформулировано представление об условно-рефлекторной деятельности (И.П. Павлов)
1903 г.	Привлечено внимание к роли зеленых растений в космическом круговороте энергии и веществ (К.А. Тимирязев)
1906 г.	Начато использование дрозофилы в качестве экспериментальной генетической модели (Т. Морган)
1910 г.	Доказано сцепление генов в хромосомах (Т. Морган)
1910 г.	Доказано единство брожения и дыхания (С.П. Костычев)
1910 г.	Сформулирована теория филэмбриогенеза (А.Н. Северцов)
1920 г.	Открыта нейросекреция (О. Леви)

1920 г.	Сформулирован закон гомологических рядов наследственности (Н.И. Вавилов)
1921 г.	Открыто влияние одной части зародыша на другую и выяснена роль этого явления в детерминации частей развивающегося зародыша (Г. Шпеман)
1922 г.	Открыт лизоцин (А. Флеминг)
1923 г.	Охарактеризован фотосинтез в качестве окислительно-восстановительной реакции (Т. Гунберг)
1924 г.	Опубликована естественно-научная теория происхождения жизни на Земле (А.И. Опарин)
1926 г.	Объяснена роль мутаций в естественном отборе (С.С. Четвериков)
1926 г.	Получена кристаллическая уреаса (Д. Сампер)
1926 г.	Опубликован труд В.И. Вернадского «Биосфера»
1931 г.	Открыто дыхательное фосфорилирование на уровне клеток (В.А. Энгельгардт)
1932 г.	Появление первого электронного микроскопа просвечивающего типа (М. Кноль, Э.

	Руска)
1933 г.	Выделены и охарактеризованы ауксины растений (Ф. Кегль)
1934 г.	Обоснована центровая теория гена (Н.П. Дубинин, А.С. Сребровский и др.)
1937 г.	Открыт цикл трикарбоновых кислот (Г.А. Кребс)
1939 г.	Сформулирована теория природной очаговости трансмиссивных болезней (Е.Н. Павловский)
1940 г.	Получен пенициллин (Г. Флори и Э. Чейн)
1940 г.	Сформулирована теория биогеоценозов (В.Н. Сукачев)
1941 г.	Экспериментально доказано, что синтез бактериальными клетками факторов роста контролируется генами (Д. Билд и Э. Татум)
1943 г.	Доказано существование спонтанных мутаций (С. Лурия и М. Дельбрюк)
1944 г.	Доказана генетическая роль ДНК (О. Эвери, С. Маклеод и М. Маккарти)
1944 г.	Сформулировано учение о девастации гельминтов (К.И. Скрябин)
1946 г.	Открыта система рекомбинации у бактерий (Д. Ледсберг и Э. Татум)
1948 г.	Обосновано единство принципов управления в технических системах и живых организмах (Н. Винер)
1951 г.	Сформулировано представление о вторичной структуре белков и открыта α -спираль (Л. Полинг)
1952 г.	Открыты мигрирующие (транспозитируемые) генетические элементы растений (В. Макклиток)
1953 г.	Сформулированы представления о структуре ДНК (Д. Уотсон и Ф. Крик)
1957 г.	Запущен второй искусственный спутник Земли с лайкой на борту (СССР)
1960 г.	Синтезирован хлорофилл (Р. Вудворд)
1960 г.	Установлена гибридизация культивируемых соматических клеток (Г. Барский)
1961 г.	Определены тип и общая природа генетического кода (Ф. Крик, Л. Барнет, С. Бреннер, Р. Уотс-Тобин)
1961 г.	Начато клонирование животных (Дж. Гердон)
1962 г.	Сформулированы представления о регуляции активности генов (Ф. Жакоб и Ж. Моно)
1964 г.	Открыты транспозитируемые (перемещаемые) генетические элементы микроорганизмов (Э. Кондо и С. Митоухаши)
1966 г.	Расшифрован генетический код (М. Ниренберг, М. Очоа, Х. Корана)

1968 г.	Осуществлен химический синтез гена (Х. Корана)
1968 г.	Открыты рестрикционные эндонуклеазы (М. Месельсон, Р. Юан, С. Ланн, В. Арбер)
1970 г.	Открыта обратная транскрипция (Х. Темин, Д. Балтиморе)
1973 г.	Опубликованы результаты первых экспериментов по молекулярному клонированию (С. Козн, А. Чанг)
1975 г.	Открыты гибридомы и способ получения моноклеточных антител (Ц. Мильштейн)
1982 г.	Показана возможность изменения фенотипа млекопитающих (получения трансгенных мышей) с помощью рекомбинантных молекул ДНК (Р. Полмитер и Р. Бринстер)
1982 г.	Открыта каталитическая активность РНК (Т. Чек)
1988 г.	Установлен фактор, «лицензирующий» и позволяющий один раунд репликации ДНК на клетку (Д. Блау, Р. Лаун)
1993 г.	Осуществлены первые эксперименты по индукции монозиготных близнецов человека (П. Стилман и Д. Холл)
1994 г.	Идентификация семейства гомеотических (Нох) генов, которые существенны в определении плана строения хордовых (К. Кеньон)
1995 г.	Установлена возможность оплодотворения женских половых клеток мужскими сперматидами (Ж. Тестарт, Я. Тесарик и К. Мендоза)
1997 г.	Установлена возможность получения (клонирования) потомства млекопитающих путем оплодотворения яйцеклеток, лишенных ядер, ядрами соматических клеток (И. Вилмут, К. Кэмпбелл и др.)
2001 г.	Секвенирован геном человека (Интернациональный коллектив научных работников)
2002 г.	Открыты механизмы генетического деления клеток и развития органов у <i>Caenorhabditis elegans</i> (С. Бреннер, С. Салстон, Д. Горовиц)

СЛОВАРЬ

Абиологический фактор	Неживой компонент среды (вода, почва и др.)
Абиогенез	Спонтанное самозарождение организмов
Автотроф	Организм, синтезирующий органические соединения из неорганических. Являются «продуцентами» пищи
Адаптация	Процесс формирования признаков у организмов, обеспечивающих их существование в условиях той или иной среды
Аденозиндифосфат (АДФ)	Рибонуклеотид-5'-дифосфат, служащий акцептором фосфатной группы в энергетическом цикле клеток
Аденозинтрифосфат (АТФ)	Соединение с богатыми энергией фосфатными связями, вовлеченными в перенос энергии в клеточном метаболизме в

	качестве донора фосфатной группы
Азотфиксация	Перевод азотфиксирующими микроорганизмами азота атмосферы в биологически доступную растворимую форму
Акселерация	Ускорение роста людей и проявление их физиологических функций
Активация аминокислоты	Ферментативное образование эфирной связи между карбоксильной группой аминокислоты и гидроксильной группой ее тРНК
Активный транспорт	Перенос растворенного вещества через клеточную мембрану, обеспечиваемый энергией
Аллель	Альтернативная форма одного и того же генного локуса гомологичной хромосомы или один из пары генов, занимающих определенную позицию (локус) на гомологичной хромосоме и детерминирующий альтернативный признак
Аллостерические ферменты	Регуляторные ферменты, для которых характерно изменение каталитической активности в процессе нековалентного связывания метаболита в участке, не являющимся каталитическим центром
Аминокислота	Органическое соединение, содержащее аминогруппу в α -положении и карбоксильную группу. Является строительным блоком в белках
Аллопатическое видообразование	Развитие новых видов в результате изоляции организмов исходной популяции географическим барьером
Аминоацил	тРНК-синтетаза - фермент, который катализирует образование аминоацил-тРНК благодаря энергии АТФ
Амнион	Мембрана, содержащая жидкость, в которой находится эмбрион
Анаболизм(ассимиляция)	Эндотермический процесс употребления поступающих в клетку соединений веществами самой клетки (биосинтез компонентов клетки из молекул-предшественников)
Анаэробное дыхание	Реакция распада глюкозы без участия кислорода
Андрогены	Мужские половые гормоны
Анеуплоидия	Мутация в виде нарушений нормального количества хромосом из-за добавления или удаления одной или более хромосом
Антибиотик	Субстанция, продуцируемая микроорганизмом (микроскопическим грибом), которая подавляет рост других микроорганизмов
Антиген	Вещество, преимущественно белковой природы, вызывающее при введении в организм позвоночных образование антител и способное реагировать с антителами в различных реакциях
Антикодон	Триплет нуклеотидов тРНК, комплементарный триплету (кодону) в мРНК

Антимутаген	Фактор, предупреждающий мутации
Антитело	Субстанция (защитный белок), продуцируемая в организме в ответ на введение антигена и способная реагировать с антигеном
Антропогенез	Исторический процесс эволюционного становления человека
Апостоз	Суицид клеток
Ароморфозы	Изменения, которые поднимают на новый высокий уровень морфофизиологическую организацию и жизнедеятельность организмов
Архебиоз	Постепенное возникновение и развитие живой материи в течение длительного времени
Ассимиляция	См. анаболизм
АТФ-фаза	Энерготребующий фермент, гидролизующий АТФ до АДФ и фосфата
АТФ-синтаза	Комплексный фермент, синтезирующий АТФ из АДФ и фосфата в процессе фосфорилирования
Аэроб	Организм, живущий в присутствии кислорода
Аэробное дыхание	Реакция распада глюкозы в присутствии кислорода
Бесполое размножение	Размножение без объединения гамет
Бинарная номенклатура	Система наименования организмов, использующая два названия (родовое и видовое)
Биогеоценоз	См. экологическая система

Биосинтез	Продукция химического соединения в живом организме
Биосфера	Живая оболочка Земли
Биологический фактор	Живой компонент среды (растения и животные)
Вакуоль	Пространство в цитоплазме, в котором содержится резервный питательный материал или отбросы
Видообразование	Образование новых видов организмов
Водородная связь	Слабое электростатическое притяжение электроотрицательного атома к атому водорода, который ковалентно связан с другим электроотрицательным атомом
Восстановление (репарация) ДНК	Реконструкция поврежденной ДНК

Время полужизни	Время, за которое происходит распад половины данного соединения
Второй закон термодинамики	Закон, в соответствии с которым любой физический или химический процесс сопровождается ростом энергии
Гамета	Зародышевая клетка (яйцеклетка или сперматозоид)
Гаметогенез	Рост и дифференцировка мужских и женских клеток
Гаплоид	Особь (клетка) с одинарным набором хромосом (n-числом хромосом)
Гаплоидия	Мутация в виде уменьшения всего набора хромосом
Гемоглобин	Гемсодержащий белок (дыхательный пигмент) красных клеток крови
Гемоцианин	Дыхательный пигмент, содержащий медь и встречающийся в крови у членистоногих и моллюсков
Ген	Сегмент ДНК, контролирующий синтез одного полипептида
Генетическая информация	Наследственная информация, закодированная в молекулах ДНК или РНК
Генетическая карта	Чертеж, на котором показана последовательность хромосомных генов в группах сцепления
Генетический вектор	ДНК (плазмид, вирусов), способная к автономной репликации в клетках и присоединять к себе клонируемый сегмент ДНК
Генетический груз	Совокупность неблагоприятных генов, унаследованных людьми современных поколений от людей предыдущих поколений, а также возникающих в результате мутаций в каждом новом поколении
Генетический код	Способ кодирования структуры белков
Генетический импринтинг	Дифференциальная экспрессия генов, причем в зависимости от источника наследования мутации генов (от отца к матери)
Генетический мониторинг	Слежение за генетическими процессами в популяциях человека
Генная инженерия	Методология конструкции в реконструкции молекул ДНК
Генный локус	Позиция на хромосоме
Генный пул	Генетический материал вида (сумма аллелей популяции) на данный период времени
Геном	Совокупность генов организма данного вида

Генотип	Генетическая конструкция индивидуального организма или совокупность генов данного организма
Гербицид	Химическое соединение, убивающее растения
Гермафродитизм	Продукция женских и мужских половых клеток особью, имеющей женские и мужские половые железы
Гетерозигота	Организм, у которого какая-либо генная пара представлена доминантным и рецессивным аллелями
Гетероплоидия	См. анеуплоидия
Гетеротроф	Организм, нуждающийся в энергии и углероде (не способный к синтезу органического вещества)
Гибрид	Потомство генетически различных родителей, гетерозиготное по одной или многим парам генов
Гидролиз	Разложение соединения (молекулы на две или более меньших) реакцией с водой
Гидросфера	Водная часть биосферы, включая водяные пары
Гипотеза	Предположение, пробное объяснение или утверждение, которое нуждается в экспериментальном доказательстве
Гистоны	Хромосомные основные белки
Гликоген	Форма углевода, запасаемого в клетках
Гликолиз	Превращение глюкозы в пировиноградную кислоту (тип брожения)
Гомозигота	Организм, у которого какая-либо генная пара представлена доминантными или рецессивными генами
Гомология	Сходство структур тела разных организмов, обусловленное их общим эмбриональным происхождением. Структуры могут иметь различные функции
Гонады	Репродуктивные органы, в которых образуются гаметы (яичники, семенники)

Гормон	Химическая субстанция, синтезируемая эндокринной железой и регулирующая активность клеток
Градуализм	Взгляд на эволюцию как на процесс, протекающий градуально во времени
Дальтон	Масса одного атома водорода ($1,66 \times 10^{-24}$ г)
Дезоксирибонуклеотиды	Рибонуклеотиды, в которых пентозным компонентом является

	2-дезокси-Д-рибоза
Дегидрогеназы	Ферменты, катализирующие процесс удаления двух атомов водорода из субстрата
Демография	Статистическое изучение популяций человека (размеров, плотности, распространения и т. д.)
Дезаминирование	Процесс ферментативного удаления аминогрупп из аминокислот
Дивергенция признаков	Расхождение признаков в ходе эволюции организмов
ДНК	Полимер (полинуклеотид), обладающий функцией хранения генетической информации
ДНК-лигаза	Фермент, который катализирует образование фос-фодиэфирных скелетных связей между 3'-концом одной цепи ДНК и 5' - концом другой цепи
ДНК-полимераза	Фермент, катализирующий синтез ДНК из дезоксирибонуклеотид-5' -трифосфатов
Дрейф генов	Изменения в частоте генов у организмов малых популяций в результате случайных скрещиваний
Доминантность	Подавление одним аллелем проявления другого (рецессивного) в паре аллелей
Дыхание	Расщепление молекул питательного вещества путем их окисления, сопровождаемого освобождением энергии
Естественный отбор	Сохранение наиболее благоприятных индивидуальных различий, обеспечивающих выживание организмов и их приспособление к среде
Зигота	Оплодотворенная яйцеклетка
Изогамия	Половое размножение при использовании одинаковых гамет
Изотопы	Радиоактивные или стабильные формы элементов, различающиеся между собой молекулярной массой, но близкие химически к природным формам элементов
Изоферменты	Формы одного и того же фермента, различающиеся между собой по сходству к субстратам и по активности
Инбридинг	Родственное скрещивание организмов
Индукцибельный фермент	Фермент, синтез которого индуцируется своим субстратом. Нормально не вырабатывается клеткой
Инсерционная последова-	Фланкирующие последовательности азотистых оснований

тельность ДНК	транспозонов
Интерферон	Белок, который синтезируется вирусзараженными клетками животных и человека и препятствует заражению этих клеток другим вирусом
Интрон	Транскрибируемая, но не транслируемая последовательность ДНК
Калория	Количество тепла, необходимого для повышения температуры 1 г воды на 1 °С (с 14,5 до 15,5 °С)
Канцероген	Фактор, вызывающий рак
Капилляры	Мелкие кровеносные сосуды, соединяющие артерии с венами
Кариотип	Диплоидный набор хромосом, определяемый их числом, величиной и формой
Катаболизм (диссимиляция)	Экзотермический процесс распада сложных веществ в организме с освобождением энергии
Катализ	Изменение части химической реакции добавлением субстанции, которая не изменяет конец реакции
Каталитический центр	Участок фермента, который вовлечен в каталитический процесс
Квант	Наименьшая единица энергии света
кДНК (комплементарная)	ДНК, синтезируемая обратной транскриптазой и комплементарной цепью мРНК
Киназа	Фермент, катализирующий с помощью АТФ фосфорилирование молекулы-акцептора
Клон	Вегетативное потомство одной особи, возникшее бесполом путем
Коацерванты	Агрегаты коллоидных капель, удерживаемых вместе электростатическими зарядами
Ковалентная связь	Химическая связь, образуемая парой электронов
Код генетический	Система записи генетической информации в ДНК
Кодон	Триплет азотистых оснований, кодирующий место одной аминокислоты в полипептиде
Коллинеарность	Линейное соответствие между нуклеотидной последовательностью ДНК и кодируемой ею последовательностью аминокислот в белке
Комменсализм	Форма существования организмов двух видов, при которой организмы одного вида извлекают выгоду, не повреждая

	организмы другого вида
--	------------------------

Ковергентная эволюция	Эволюция сходных признаков неродственных видов
Конститутивные ферменты	Ферменты метаболизма, нормально присутствующие в клетках
Конформация	Трехмерная структура макромолекулы
Конъюгация	Форма полового размножения, при которой два организма формируют между собой контакты и обмениваются генетическим материалом
Кофактор	Низкомолекулярное органическое или неорганическое соединение, которое необходимо для проявления активности фермента
Кофермент	Небелковый органический компонент фермента, ответственный за его активность (часто витамин)
Креоационизм	Учение о сверхъестественном сотворении Земли и живого мира
Кребса цикл	Серия ферментативных реакций, конвертирующих пировиноградную кислоту в двуокись углерода, воду и энергию
Кретинизм	Патологическое состояние, являющееся результатом тиреоидизма до полового созревания
Кроссинговер	Обмен частями гомологичных хромосом в процессе мейоза
Литосфера	Подразделение биосферы (поверхности Земли)
Макромолекула	Молекула, молекулярная масса которой составляет от нескольких тысяч до сотен миллионов дальтон
Макроэволюции	Крупномасштабные генетические изменения организмов во времени, ведущие к новым уровням сложности и появлению организмов, принадлежащих к более крупным таксономическим единицам по сравнению с видом
Мезодерма	Слой зародышевых клеток между эктодермой и энтодермой
Мейоз	Редукционное деление ядер клеток репродуктивных органов, сопровождающееся уменьшением числа хромосом в ядре
Метаболизм	Совокупность химических реакций в клетках (организме), заключающихся в синтезе и распаде сложных молекул с образованием промежуточных продуктов (метаболитов)
Метаболит	Продукт реакций катаболизма

Метагенез	Вторичная смена поколений
Металлофермент	Фермент, содержащий ион металла в качестве протетической группы
Метамерия	Сегментация тела
Микроэволюция	Мелкие генетические изменения, ведущие к видообразованию
Митоз	Механизм деления соматических клеток
Митотический цикл	Совокупность процессов, происходящих в клетке от одного деления до другого
Моносомия	Мутация в виде потери одного гомолога в хромосомной паре
Молярный раствор	Раствор, в котором 1 моль вещества, под которым понимают молекулярную массу химического элемента, выраженную в граммах, растворен в 1 литре раствора
Морфогенез	Совокупность процессов, определяющих структурную организацию клеток и тканей, а также общую морфологию организмов
Морфология	Форма или структура организма
Мутаген	Фактор, вызывающий мутации
Мутагенез	Процесс образования мутаций
Мутация	Изменение генетического материала, сопровождающееся изменениями фенотипа
Мутуализм	Взаимовыгодная связь между организмами разных видов
Наследственность	Передача признаков от родителей к потомству
Необиогенез	Процесс образования живых форм из неорганических веществ (в виде химической эволюции)
Нонсенс-кодон	Кодон, детерминирующий окончание синтеза полипептидной цепи
Нонсенс-мутация	Мутация, сопровождающаяся преждевременным окончанием синтеза полипептидной цепи
Норма реакции	Разнообразие фенотипов, возникающих в результате взаимодействия генотипа с разными факторами среды
Нуклеаза	Фермент, который способен гидролизовать меж-нуклеотидные связи в нуклеиновой кислоте
Нуклеозид	Соединение пуринового или пиримидинового азотного основания, ковалентно связанного с пентозой
Нуклеотид	Фундаментальная структура нуклеиновой кислоты (нуклеозид, у которого одна из гидроксильных групп пентозы фосфорилирована)

Обратная мутация	Мутация, сопровождающаяся восстановлением дикого фенотипа
------------------	---

Обратная транскриптаза	РНК-зависимая ДНК-полимераза
Овогенез	Развитие яйцеклеток
Окислительно-восстановительная реакция	Реакция, в которой происходит перенос электронов от донорской молекулы к акцепторной молекуле
Окислительное фосфорилирование	Реакция ферментативного превращения АДФ в АТФ, сопровождаемая одномоментным переносом электронов от субстрата к молекулярному кислороду
Онтогенез	Индивидуальная история организма
Оператор	Последовательность ДНК, с которой связывается белок-репрессор
Оперон	Единица координированной экспрессии генов
Оплодотворение	Объединение гамет, сопровождающееся образованием зиготы
Осмоз	Диффузия воды через полупроницаемую мембрану, разделяющую два раствора, из меньшей концентрации в большую
Осмотическое давление	Давление, которое является результатом диффузии воды через мембрану (из меньшей концентрации раствора в большую)
Открытая система	Система, которая обменивается материей и энергией окружающей среды
Палеонтология	Наука, изучающая прошлые геологические периоды по ископаемым остаткам
Пал индром ДНК	Сегмент ДНК, в котором обе цепи обладают осевой симметрией относительно центра
Панспермия	Занос жизни на Землю с других планет
Паразит	Организм, который живет за счет другого организма
Параллельная эволюция	Развитие сходств у организмов эволюционно сходных линий в результате действия сходных факторов селекции
Партеногенез	Развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки
Пенетрантность	Частота проявления гена, измеряемая частотой появления признака популяции
Пептид	Две или более аминокислоты, ковалентно связанные между собой пептидными связями (амидными связями между α -аминогруппой

	одной аминокислоты и α -карбоксильной группой другой аминокислоты)
Первый закон термодинамики	Закон, устанавливающий, что в ходе всех процессов во Вселенной ее общая энергия не остается постоянной
Пиноцитоз	Поглощение жидкостей и высокомолекулярных веществ клетками за счет выпячивания плазматической мембраны
Плазма	Жидкая часть крови
Плаزمида	Бактериальная экстрахромосомная молекула ДНК
Полиплоидия	Мутация в виде увеличения кратного набора хромосом
Полипептид	Цепь аминокислот, соединенных между собой пептидными связями
Полинуклеотид	Последовательность нуклеотидов, ковалентно связанных между собой путем соединения фос-фодиэфирным мостиком 3'-положения пентозы одного нуклеотида с 5'-положением следующего за ним нуклеотида
Популяция	Совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию, скрещивающихся между собой и изолированных от других популяций этого вида
Приматы	Отряд плацентарных млекопитающих (обезьяны, человек)
Прокариоты	Организмы, не имеющие ядерной оболочки
Протеолитический фермент	Фермент, катализирующий гидролиз белков или пептидов
Радиоактивный изотоп	Изотоп, в котором происходит переход нестабильного ядра в стабильное
Размножение	Свойство организмов производить потомство, или способность организмов к самовоспроизведению, продолжению своего вида
Развитие	Общая совокупность процессов и изменений в росте, дифференциации и морфогенезе
Раса	Исторически сложившаяся группировка людей, характеризующихся сходством морфологических и физиологических свойств, а также общностью занимаемых ими территорий
Расогенез	Процесс образования рас
Регенерация	Восстановление утерянных или поврежденных частей тела
Регуляторный ген	Ген, контролирующий экспрессию другого гена
Рекомбинация	Новое сочетание генов, устанавливаемое в ходе мейоза или генно-инженерным путем

Рекомбинация ДНК	ДНК, образованная воссоединением последовательностей разного происхождения
Репрессор	Белок, блокирующий транскрипцию ДНК путем связывания с оператором
Рестриктазы	Ферменты, «разрезающие» ДНК в определенных участках
Ретровирус	Вирус, содержащий РНК и РНК-зависимую ДНК-полимеразу (обратную транскриптазу, ревертазу)
Рецессивный ген	Ген, который не экспрессируется в присутствии доминантного аллеля
Рибонуклеаза	Фермент, катализирующий гидролиз межнуклеотидных связей в РНК
РНК	Рибонуклеиновая кислота
Рост	Постепенное повышение количества клеток, массы и размеров организма
Сбраживание	Расщепление глюкозы в отсутствие кислорода с образованием энергии
Сведберг (S)	Единица скорости седиментации (осаждения) частиц при центрифугировании
Свободная энергия	Часть общей энергии системы, благодаря которой система может выполнять работу (при постоянных температуре и давлении)
Секулярный тренд	Вековая тенденция, или увеличение длины тела репродуктивного периода, продолжительности жизни и других важнейших свойств человека в определенные (длительные) интервалы времени
Система	Совокупность материи, изолированная от окружающей среды (остальной материи во Вселенной)
Симбиоз	Сожительство организмов разных видов, из которого оба извлекают выгоду
Сперматогенез	Развитие половых клеток
Сперматиды	Гаплоидные мужские зародышевые клетки, которые дифференцируются в зрелые сперматозоиды
Сплайсинг	Ферментативное присоединение одного сегмента ДНК к другому после вырезания интронов
Спора	Репродуктивная клетка в бесполом размножении организмов
Структурный ген	Ген, который кодирует структуру белка
Сцепление генов	Одновременное наследование двух или более генов, локализованных на одной хромосоме
Таксон	Единица классификации организмов
Таксономия	Классификация организмов
Теория	Научное объяснение установленных фактов

Тиминовый димер	Ковалентно соединенные два тиминового остатка в молекуле ДНК
Токсин	Субстанция, продуцируемая одним организмом и токсичная для других организмов
Топоизомеразы	Ферменты, вызывающие сверхскручивание ДНК
Трансаминазы	Ферменты, катализирующие перенос аминогрупп от одного метаболита к другому
Транзиция	Перекрестная замена оснований в ДНК
Трансверсия	Замена одного основания на другое в ДНК
Транскрипция	Переписывание информации с ДНК в мРНК
Трансляция	Реализация генетической информации
Транспозон	Мобильный, перемещающийся генетический элемент (сегмент ДНК)
Транспорт электронов	Переход электронов от субстрата к кислороду в дыхательные цепи
Трисомия	Мутация в виде превращения дубликата хромосомы в трипликат
Тропосфера	Подразделение биосферы (нижняя часть атмосферы)
Фенотип	Совокупность внешних и внутренних признаков организма
Фермент	Органический катализатор
Ферментация	Аэробное дыхание посредством ферментов
Филогенез	Историческое развитие вида
Фитопланктон	Плавающие фотосинтезирующие организмы
Фосфорилирование	Образование фосфатного производного биологической молекулы в результате ферментативного переноса фосфатной группы от АТФ
Фотосинтез	Синтез углеводов зелеными растениями под влиянием солнечного света
Хемосинтез	Процесс, в котором энергия для синтеза органических питательных веществ образуется в результате окисления простых неорганических соединений
Хемотаксис	Движение клеток к химическому фактору среды
Химерная ДНК	Рекомбинантная ДНК, созданная генно-инженерным методом
Химическая эволюция	Постепенная трансформация неживого вещества и энергии в живые клетки
Хищничество	Взаимодействие организмов, при котором один (хищник) убивает другого (жертву)

Хлоропласт	Клеточная органелла, содержащая хлорофилл
Хорион	Мембрана эмбриона у рептилий, птиц и млекопитающих
Хроматин	Вещество хромосом
Хромосома	Структурное образование ядра клеток, содержащее гены

Центральная догма биологии	Принцип, в соответствии с которым генетическая информация передается по схеме ДНК-РНК-белок
Центромера	Участок хромосомы, к которому примыкает веретено в процессе митоза и мейоза
Цитозоль	Водная фаза цитоплазмы с растворенными в ней веществами
Цитокинез	Разделение цитоплазмы с образованием двух дочерних клеток
Цитоплазма	Клеточная субстанция, окружающая ядро
Цитохром С	Одна из групп железосодержащих белковых субстанций, функционирующих в качестве кофер-мента в дыхании клеток
Чередование поколений	Тип размножения, в котором есть чередование полового и бесполого поколений
Чистая линия	Потомство организма, полученное в результате его самоопыления или самооплодотворения
Эволюция	Развитие организмов и преобразование их во времени
Экологическая система (биогеоценоз)	Элементарная единица биосферы в виде совокупности живых организмов и неживых элементов на определенной территории
Экологическая сукцессия	Замена сообществ одних организмов сообществами других организмов
Эксон	Транскрибируемая и транслируемая последовательность ДНК
Экспрессивность	Уровни (сила) фенотипической выраженности гена
Эктодерма	Наружный слой гастролы (наружный зародышевый листок)
Электрофорез	Перемещение заряженных частиц в электрическом поле
Эмбрион	Организм на ранней стадии развития

Эндонуклеаза	Фермент, гидролизующий внутренние фос-фодиэфирные связи в ДНК
Энтодерма	Внутренний слой гастролы (внутренний зародышевый листок)
Энтропия	Уменьшение свободной энергии и повышение той части внутренней энергии системы, которая является мерой степени неупорядоченности системы
Эпителий	Слой клеток, покрывающий поверхность полостей организма
Эритроцит	Красная клетка крови
Эстрогены	Женские половые гормоны
Эукариот	Организм, клетки которого содержат оформленное ядро

ЕДИНИЦЫ ИЗМЕРЕНИЙ

В биологических исследованиях используют метрическую систему измерений, с помощью которой измеряют три основных «количества» - длину (объем), массу, время.

В соответствии с Международной системой единиц используют следующие единицы измерений.

Длина: основная единица - метр

1 сантиметр (см) = 0,01 м

1 миллиметр (мм) = 0,001 м

1 микрометр, или микрон (мкм) = 0,000001 м

1 нанометр (нм) = 0,000000001 м

1 нанометр = 10 А (ангстремам)

1 ангстрем = 10^{-10} м

Масса: основная единица - грамм

1 миллиграмм = 0,001 г

1 микрограмм = 0,000001 г

1 нанограмм = 0,000000001 г

1 пикограмм = 0,00000000001 г

Молекулярная масса:

1 дальтон = 1,661-10 г

Время: основная единица - секунда

1 миллисекунда = 0,001 с

1 микросекунда = 0,000001 с

Объем:

а) основная единица - кубический метр (m^3) 1 кубический сантиметр (cm^3) = 0,000001 м

1 кубический миллиметр (мм^3) = $0,000000001^3$ м

б) основная единица - литр 1 миллилитр (мл) = 0,001 л

1 микролитр (л) = 0,000001 л

1 мл всегда равен 1 см^3 , а $1 \text{ л} = 1 \text{ дм}^3$

Единицы энергии: джоуль (Дж)

1 кал = 4,184 Дж