УДК
ББК

ISBN 5-89004-097-9

Чебышев Н. В., Гринева Г. Г. , Козарь М. В. , Гуленков С. И.

Биология (Учебник). - М.: ВУНМЦ, 2000. - 592 с.

Учебник для студентов медицинских ВУЗов "Биология", авторы Н. В. Чебышев, Г. Г. Гринева, М. В. Козарь, С. И. Гуленков, предназначен для факультетов высшего сестринского образования и для изучения курса биологии на фармацевтических факультетах. Он написан в соответствии с программами для этих факультетов.

Учебник может быть использован при изучении курса биологии в медицинских училищах и колледжах.

Учебник содержит введение и шесть разделов в соответствии с программой:

• молекулярно-генетический уровень организации живого

• клеточный уровень организации живого

• организменный уровень организации живого

• популяционно-видовой уровень организации живого

• биоценотический уровень организации живого

• биосферный уровень организации живого Учебник адаптирован к программам этих факультетов, хорошо иллюстрирован, что позволит студентам лучше освоить изучаемый материал.

http://www.bestmedbook.com/

Глава 1
ОРГАНИЗАЦИЯ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

1.1. Введение в науку биологию

Биология — наука о жизни (от греч. *биос* — жизнь, *логос* — наука) — изучает закономерности жизни и развития живых существ. Термин «биология» был предложен немецким ботаником Г.Р. Тревиранусом и французским естество-испытателем Ж.-Б. Ламарком в 1802 году независимо друг от друга.

Биология относится к естественным наукам. Разделы науки биологии можно классифицировать по-разному. Например, в биологии выделяют науки по объектам исследования: о животных — зоологию; о растениях — ботанику; анатомию и физиологию человека как основу медицинской науки. В пределах каждой из этих наук имеются более узкие дисциплины. Например, в зоологии выделяют протозоологию, энтомологию, гельминтологию и другие.

Биологию классифицируют по дисциплинам, изучающим морфологию (строение) и физиологию (функции) организмов. К морфологическим наукам относят, например, цитологию, гистологию, анатомию. Физиологические науки — это физиология растений, животных и человека.

Для современной биологии характерно комплексное взаимодействие с другими науками (химией, физикой, математикой) и появление новых сложных дисциплин.

Значение биологии для медицины велико. Биология — теоретическая основа медицины. Врач древней Греции Гиппократ (460-274 г. до н.э.) считал, что «необходимо, чтобы каждый врач понимал природу». Во всех теоретических и практических медицинских науках используются общебиологические обобщения.

Теоретические исследования, проводимые в различных областях биологии, позволяют использовать полученные данные в практической деятельности медицинских работников. Например, открытие структуры вирусов, возбудителей инфекционных заболеваний (оспы, кори, гриппа и других), и способов их передачи, позволило ученым создать вакцину, предотвращающую распространение этих заболеваний или снижающую риск гибели людей от этих тяжелых инфекций.

1.2. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНИ

Согласно определению, данному ученым-биологом М.В. Волькенштейном (1965 г.), «живые организмы представляют собой открытые, саморегулирующиеся, самовоспроизводящиеся системы, построенные из биополимеров — белков и нуклеиновых кислот». Через живые открытые системы проходят потоки энергии,

информации, вещества.

Живые организмы отличаются от неживых признаками, совокупность которых определяет их жизненные проявления.

1.3. ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ЖИВОГО

К основным свойствам живого можно отнести:

1. Химический состав. Живые существа состоят из тех же химических элементов, что и неживые, но в организмах есть молекулы веществ, характерных только для живого (нуклеиновые кислоты, белки, липиды).

2. Дискретность и целостность. Любая биологическая система (клетка, организм, вид и т.д.) состоит из отдельных частей, т.е. дискретна. Взаимодействие этих частей образует целостную систему (например, в состав организма входят отдельные органы, связанные структурно и функционально в единое целое).

3. Структурная организация. Живые системы способны создавать порядок из хаотичного движения молекул, образуя определенные структуры. Для живого характерна упорядоченность в пространстве и времени. Это комплекс сложных саморегулирующихся процессов обмена веществ, протекающих в строго определенном порядке, направленном на поддержание постоянства внутренней среды — гомеостаза.

4. Обмен веществ и энергии. Живые организмы — открытые системы, совершающие постоянный обмен веществом и энергией с окружающей средой. При изменении условий среды происходит саморегуляция жизненных процессов по принципу обратной связи, направленная на восстановление постоянства внутренней среды — гомеостаза. Например, продукты жизнедеятельности могут оказывать сильное и строго специфическое тормозящее воздействие на те ферменты, которые составили начальное звено в длинной цепи реакций.

5. Самовоспроизведение. **Самообновление**. Время существования любой биологической системы ограничено. Для поддержания жизни происходит процесс самовоспроизведения, связанный с образованием новых молекул и структур, несущих генетическую информацию, находящуюся в молекулах ДНК.

6. Наследственность. Молекула ДНК способна хранить, передавать наследственную информацию, благодаря матричному принципу репликации, обеспечивая материальную преемственность между поколениями.

7. Изменчивость. При передаче наследственной информации иногда возникают различные отклонения, приводящие к изменению признаков и свойств у потомков. Если эти изменения благоприятствуют жизни, они могут закрепиться отбором.

8. Рост и развитие. Организмы наследуют определенную генетическую информацию о возможности развития тех или иных признаков. Реализация информации происходит во время индивидуального развития — онтогенеза. На

определенном этапе онтогенеза осуществляется рост организма, связанный с репродукцией молекул, клеток и других биологических структур. Рост сопровождается развитием.

9. Раздражимость и движение. Все живое избирательно реагирует на внешние воздействия специфическими реакциями благодаря свойству раздражимости. Организмы отвечают на воздействие движением. Проявление формы движения зависит от структуры организма.

2.1.1. НЕОРГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА

Вода необходима для осуществления жизненных процессов в клетке. Ее основные функции следующие:

1. Универсальный растворитель.
2. Среда, в которой протекают биохимические реакции.
3. Определяет физиологические свойства клетки (ее упругость, объем).
4. Участвует в химических реакциях.
5. Поддерживает тепловое равновесие клетки и организма в целом благодаря высокой теплоемкости и теплопроводности.
6. Основное средство для транспорта веществ. Минеральные вещества клетки находятся в виде ионов. Наиболее важные из них катионы - это K^+ , Na^+, Ca^{++}, Mg^{++}, анионы - это Cl^-, HCO_3^-, $H_2PO_4^-$.

Концентрация ионов в клетке и окружающей ее среде неодинаковая. Например, содержание калия в клетках в десятки раз выше, чем в межклеточном пространстве. Катионов натрия, наоборот, в 10 раз меньше в клетке, чем вне ее. Снижение концентрации K^+ в клетке приводит к уменьшению в ней воды, количество которой возрастает в межклеточном пространстве тем больше, чем выше в межклеточной жидкости концентрация Na^+. Уменьшение катионов натрия в межклеточном пространстве приводит к уменьшению в нем содержания воды.

Неравномерное распределение ионов калия и натрия с наружной и внутренней стороны мембран нервных и мышечных клеток обеспечивает возможность возникновения и распространения электрических импульсов.

Анионы слабых кислот внутри клетки способствуют сохранению определенной концентрации водородных ионов (pH). В клетке поддерживается слабощелочная реакция (pH=7,2).

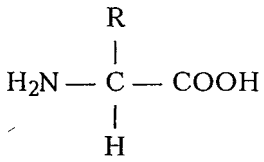
2.1.2. 0РГАНИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА

Органические соединения состоят из многих повторяющихся элементов (мономеров) и представляют собой крупные молекулы, называемые полимерами. К органическим полимерным молекулам относят белки, жиры, углеводы, нуклеиновые кислоты.

2.1.2.1. Белки

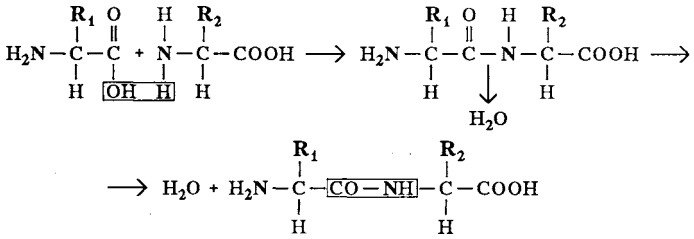
Белки – высокомолекулярные полимерные органические вещества, определяющие структуру и жизнедеятельность клетки и организма в целом. Структурной единицей, мономером их биополимерной молекулы является аминокислота. В образовании белков принимают участие 20 аминокислот. В состав молекулы каждого белка входят определенные аминокислоты в свойственном этому белку количественном соотношении и порядке расположения в полипептидной цепи.

Аминокислота имеет следующую формулу:



В состав аминокислот входят: NH_2 - аминокислотная группа, сдающая основными свойствами; COOH - карбоксильная группа, имеет кислотные свойства. Аминокислоты отличаются друг от друга своими радикалами – R. Аминокислоты – амфотерные соединения, соединяющиеся друг с другом в молекуле белка с помощью пептидных связей.

Схема конденсации аминокислот (образование первичной структуры белка)



Есть первичная, вторичная, третичная и четвертичная структуры белка (рис. 2).

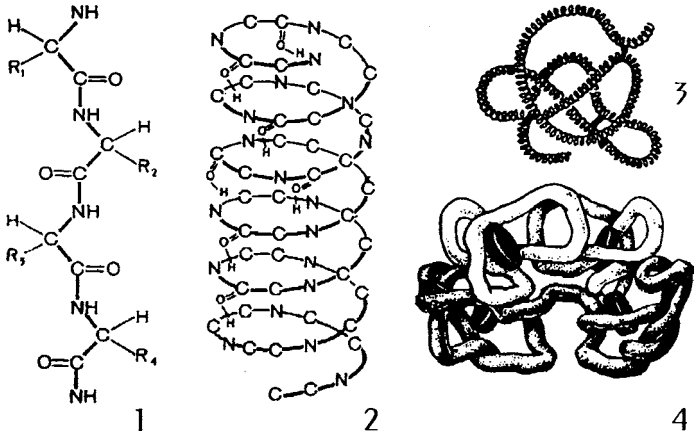


Рис. 2. Различные структуры молекул белка: / — первичная, 2 - вторичная, *3* — третичная, *4* — четвертичная (на примере гемоглобина крови).

Порядок, количество и качество аминокислот, входящих в состав молекулы белка, определяют его первичную структуру (например, инсулин). Белки первичной структуры могут с помощью водородных связей соединяться в спираль и образовывать вторичную структуру (например, кератин). Полипептидные цепи, скручиваясь определенным образом в компактную структуру, образуют глобулу (шар), представляющую собой третичную структуру белка. Большинство белков имеют третичную структуру. Аминокислоты активны только на поверхности глобулы.

Белки, имеющие глобулярную структуру, объединяются вместе и формируют четвертичную структуру (например, гемоглобин). Замена одной аминокислоты приводит к изменению свойств белка.

При воздействии высокой температуры, кислот и других факторов сложные белковые молекулы разрушаются. Это явление называется денатурацией. При улучшении условий денатурированный белок способен восстановить свою структуру вновь, если не разрушается его первичная структура. Этот процесс называется ренатурацией (рис. 3).

Рис. 3. Денатурация белка.

Белки отличаются видовой специфичностью. Каждый вид животных имеет свои белки.

В одном и том же организме каждая ткань имеет свои белки — это тканевая специфичность.

Организмы характеризуются также индивидуальной специфичностью белков.

Белки бывают простые и сложные. Простые состоят из аминокислот, например, альбумины, глобулины, фибриноген, миозин и др. В состав сложных белков, кроме аминокислот, входят и другие органические соединения, например, жиры, углеводы, образуя липопротеиды, гликопротеиды и другие.

Белки выполняют следующие функции:

• ферментативную (например, амилаза, расщепляет углеводы);

• структурную (например, входят в состав мембран клетки);

• рецепторную (например, родопсин, способствует лучшему зрению);

• транспортную (например, гемоглобин, переносит кислород или диоксид углерода);

• защитную (например, иммуноглобулины, участвуют в образовании иммунитета);

• двигательную (например, актин, миозин, участвуют в сокращении мышечных волокон);

• гормональную (например, инсулин, превращает глюкозу в гликоген);

• энергетическую (при расщеплении 1 г белка выделяется 4,2 ккал энергии).

2.1.2.2. Жиры

Жиры - органические соединения, которые наряду с белками и углеводами,

обязательно присутствуют в клетках. Их относят к большой группе органических жироподобных соединений, классу липидов.

Жиры представляют собой соединения глицерина (трехатомный спирт) и высокомолекулярных жирных кислот (насыщенных, например, стеариновой, пальмитиновой, и ненасыщенных, таких, как олеиновая, линолевая и другие). Соотношением насыщенных и ненасыщенных жирных кислот определяются физические и химические свойства жиров.

Жиры нерастворимы в воде, но хорошо растворяются в органических растворителях, например в эфире.

Функции липидов в клетке разнообразны:

• структурная (принимают участие в построении мембраны);

• энергетическая (при распаде в организме 1 г жира выделяется 9,2 ккал энергии - в 2,5 раза больше, чем при распаде того же количества углеводов);

• защитная (от потери тепла, механических повреждений);

• жир - источник эндогенной воды (при окислении Юг жира выделяется 11 г воды);

• регуляция обмена веществ (например, стероидные гормоны — кортикостерон и др.).

2.1.2.3. Углеводы

Углеводы - большая группа органических соединений, входящих в состав живых клеток. Термин "углеводы" введен впервые отечественным ученым К. Шмидтом в середине прошлого столетия (1844 г.). В нем отражены представления о группе веществ, молекула которых отвечает общей формуле: $C_n(H_2O)_n$ — углерод и вода.

Углеводы принято делить на 3 группы: моносахариды (например, глюкоза, фруктоза, манноза), олигосахариды (включают от 2 до 10 остатков моносахаридов: сахароза, лактоза), полисахариды (высокомолекулярные соединения, например, гликоген, крахмал).

Функции углеводов:

1) моносахариды, первичные продукты фотосинтеза, служат исходными для построения разнообразных органических веществ;

2) углеводы — основной источник энергии для организма, т.к. при их разложении с использованием кислорода выделяется больше энергии, чем при окислении жира в том же объеме кислорода;

3) защитная функция. Слизь, выделяемая различными железами, содержит много углеводов и их производных. Она предохраняет стенки полых органов (бронхи, желудок, кишечник) от механических повреждений. Обладая антисептическими свойствами, слизь защищает организм от проникновения болезнетворных бактерий;

4) структурная и опорная функции. Сложные полисахариды и их производные

входят в состав плазматической мембраны, оболочки растительных и бактериальных клеток, наружного скелета членистоногих.

2.1.2.4. Нуклеиновые кислоты

Нуклеиновые кислоты – это ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) и РНК (рибонуклеиновая кислота).

2.1.2.4.1. Дезоксирибонуклеиновая кислота

Молекулы ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты) - это самые крупные биополимеры, их мономером является нуклеотид (рис. 4). Он состоит из остатков трех веществ: азотистого основания, углевода дезоксирибозы и фосфорной кислоты. Известны четыре нуклеотида, участвующие в образовании молекулы ДНК. Они отличаются друг от друга азотистыми основаниями.

Два азотистых основания цитозин и тимин - производные пиримидина. Аденин и гуанин - относят к производным пурина. В названии каждого нуклеотида отражено название азотистого основания. Различают нуклеотиды: цитидиловый (Ц), тимидиловый (Т), адениловый (А), гуаниловый (Г).

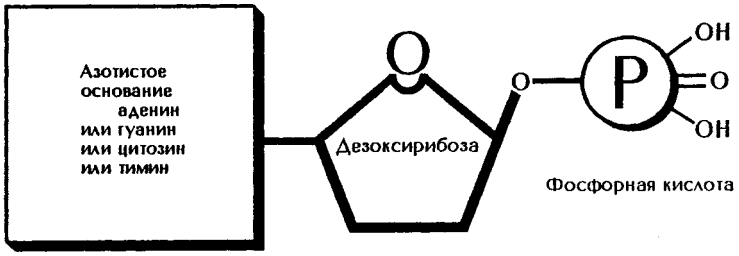


Рис. 4. Схема строения нуклеотида.

Соединение нуклеотидов в нити ДНК происходит через углевод одного нуклеотида и остаток фосфорной кислоты соседнего (рис. 5).

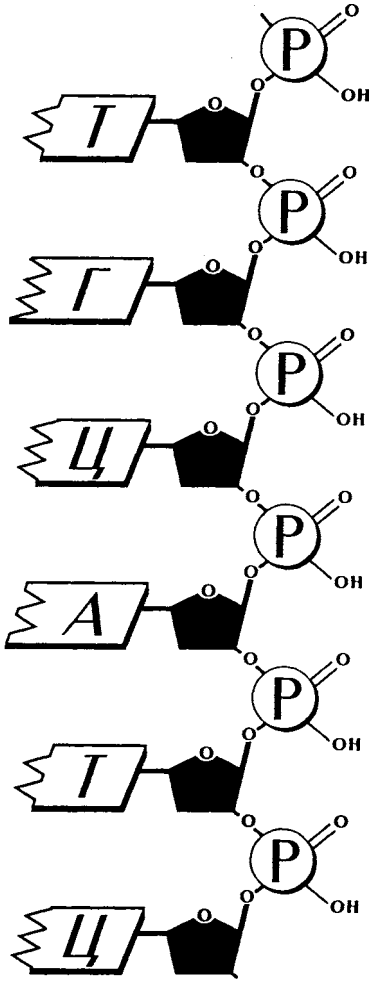


Рис. 5. Соединение нуклеотидов в полинуклеотидную цепь.

Согласно модели ДНК, предложенной Дж. Уотсоном и Ф. Криком (1953 г.), молекула ДНК представляет собой две спирально обвивающие друг друга нити (рис. 6). Обе нити вместе закручены вокруг общей оси. Две нити молекулы удерживаются рядом водородными связями, которые возникают между их комплементарными азотистыми основаниями. Аденин комплементарен тимину, а гуанин - цитозину. Между аденином и тимином возникают две водородные связи, между гуанином и цитозином - три (рис. 7).

ДНК находится в ядре, где она вместе с белками образует линейные структуры - хромосомы. Хромосомы хорошо видны при микроскопировании в период деления ядра; в интерфазе они деспирализованы.

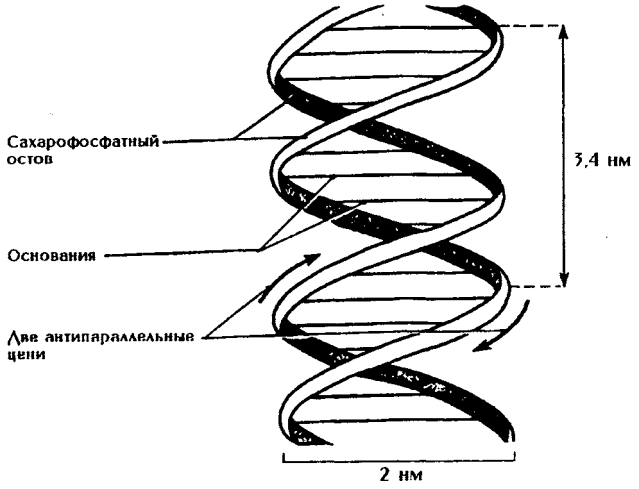


Рис. 6. Схематическое изображение структуры ДНК. На один полный оборот спирали приходится 10 пар оснований (расстояние между соседними парами оснований равно 0,34 нм).

ДНК имеется в митохондриях и пластидах (хлоропластах и лейкопластах), где их молекулы образуют кольцевые структуры. В клетках доядерных организмов также присутствует кольцевая ДНК.

ДНК способна к самоудвоению (редупликации) (рис. 8). Это имеет место в определенном периоде жизненного цикла клетки, называемом синтетическим. Редупликация позволяет сохранить постоянство структуры ДНК. Если под воздействием различных факторов в процессе репликации в молекуле ДНК происходят изменения в числе, порядке следования нуклеотидов, то возникают мутации.

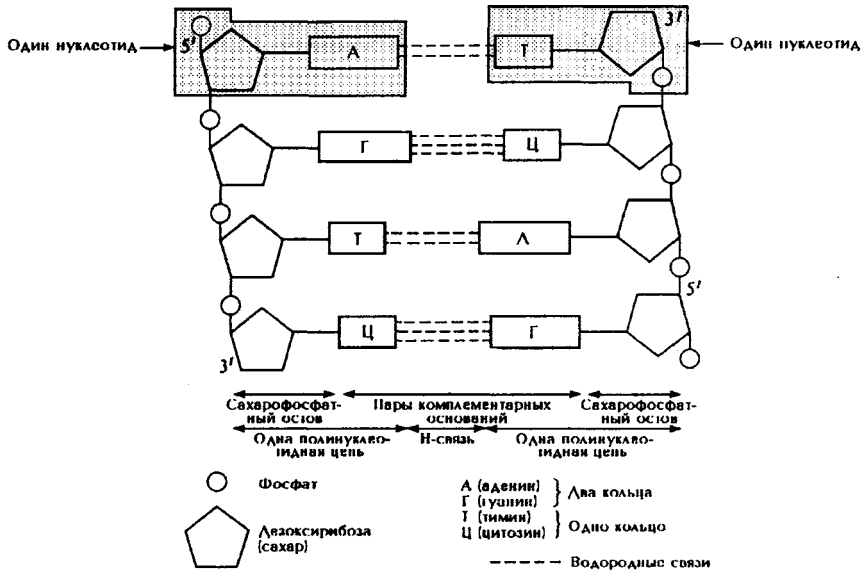


Рис. 7. ДНК (схематическое изображение развернутых цепей).

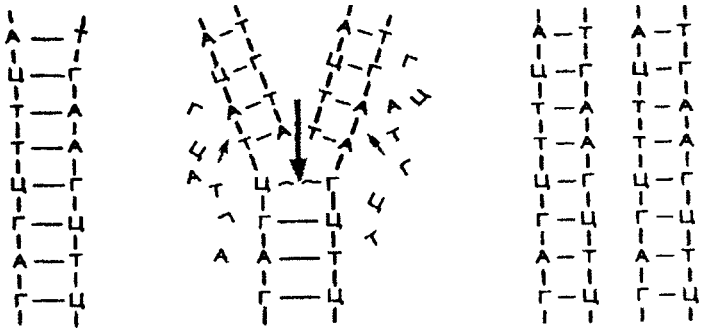


Рис. 8. Схема удвоения ДНК.

Основная функция ДНК - хранение наследственной информации, заключенной в последовательности нуклеотидов, образующих ее молекулу, и передача этой информации дочерним клеткам. Возможность передачи наследственной информации от клетки к клетке обеспечивается способностью хромосом к разделению на хроматиды с последующей редупликацией молекулы ДНК.

В ДНК заключена вся информация о структуре и деятельности клеток, о признаках каждой клетки и организма в целом. Эта информация называется генетической.

В молекуле ДНК закодирована генетическая информация о последовательности аминокислот в молекуле белка. Участок ДНК, несущий информацию об одной полипептидной цепи, называется геном. Передача и реализация информации осуществляется в клетке при участии рибонуклеиновых кислот.

2.1.2.4.2. РИБОНУКЛЕИНОВАЯ КИСЛОТА

Рибонуклеиновые кислоты бывают нескольких видов. Есть рибосомальная, транспортная и информационная РНК. Нуклеотид РНК состоит из одного из азотистых оснований (аденина, гуанина, цитозина и урацила), углевода - рибозы и остатка фосфорной кислоты. Молекулы РНК - одноцепочковые.

Рибосомальная РНК (р-РНК) в соединении с белком входит в состав рибосом. Р-РНК составляет 80% от всей РНК в клетке. На рибосомах идет синтез белка.

Информационная РНК (и-РНК) составляет от 1 до 10% от всей РНК в клетке. По строению и-РНК комплементарна участку молекулы ДНК, несущему информацию о синтезе определенного белка. Длина и-РНК зависит от длины участка ДНК, с которого считывали информацию. И-РНК переносит информацию о синтезе белка из ядра в цитоплазму (рис. 9).

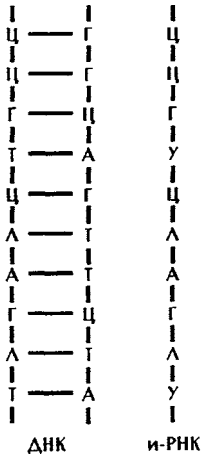


Рис. 9. Схема синтеза и-РНК.

Транспортная РНК (т-РНК) составляет около 10% всей РНК Она имеет короткую цепь нуклеотидов и находится в цитоплазме. Т—РНК присоединяет определенные аминокислоты и подвозит их к месту синтеза белка к рибосомам. Т-РНК имеет форму трилистника. На одном конце находится триплет нуклеотидов (антикодон), кодирующий определенную аминокислоту. На другом конце имеется триплет нуклеотидов, к которому присоединяется аминокислота (рис. 10).

При комплементарности триплета т-РНК (антикодона) и триплета и-РНК (кодона), аминокислота занимает определенное место в молекуле белка.

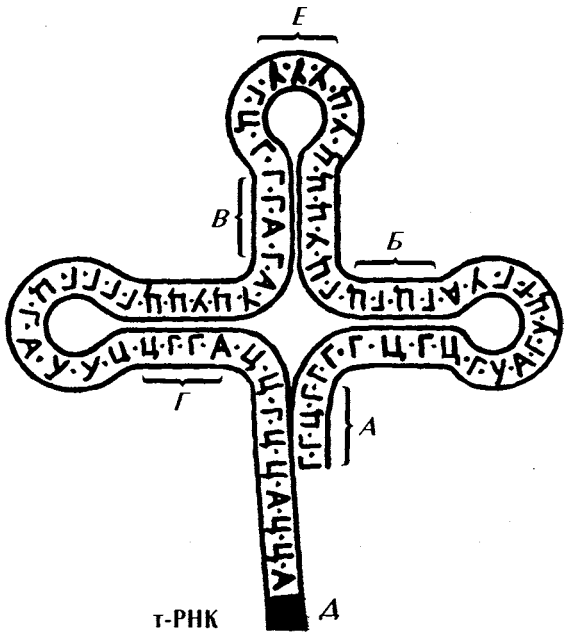


Рис. 10. Схема т-РНК.

РНК находится в ядрышке, в цитоплазме, в рибосомах, в митохондриях и пластидах.

В природе есть еще один вид РНК. Это вирусная РНК. У одних вирусов она

выполняет функцию хранения и передачи наследственной информации. У других вирусов эту функцию выполняет вирусная ДНК.

2.1.2.4.3. АДЕНОЗИНТРИФОСФОРНАЯ КИСЛОТА

Аденозинмонофосфорная кислота (АМФ) входит в состав всех РНК. При присоединении еще двух молекул фосфорной кислоты (H_3PO_4) АМФ превращается в аденозинтрифосфорную кислоту (АТФ) и становится источником энергии, необходимой для биологических процессов, идущих в клетке.

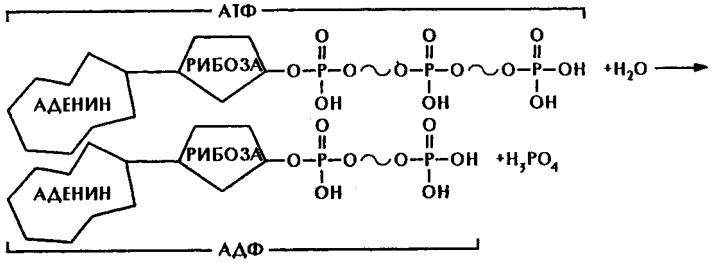


Рис. 11. Структура АТФ. Превращение АТФ в АДФ (- - макроэргическая связь).

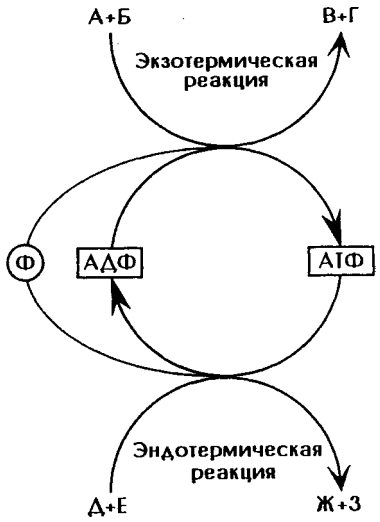


Рис. 12. Передача энергии.

Схема передачи энергии с помощью АТФ из реакций, в результате которых энергия освобождается (экзотермические реакции), в реакции, потребляющие эту энергию (эндотермические реакции). Последние реакции очень разнообразны: биосинтез, мышечные сокращения и т.д.

Аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) состоит из азотистого основания — аденина, сахара — рибозы и трех остатков фосфорной кислоты. Молекула АТФ очень неустойчива и способна отщеплять одну или две молекулы фосфата с выделением большого количества энергии, расходуемой на обеспечение всех жизненных функций клетки (биосинтез, трансмембранный перенос, движение, образование электрического импульса и др.). Связи в молекуле АТФ называют

макроэргическими (рис. 11, 12).

Отщепление концевого фосфата от молекулы АТФ сопровождается выделением 40 кДж энергии.

Синтез АТФ происходит в митохондриях.

РАЗДЕЛ II

Глава 3
КЛЕТОЧНЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

3.1. Открытие клетки

Клетка - основная структурная, функциональная и генетическая единица организации живого, элементарная живая система. Клетка может существовать как отдельный организм (бактерии, простейшие, некоторые водоросли и грибы) или в составе тканей многоклеточных животных, растений, грибов.

Термин «клетка» был предложен английским исследователем Робертом Гуком в 1665 г. Впервые используя микроскоп для изучения срезов пробки, он заметил множество мелких образований, похожих на ячейки пчелиных сот. Роберт Гук дал им название ячейки или клетки.

Работы Р. Гука вызвали интерес к дальнейшим микроскопическим исследованиям организмов. Возможности светового микроскопа в XVII-XVIII веках были ограничены. Накопление материала о клеточном строении растений и животных, о структуре самих клеток шло медленно. Только в тридцатых годах XIX века были сделаны фундаментальные обобщения о клеточной организации живого.

3.2. Клеточная теория

Основные положения клеточной теории сформулированы ботаником Матиасом Шлейденом (1838 г.) и зоологом-физиологом Теодором Шванном (1839 г.):

• все организмы состоят из одинаковых структурных единиц - клеток;

• клетки растений и животных сходны по строению, образуются и растут по одним и тем же законам.

В 1858 г. немецкий ученый Рудольф Вирхов обосновал принцип преемственности клеток путем деления. Он писал: «Всякая клетка происходит из другой клетки ...», т.е. дал понять, откуда появляется клетка. Это утверждение стало третьим положением клеточной теории.

Изучение клетки с помощью новейших физических и химических методов исследования позволили сформулировать основные положения современной клеточной теории:

• все живые организмы состоят из клеток. Клетка — единица строения, функционирования, размножения и индивидуального развития живых организмов. Вне клетки нет жизни.

• клетки всех организмов сходны между собой по строению и химическому составу;

• на современном этапе развития живого клетки не могут образовываться из

неклеточного вещества. Они появляются только из ранее существовавших клеток путем деления;

• клеточное строение всех ныне живущих организмов - свидетельство единства происхождения.

3.3. Строение клетки

Современное определение клетки следующее: клетка — это открытая, ограниченная активной мембраной, структурированная система биополимеров (белков и нуклеиновых кислот) и их макромолекулярных комплексов, участвующих в единой совокупности метаболических и энергетических процессов, осуществляющих поддержание и воспроизведение всей системы в целом.

Есть и другое определение клетки. Клетка - это возникшая в результате эволюции, открытая биологическая система, ограниченная полупроницаемой мембраной, состоящая из ядра и цитоплазмы, способная к саморегуляции и самовоспроизведению.

На Земле существует две группы организмов. Первая представлена вирусами и фагами, не имеющими клеточного строения. Вторая группа, самая многочисленная, имеет клеточное строение. Среди этих организмов выделяют два типа организации клеток: прокариотический (бактерии и сине-зеленые водоросли) и эукариотический (все остальные).

3.3.1. Надцарство прокариот

К прокариотическим (или доядерным) организмам относят бактерии и сине-зеленые водоросли. Генетический аппарат представлен ДНК единственной кольцевой хромосомы, находится в цитоплазме и не отграничен от нее оболочкой. Этот аналог ядра называют нуклеоидом.

Прокариотические клетки защищены клеточной стенкой (оболочкой), наружная часть которой образована гликопептидом - муреином. Внутренняя часть клеточной стенки представлена плазматической мембраной, выпячивания которой в цитоплазму образуют мезосомы, участвующие в построении клеточных перегородок, репродукции, и являются местом прикрепления ДНК. В цитоплазме органелл мало, но присутствуют многочисленные мелкие рибосомы.

Микротрубочки отсутствуют, движения цитоплазмы не происходит.

Многие бактерии имеют жгутики более простого строения, чем у эукариот.

Дыхание у бактерий осуществляется в мезосомах, у сине-зеленых водорослей в цитоплазматических мембранах. Хлоропластов и других клеточных органелл, окруженных мембраной, нет (рис. 13).

Рис. 13. Прокариотическая клетка.

Размножаются прокариоты путем бинарного деления, очень быстро. Например, бактерия кишечная палочка каждые 20 минут удваивает свою численность (табл. 2).

Таблица 2 Сравнение прокариотических и эукариотических организмов

Характеристика	Прокариоты	Эукариоты
Организмы	Бактерии и цианобактерии (сине-зеленые водоросли)	Простейшие, грибы, растения, животные
Метаболизм	Анаэробный или аэробный	Аэробный
Органеллы	Органелл мало. Присутствуют мезосомы, мелкие рибосомы	Ядро, митохондрии, пластиды, эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, рибосомы, клеточный центр
ДНК	Кольцевая ДНК в цитоплазме. Нет ядра, ограниченного мембраной, хромосом, ядрышка	Очень длинная ДНК с большим количеством некодирующих участков, организована в хромосомы и окружена ядерной мембраной. Есть ядрышки
РНК и белки	РНК и белки синтезируются в одном компартменте (обособленная клеточная структура)	Синтез и процессинг РНК происходит в ядре, синтез белков - в цитоплазме
Цитоплазма	Отсутствие цитоскелета, движения цитоплазмы, эндо- и экзоцитоза	Имеются цитоскелет из белковых волокон, движение цитоплазмы, эндоцитоз, экзоцитоз
Клеточные стенки	Жесткие, содержат полисахариды и аминокислоты. Основной компонент - муреин	У зеленых растений и грибов клеточные стенки жесткие и содержат полисахариды. Основной компонент клеточной стенки у растений - целлюлоза, у грибов - хитин
Жгутики	Простые, состоят из одной или нескольких фибрилл	Сложные, с расположением микротрубочек типа 9+2

Характеристика	Прокариоты	Эукариоты
Деление	Бинарное деление	Митоз (или мейоз), амитоз
Клеточная организация	Одноклеточные	Преимущественно многоклеточные с клеточной дифференцировкой

3.3.2. Надцарство эукариот

Большинство живых организмов объединено в надцарство эукариот, включающих царство растений, грибов и животных.

Эукариотические клетки крупнее прокариотических, состоят из поверхностного аппарата, ядра и цитоплазмы (рис. 14).

3.3.2.1. Поверхностный аппарат клетки

Основная часть поверхностного аппарата клетки - плазматическая мембрана. Клеточные мембраны — важнейший компонент живого содержимого клетки — построены по общему принципу. Согласно жидкостно-мозаичной модели, предложенной в 1972 г. Николсоном и Сингером, в состав мембран входит бимолекулярный слой липидов, в который включены молекулы белков (рис. 15).

Липиды — это водонерастворимые вещества, молекулы которых имеют два полюса, или два конца. Один конец молекулы обладает гидрофильными свойствами, его называют полярным. Другой полюс гидрофобный, или неполярный.

В биологической мембране молекулы липидов двух параллельных слоев обращены друг к другу неполярными концами, а их полярные полюса остаются снаружи, образуя гидрофильные поверхности.

Кроме липидов, в состав мембраны входят белки. Их можно разделить на три группы: периферические, погруженные (полуинтегральные) и пронизывающие (интегральные). Большинство белков мембраны является ферментами. Полуинтегральные белки образуют на мембране биохимический «конвейер», на котором в определенной последовательности осуществляется превращение веществ.

Положение погруженных белков в мембране стабилизируется периферическими белками. Интегральные белки обеспечивают передачу информации в двух направлениях: через мембрану в сторону клетки и обратно. Интегральные белки бывают двух типов:

переносчики и каналообразующие. Последние выстилают пору, заполненную водой. Через нее осуществляется прохождение ряда растворенных неорганических веществ с одной стороны мембраны на другую.

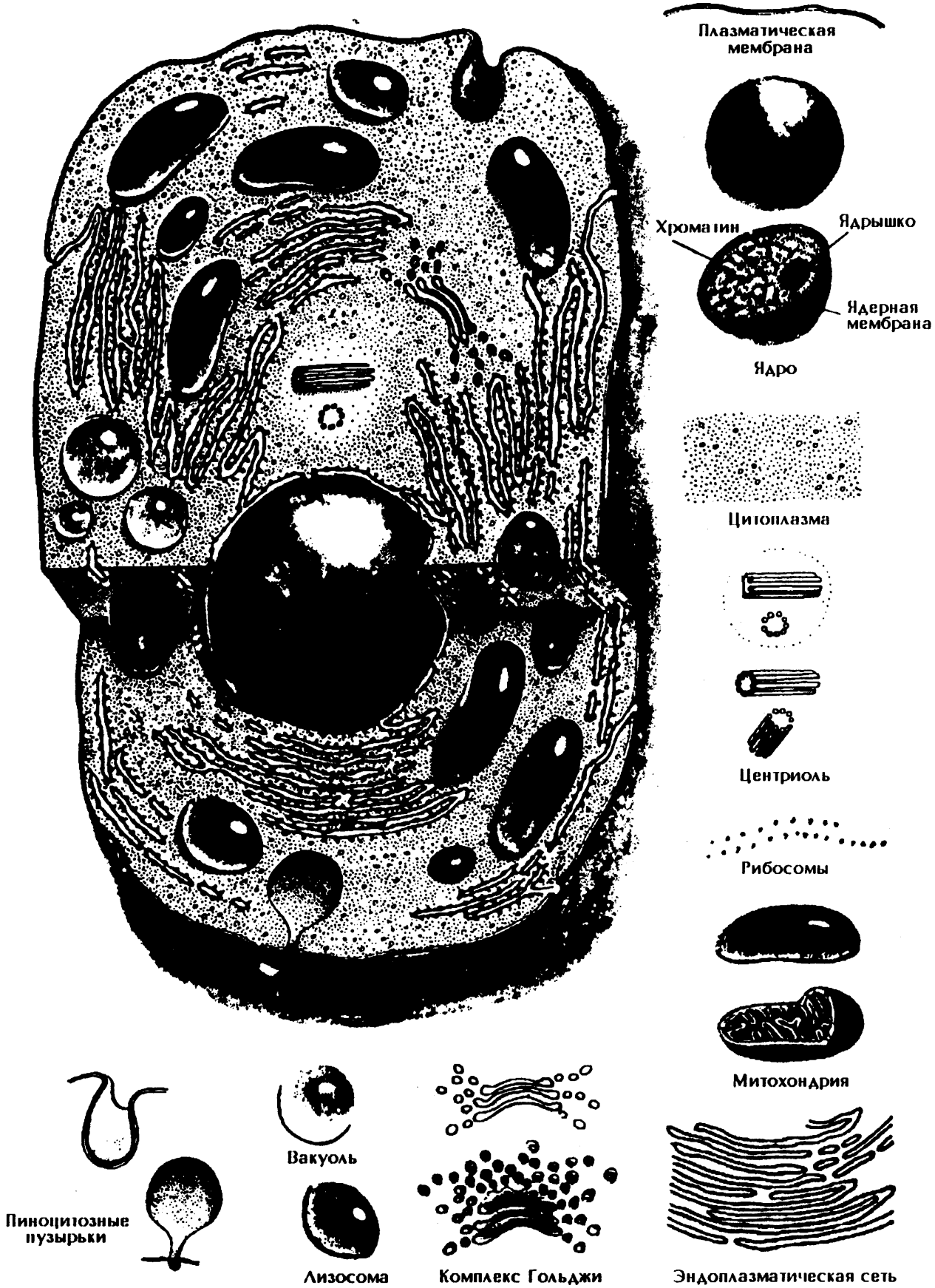


Рис. 14. Обобщенная схема строения животной клетки.

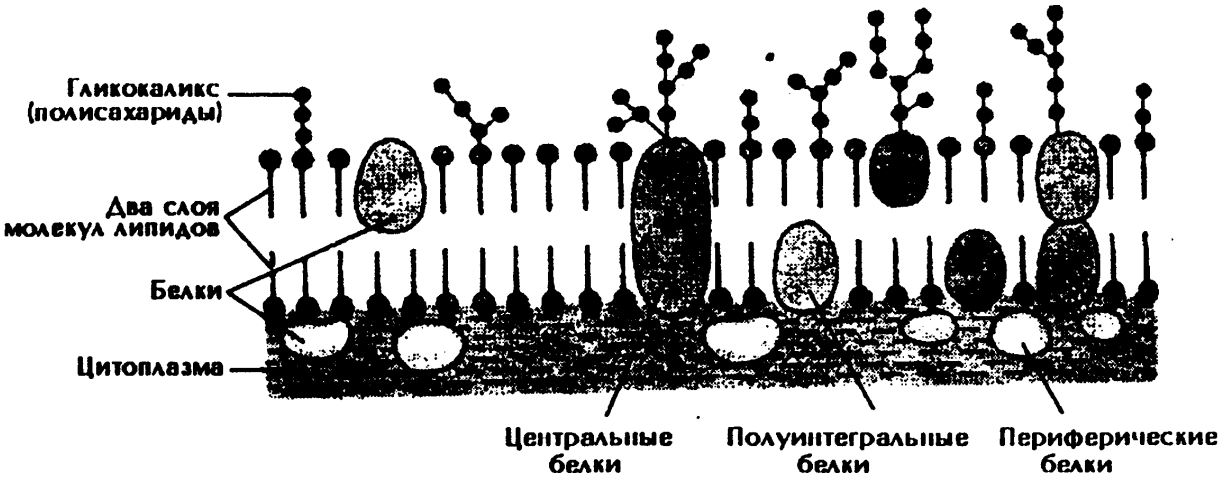


Рис. 15. Строение плазматической мембраны.

Плазматическая мембрана, или плазмалемма, ограничивает клетку снаружи, выполняя роль механического барьера. Через нее происходит транспорт веществ внутрь клетки и наружу. Мембрана обладает свойством полупроницаемости. Молекулы проходят через нее с различной скоростью: чем больше размер молекул, тем меньше скорость прохождения их через мембрану.

На внешней поверхности плазматической мембраны в животной клетке белковые и липидные молекулы связаны с углеводными цепями, образуя гликокаликс. Углеводные цепи выполняют роль рецепторов. Благодаря им осуществляется межклеточное узнавание. Клетка приобретает способность специфически реагировать на воздействия извне.

Под плазматической мембраной со стороны цитоплазмы имеются кортикальный слой и внутриклеточные фибриллярные структуры, обеспечивающие механическую устойчивость плазматической мембраны (рис. 16).

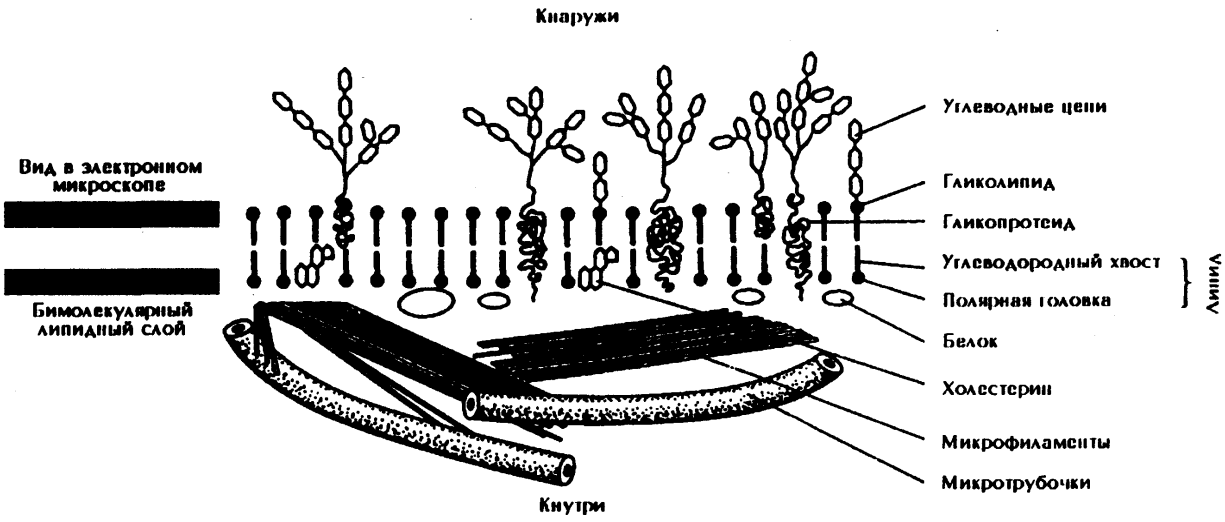


Рис. 16. Схема молекулярного строения клеточной мембраны.

У растительных клеток кнаружи от мембраны расположена плотная структура - клеточная оболочка или клеточная стенка, состоящая из полисахаридов (целлюлозы) (рис. 17).

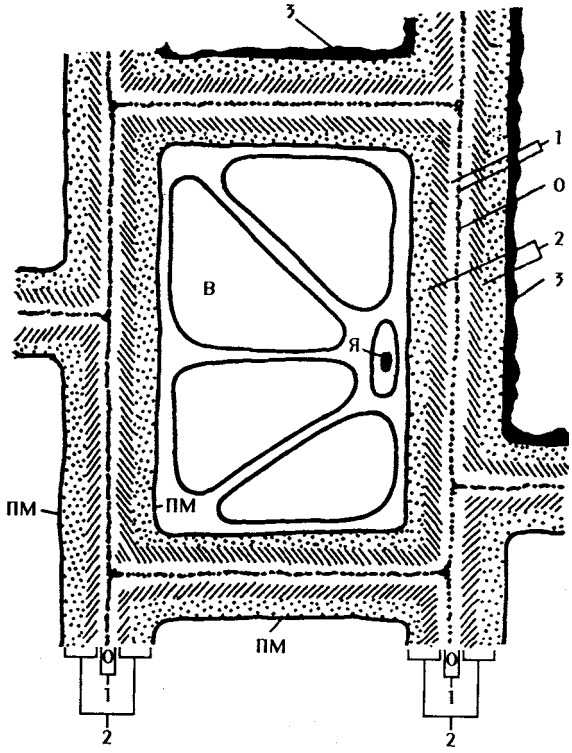


Рис. 17. Схема строения клеточной стенки растений. *О* - срединная пластинка, / - первичная оболочка (два слоя по обе стороны от *0), 2* - слои вторичной оболочки, *3* - третичная оболочка, *ПМ* - плазматическая мембрана, *В* - вакуоль, *Я* - ядро.

Компоненты клеточной стенки синтезируются клеткой, выделяются из цитоплазмы и собираются вне клетки, вблизи плазматической мембраны, образуя сложные комплексы. Клеточная стенка у растений выполняет защитную функцию, образует внешний каркас, обеспечивает тургорные свойства клеток. Наличие клеточной стенки регулирует поступление воды в клетку. Вследствие этого возникает внутреннее давление, тургор, препятствующее дальнейшему поступлению воды.

3.3.2.1.1. Транспорт веществ через плазматическую мембрану

Одно из важнейших свойств плазматической мембраны связано со способностью пропускать в клетку или из нее различные вещества. Это необходимо для поддержания постоянства ее состава (т.е. гомеостаза). Транспорт веществ обеспечивает наличие в клетке соответствующего pH и ионной концентрации веществ, необходимых для эффективной работы клеточных ферментов, поставляет в клетки питательные вещества, служащие источником энергии и используемые для образования клеточных компонентов. Выведение токсических и секреция необходимых клетке веществ, а также создание ионных градиентов, необходимых

для нервной и мышечной активности, связано с транспортом веществ.

Механизм транспорта веществ в клетку и из нее зависит от размеров транспортируемых частиц. Малые молекулы и ионы проходят через мембраны путем пассивного и активного транспорта. Перенос макромолекул и крупных частиц осуществляется за счет образования окруженных мембраной пузырьков и называется эндоцитозом и экзоцитозом.

3.3.2.1.1.1. Пассивный транспорт

Пассивный транспорт происходит без затрат энергии путем диффузии, осмоса, облегченной диффузии.

Диффузия - транспорт молекул и ионов через мембрану из области с высокой в область с низкой их концентрацией, т.е. вещества поступают по градиенту концентрации.

Диффузия может быть простой и облегченной. Если вещества хорошо растворимы в жирах, то они проникают в клетку путем простой диффузии. Например, кислород, потребляемый клетками при дыхании и CO_2 в растворе быстро диффундируют через мембраны. Диффузия воды через полупроницаемые мембраны называется осмосом. Вода способна проходить также через мембранные поры, образованные белками, и переносить молекулы и ионы растворенных в ней веществ.

Вещества, нерастворимые в жирах и не проходящие через поры, транспортируются через ионные каналы, образованные в мембране белками, с помощью белков-переносчиков, также находящихся в мембране. Это облегченная диффузия. Например, поступление глюкозы в эритроциты происходит путем облегченной диффузии (рис. 18).

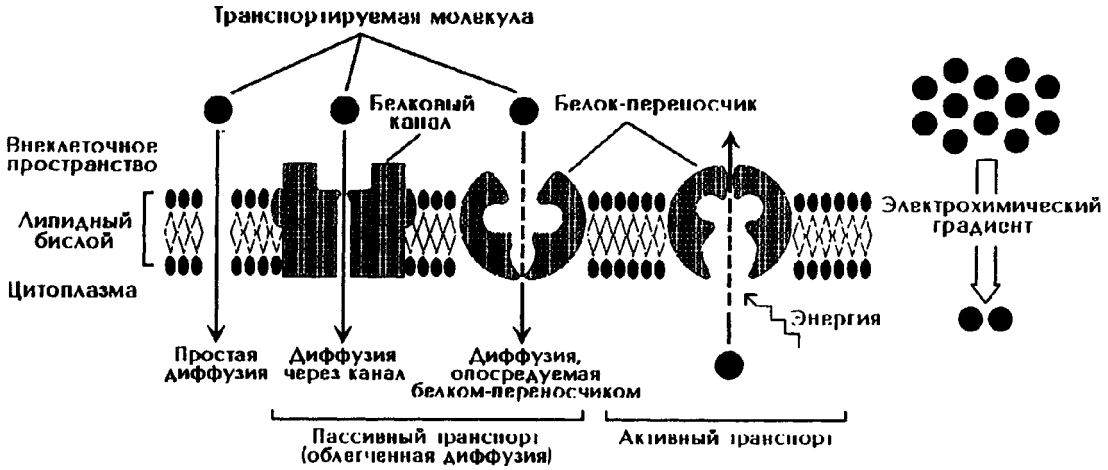


Рис. 18. Схематическое изображение пассивного транспорта молекул по электрохимическому градиенту и активного транспорта против. Простая диффузия и пассивный транспорт, осуществляемый транспортными белками (облегченная диффузия) протекают самопроизвольно. Для активного транспорта необходимо использовать метаболическую энергию. Только неполярные и

маленькие незаряженные полярные молекулы могут проходить через липидный бислой путем простой диффузии. Перенос других полярных молекул осуществляется со значительными скоростями белками-переносчиками или каналообразующими белками.

3.3.2.1.1.2. Активный транспорт

Активный транспорт веществ через мембрану происходит с затратой энергии АТФ и при участии белков-переносчиков. Он осуществляется против градиента концентрации. Белки-переносчики обеспечивают активный транспорт через мембрану таких веществ, как аминокислоты, сахар, ионы калия, натрия, кальция и др. (рис. 19).

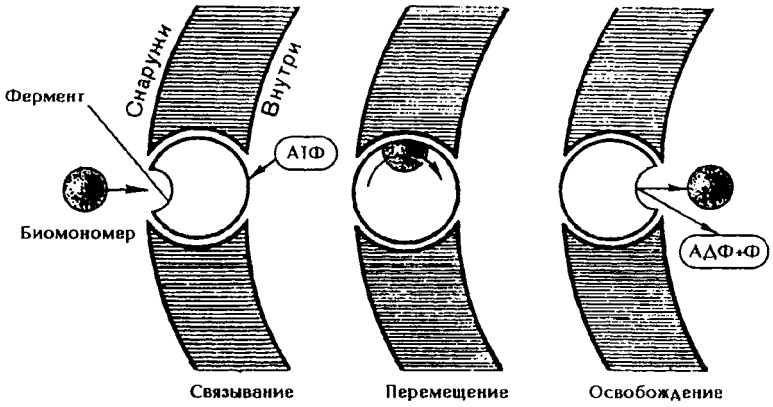


Рис. 19. Предположительная схема активного переноса молекул через наружную плазматическую мембрану.

Примером активного транспорта может быть работа калий-натриевого насоса. Концентрация K^+ внутри клетки в 10–20 раз выше, чем снаружи, а концентрация Na^+ наоборот. Такая разница в концентрациях ионов обеспечивается работой (Na^+–K^+)-насоса. Для поддержания данной концентрации происходит перенос трех ионов Na^+ из клетки на каждые два иона K^+ в клетку. В этом процессе принимает участие белок в мембране, выполняющий функцию фермента, расщепляющего АТФ, с высвобождением энергии, необходимой для работы насоса.

Участие специфических мембранных белков в пассивном и активном транспорте свидетельствует о высокой специфичности этого процесса (рис. 20).

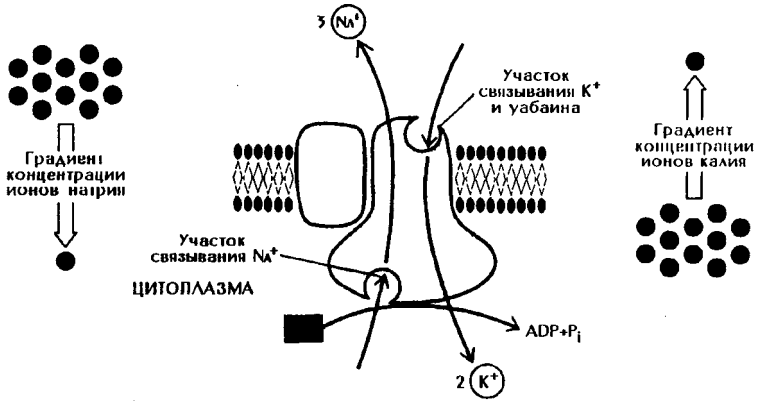


Рис. 20. (Na^+–K^+)-АТРаза активно качает Na^+ наружу, а K^+ внутрь клетки против их электрохимических градиентов. При гидролизе внутри клетки каждой молекулы АТР три иона Na^+ выкачиваются из клетки и два иона K^+ накачиваются в клетку. Специфический ингибитор насоса уабаин и ионы K^+ конкурируют за общий участок на внеклеточной стороне АТРазы.

3.3.2.1.1.3. Эндоцитоз и экзоцитоз

Макромолекулы и более крупные частицы проникают через мембрану внутрь клетки путем эндоцитоза, а удаляются из нее – экзоцитозом (рис. 21).

При эндоцитозе плазматическая мембрана образует впячивания или выросты, которые затем отшнуровываясь превращаются во внутриклеточные пузырьки, содержащие захваченный клеткой материал. Продукты поглощения поступают в клетку в мембранной упаковке. Эти процессы происходят с затратой энергии АТФ.

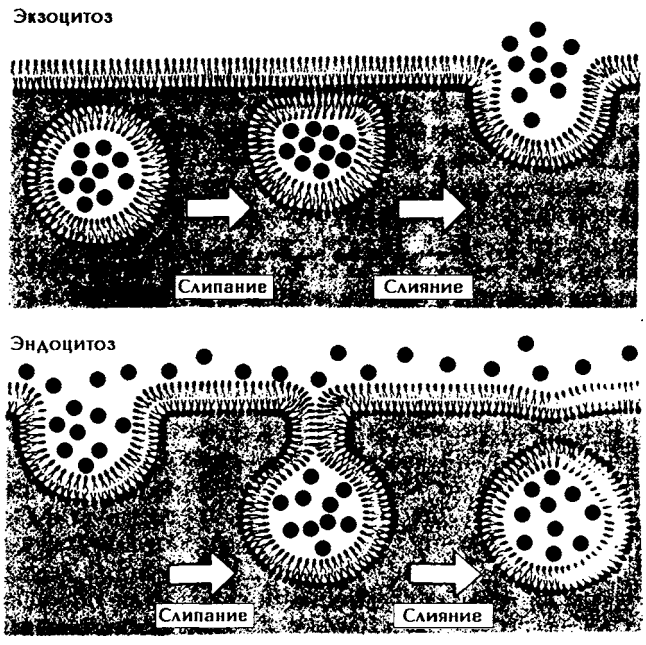


Рис. 21. Слипание и объединение бислоев при экзоцитозе и эндоцитозе. Внеклеточное пространство находится сверху, оно отделено от цитоплазмы (снизу) плазматической мембраной. Из-за наличия стадии слипания бислоев экзоцитоз и эндоцитоз не повторяют друг друга в обратном порядке: при экзоцитозе слипаются два монослоя плазматической мембраны, обращенные к цитоплазме, тогда как при эндоцитозе – два наружных монослоя мембраны. В обоих случаях сохраняется асимметрический характер мембран, и монослой, обращенный к цитоплазме, всегда контактирует с цитозолем.

Различают два вида эндоцитоза – фагоцитоз и пиноцитоз (рис. 22).

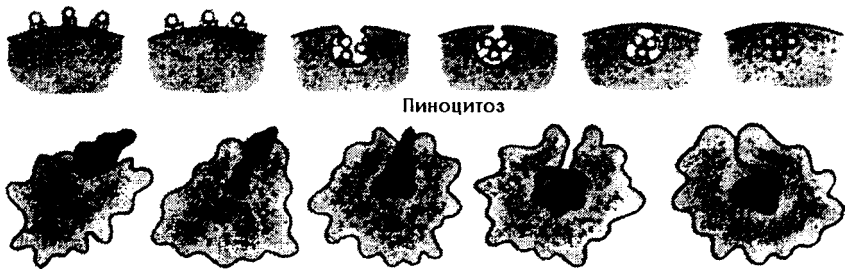


Рис. 22. Схема пиноцитоза. Фагоцитоз у амебы.

Фагоцитоз – захват и поглощение клеткой крупных частиц (иногда целых клеток и их частей). Специальные клетки, осуществляющие фагоцитоз, называются фагоцитами. В результате образуются крупные пузырьки, называемые фагосомами.

Жидкость и растворенные в ней вещества поглощаются клеткой посредством пиноцитоза.

Плазматическая мембрана принимает участие в выведении веществ из клетки, это происходит в процессе экзоцитоза. Таким образом из клетки выводятся гормоны, белки, жировые капли и другие продукты клетки. Некоторые секретируемые клеткой белки упаковываются в транспортные пузырьки, непрерывно переносятся к плазматической мембране, сливаются с ней и открываются во внеклеточное пространство, высвобождая содержимое. Это характерно для всех эукариотических клеток.

В других клетках, главным образом секреторных, определенные белки запасаются в специальных секреторных пузырьках, которые сливаются с плазматической мембраной только после получения клеткой соответствующего сигнала извне. Данные клетки способны к секреции веществ в зависимости от определенных потребностей организма, например, в гормонах или ферментах (рис. 23).

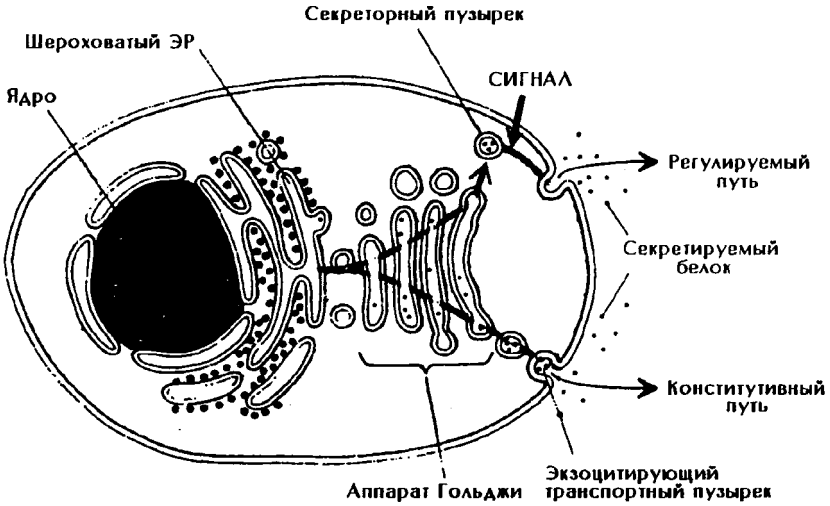


Рис. 23. Два пути прохождения секретируемых белков. Некоторые секретируемые белки упаковываются в транспортные пузырьки и непрерывно секретируются (конститутивный путь). Другие содержатся в специальных секреторных везикулах и высвобождаются только в ответ на стимуляцию клетки внеклеточными сигналами (регулируемый путь). Конститутивный путь осуществляется во всех эукариотических клетках, тогда как регулируемый путь — только в клетках, специализированных для секреции (секреторных клетках).

Другая важная функция мембраны - рецепторная. Она обеспечивается молекулами интегральных белков, имеющих снаружи полисахаридные концы. Взаимодействие гормона со «своим» рецептором снаружи вызывает изменение структуры интегрального белка, что приводит к запусканию клеточного ответа. В частности, такой ответ может проявиться в образовании «каналов», по которым растворы некоторых веществ поступают в клетку или выводятся из нее.

Одна из важных функций мембраны - обеспечение контактов между клетками в составе тканей и органов.

3.3.2.2. Цитоплазма

Цитоплазма — внутреннее содержимое клетки, состоит из основного вещества (гиалоплазмы), органелл и включений (рис. 24).

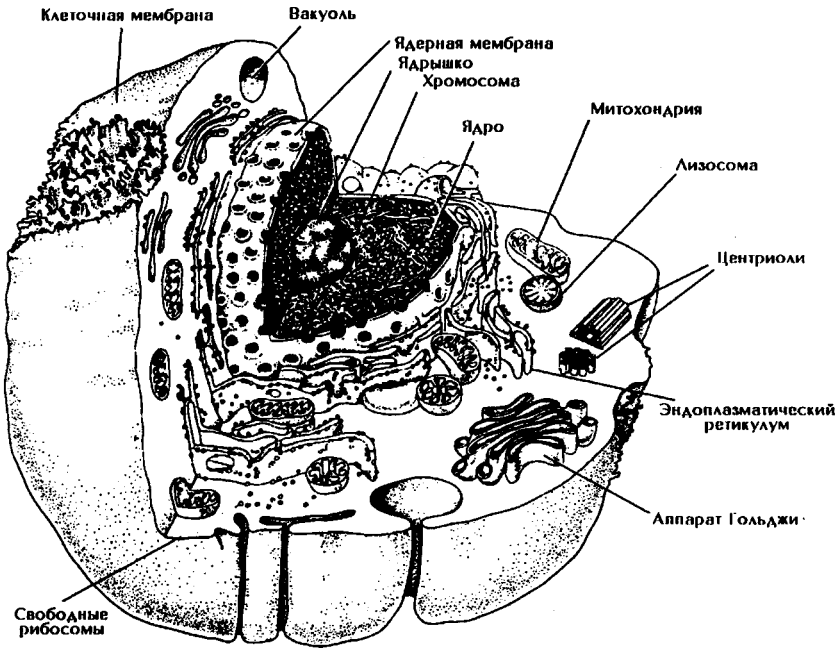


Рис. 24. Схема строения эукариотической клетки (на рисунке - клетки млекопитающего). Хорошо заметная органелла ядра - это ядрышко.

3.3.2.2.1. Гиалоплазма

Гиалоплазма (основная плазма, матрикс цитоплазмы или цитозоль) – основное вещество цитоплазмы, заполняющее пространство между клеточными органеллами.

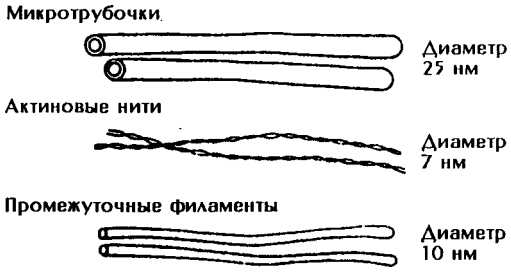


Рис. 25. Три основных вида волокон цитоскелета.

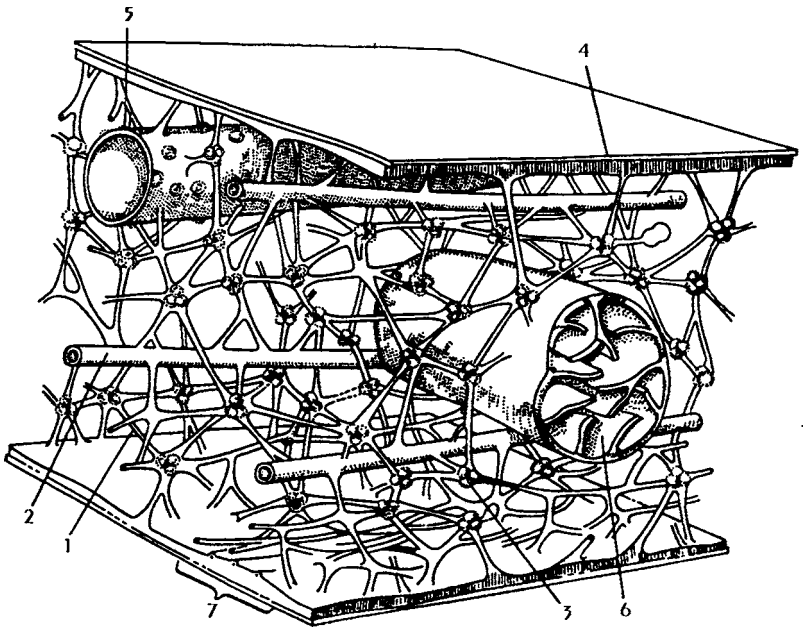


Рис. 26. Трабекулярная сеть гиалоплазмы. *1* — трабекулярные нити, *2* — микротрубочка, *3* — полисомы, *4* — клеточная мембрана, *5* — эндоплазматический ретикулум, *6* – митохондрия, *7* - микрофиламенты.

Гиалоплазма содержит около 90% воды и различные белки, аминокислоты, нуклеотиды, жирные кислоты, ионы неорганических соединений, другие вещества. Крупные молекулы белка образуют коллоидный раствор, который может переходить из золя (невязкое состояние) в гель (вязкий). В гиалоплазме протекают ферментативные реакции, метаболические процессы (гликолиз), синтез аминокислот, жирных кислот. На рибосомах, свободно лежащих в цитоплазме, происходит синтез белков.

Гиалоплазма содержит множество белковых филаментов (нитей), пронизывающих цитоплазму и образующих цитоскелет. В клетках животных организатором цитоскелета является область, расположенная рядом с ядром, содержащая пору центриолей (рис. 25, 26).

Цитоскелет определяет форму клеток, обеспечивает движение цитоплазмы, называемое циклозом.

3.3.2.2.2. Органеллы

Органеллы — постоянные компоненты клетки, имеющие определенное строение и выполняющие определенные функции. Их можно разделить на две группы: мембранные и немембранные. Мембранные органеллы могут иметь одну мембрану или две.

К одномембранным относят органеллы вакуолярной системы: эндоплазматическую сеть (ретикулум), аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы и другие вакуоли. К двумембранным органеллам относят митохондрии и пластиды. Немембранными органеллами считают рибосомы, клеточный центр, характерный

для животных клеток, микротрубочки, микрофиламенты.

3.3.2.2.2.1. Одномембранные органеллы

3.3.2.2.2.1.1. Эндоплазматическая сеть

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) - это система цистерн и каналов, «стенка» которых образована мембраной. ЭПС пронизывает цитоплазму в разных направлениях и делит ее на изолированные отсеки (компартменты). Благодаря этому в клетке осуществляются специфические биохимические реакции. Эндоплазматическая сеть выполняет также синтетическую и транспортную функции.

Если на поверхности эндоплазматической мембраны есть рибосомы, ее называют шероховатой, если рибосом нет – гладкой (рис. 27). На рибосомах осуществляется синтез белков. Белки проходят через мембрану в цистерны ЭПС, где приобретают третичную структуру и транспортируются по каналам к месту потребления. На гладкой ЭПС происходит синтез липидов, стероидов.

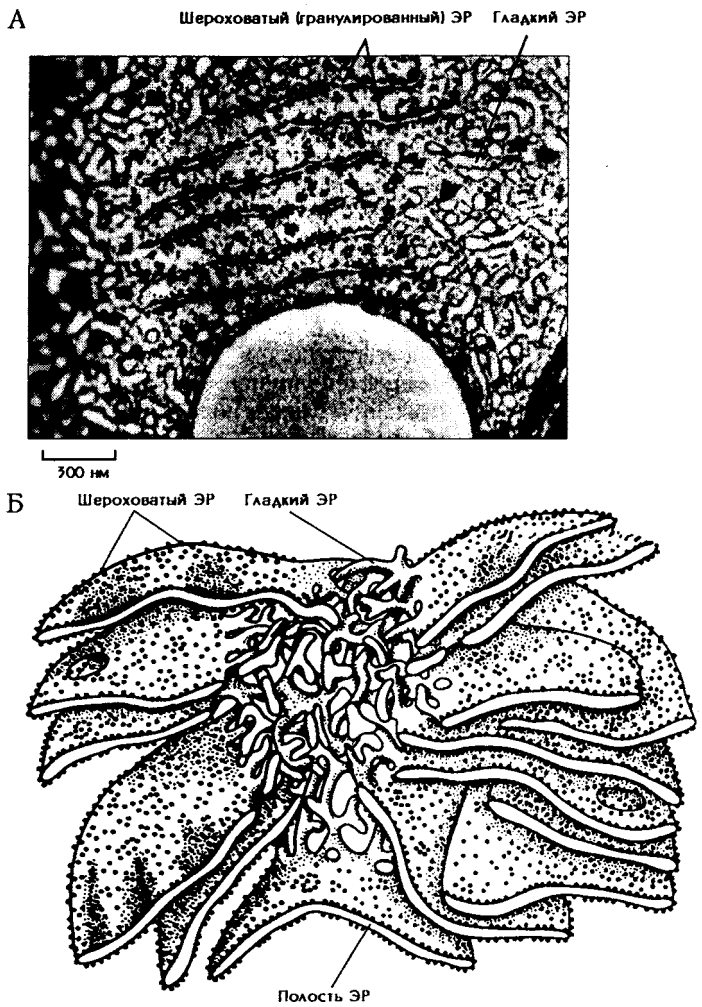


Рис. 27. *А.* Электронная микрофотография, на которой видны значительные различия в морфологии шероховатого и гладкого ЭР. Показанная здесь клетка Лейдига вырабатывает стероидные гормоны в семеннике и имеет поэтому необычно развитый гладкий ЭР. Видна также часть большой сферической липидной капли. *Б.* Трехмерная реконструкция участков гладкого и шероховатого ЭР в клетке печени.

Шероховатый ЭР получил свое название из-за множества рибосом, расположенных на его цитоплазматической поверхности; он образует поляризованные стопки уплощенных цистерн, каждая из которых имеет просвет (полость) шириной от 20 до 30 нм. С этими цистернами соединены мембраны гладкого ЭР, который представляет собой сеть тонких трубочек диаметром от 30 до 60 нм. Считается, что мембрана ЭР непрерывна и ограничивает единую полость (Л - с любезного разрешения Daniel S. Friend; *Б* - по R. Krstic, Ultrastructure of the Mammalian Cell. New York: Springer-Verlag, 1979).

ЭПС — основное место биосинтеза и построения мембран цитоплазмы. Отчленяющиеся от нее пузырьки представляют исходный материал для других одномембранных органелл: аппарата Гольджи, лизосом, вакуолей.

3.3.2.2.2.1.2. Аппарат гольджи

Аппарат Гольджи - органелла, обнаруженная в клетке итальянским исследователем Камилло Гольджи в 1898 г.

Аппарат Гольджи обычно расположен около клеточного ядра. Наиболее крупные аппараты Гольджи находятся в секреторных клетках (рис. 28).

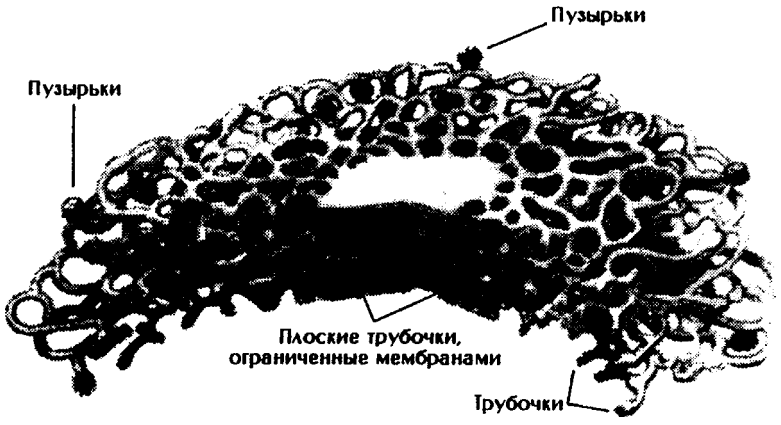


Рис. 28. Схема строения аппарата Гольджи по данным электронного микроскопа.

Основным элементом органеллы является мембрана, образующая уплощенные цистерны - диски. Они располагаются друг над другом. Каждая стопка Гольджи (у растений называемая диктиосомой) содержит от четырех до шести цистерн. Края цистерн переходят в трубочки, от которых отчленяются пузырьки (пузырьки Гольджи), транспортирующие заключенное в них вещество к месту его потребления. Отчленение пузырьков Гольджи происходит на одном из полюсов аппарата. Со временем это приводит к исчезновению цистерны. На противоположном полюсе аппарата осуществляется сборка новых дисков-цистерн. Они формируются из пузырьков, отпочковывающихся от гладкой эндоплазматической сети. Содержимое этих пузырьков, «унаследованное» от ЭПС, становится содержимым аппарата Гольджи, в котором подвергается дальнейшей переработке (рис. 29).

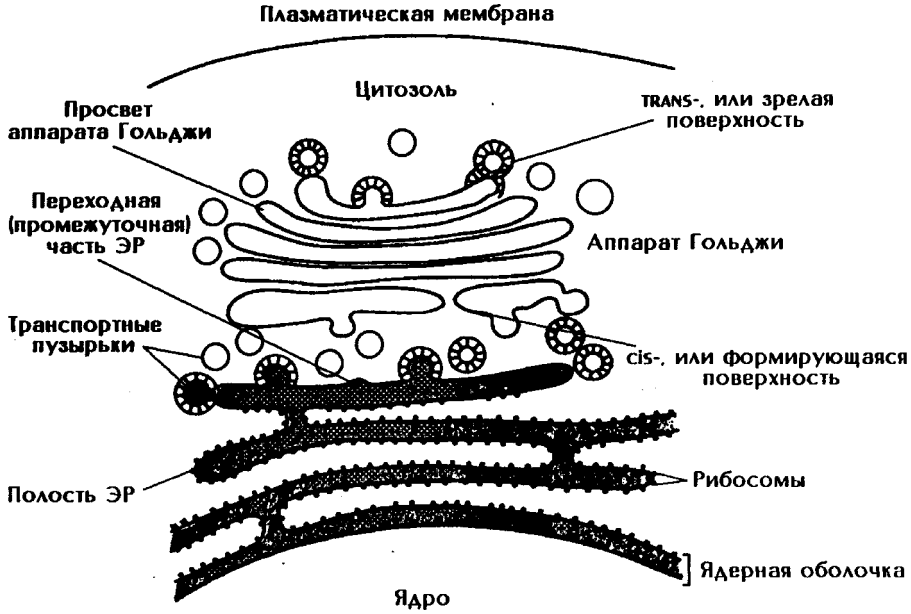


Рис. 29. Связь полости ЭР с другими внутриклеточными компартментами, с которыми ЭР контактирует. Просвет ЭР отделен как от ядра, так и от цитозоля всего одной мембраной, тогда как от собранных в стопку цистерн аппарата Гольджи он отделен двумя мембранами. В большинстве случаев ЭР и аппарат Гольджи можно рассматривать как единую функциональную единицу, части которой связаны с помощью транспортных пузырьков.

Функции аппарата Гольджи разнообразны: секреторная, синтетическая, строительная, накопительная. Одна из важнейших функций - секреторная. В цистернах аппарата Гольджи происходит синтез сложных углеводов (полисахаридов), осуществляется их взаимосвязь с белками, приводящая к образованию мукопротеидов. С помощью пузырьков Гольджи готовые секреты выводятся за пределы клетки.

Аппарат Гольджи образует гликопротеин (муцин), представляющий важную составную часть слизи; участвует в секреции воска, растительного клея.

Иногда аппарат Гольджи принимает участие в транспорте липидов.

В аппарате Гольджи происходит укрупнение белковых молекул. Он участвует в построении плазматической мембраны и мембран вакуолей. В нем формируются лизосомы.

3.3.2.2.2.1.3. Лизосомы

Лизосомы (от греч. *лизис* – разрушение, расщепление, *сома* – тело) - пузырьки больших или меньших размеров, заполненные гидролитическими ферментами (протеазами, нуклеазами, липазами и другими) (рис. 30).

Рис. 30. Окруженные мембраной пузырьки, содержащие гидролитические ферменты внутриклеточного пищеварения.

Лизосомы в клетках не представляют собой самостоятельных структур. Они образуются за счет активности эндоплазматической сети и аппарата Гольджи и напоминают секреторные вакуоли. Основная функция лизосом - внутриклеточное расщепление и переваривание веществ, поступивших в клетку или находящихся в ней, и удаление из клетки.

Выделяют первичные и вторичные лизосомы (пищеварительные вакуоли, аутолизосомы, остаточные тельца).

Первичные лизосомы представляют собой пузырьки, ограниченные от цитоплазмы одинарной мембраной. Ферменты, находящиеся в лизосомах, синтезируются на шероховатой эндоплазматической сети и транспортируются к аппарату Гольджи. В цистернах аппарата Гольджи вещества подвергаются дальнейшим превращениям. Пузырьки с набором ферментов, отделившиеся от цистерн аппарата Гольджи, называют первичными лизосомами (рис. 31). Они участвуют во внутриклеточном пищеварении и иногда секреции ферментов, выделяющихся из клетки наружу. Это происходит, например, при замене хряща костной тканью в процессе развития, при перестройке костной ткани в ответ на повреждение. Секретируя гидролитические ферменты, остеокласты (клетки-разрушители) обеспечивают разрушение минеральной основы и органического остова матрикса кости. Накапливающиеся «обломки» подвергаются внутриклеточному перевариванию. Остеобласты (клетки-строители) создают новые элементы кости.

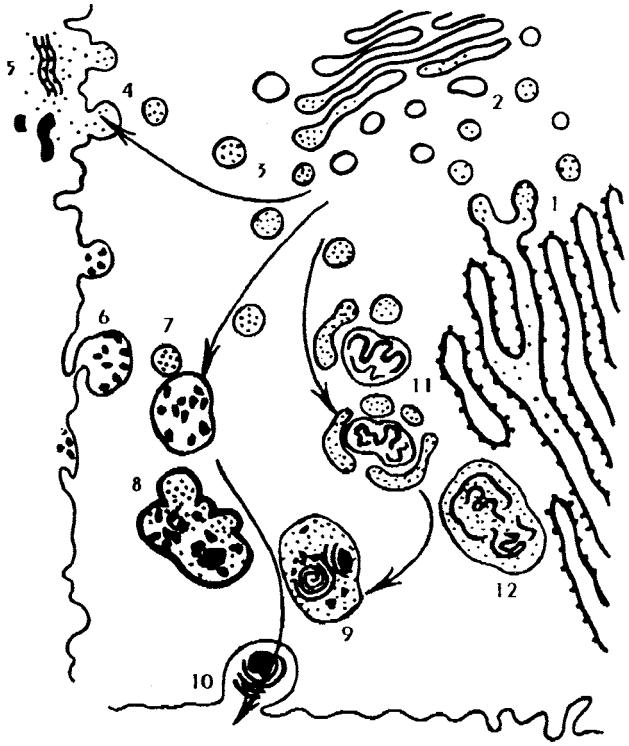


Рис. 31. Образование лизосом и их участие в клеточных процессах: / — синтез гидролитических ферментов в ЭР, 2 - переход их в АГ, *3* - образование первичных лизосом, *4* — выброс и использование (5) гидролаз при внеклеточном расщеплении, *6* - эндоцитозные вакуоли, 7 - слияние с ними первичных лизосом, *8* - образование вторичных лизосом, *9* - телолизосомы, *10* - экскреция остаточных телец, // - первичные лизосомы принимают участие в образовании автофагосомы (*12)*.

Первичные лизосомы могут сливаться с фагоцитарными и пиноцитарными вакуолями, образуя вторичные лизосомы. В них происходит переваривание веществ, поступивших в клетку путем эндоцитоза, усвоение их. Вторичные лизосомы — пищеварительные вакуоли, ферменты которых доставлены с помощью мелких первичных лизосом. Вторичные лизосомы (пищеварительные вакуоли) у простейших (амеб, инфузорий) - это способ поглощения пищи. Вторичные лизосомы могут выполнять защитную функцию, когда, например, лейкоциты (фагоциты) захватывают и переваривают попавшие в организм бактерии.

Продукты переваривания поглощаются клеткой, но часть материала может остаться непереваренной. Вторичные лизосомы, содержащие нерасщепленный материал, называют остаточными тельцами или телолизосомами. Остаточные тельца обычно через плазматическую мембрану выводятся наружу (экзоцитоз).

У человека при старении организма в остаточных тельцах клеток мозга, печени и в мышечных волокнах накапливается «пигмент старения» - липофусцин.

Аутолизосомы (аутофагирующие вакуоли) присутствуют в клетках простейших, растений и животных. В этих лизосомах происходит разрушение отработанных органелл самой клетки (ЭПС, митохондрий, рибосом, гранул гликогена, включений и др.). Например, в клетках печени среднее время жизни одной митохондрии — около 10 дней. После этого срока мембраны эндоплазматической сети окружают митохондрию, образуя аутофагосому. Аутофагосомы сливаются с лизосомой, образуя аутофаголизосому, в которой происходит процесс распада митохондрии. Процесс уничтожения структур, ненужных клетке, называется аутофагией. Число аутолизосом возрастает при повреждениях клетки. В результате высвобождения содержимого лизосом в цитоплазму происходит саморазрушение клетки или аутолиз. При некоторых процессах дифференцировки аутолиз может быть нормой. Например, при исчезновении хвоста у головастика во время превращения его в лягушку. Ферменты лизосом принимают участие в аутолизе погибших клеток (см. рис. 30).

Известно более 25 генетических заболеваний, связанных с патологией лизосом. Например, в лизосомах может происходить накопление гликогена, если отсутствует соответствующий фермент.

3.3.2.2.2.1.4. Вакуоли

В цитоплазме клеток растений содержатся вакуоли. Они могут быть мелкими и крупными. Центральные вакуоли отделены от цитоплазмы одинарной мембраной, называемой тонопластом. Центральные вакуоли образуются из мелких пузырьков, отщепляющихся от эндоплазматической сети. Полость вакуоли заполнена клеточным соком, представляющим собой водный раствор, в котором присутствуют различные неорганические соли, сахара, органические кислоты и другие вещества (рис. 32);

Центральная вакуоль выполняет функцию поддержания тургорного давления в

клетке. В вакуолях запасается вода, необходимая для фотосинтеза, питательные вещества (белки, сахара и др.) и продукты обмена веществ, предназначенные для выведения из клетки. В вакуолях откладываются пигменты, например, антоцианы, определяющие окраску.

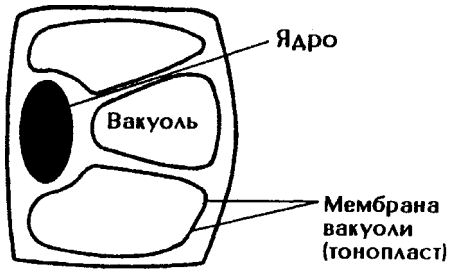


Рис. 32. Вакуоль. Очень большие, окруженные одинарной мембраной везикулы, занимающие до 90% объема клетки. Они заполняют свободные пространства клетки, а также участвуют в клеточном пищеварении.

Некоторые вакуоли напоминают лизосомы. Например, белки семян запасаются в алейроновых вакуолях, которые, обезвоживаясь, превращаются в алейроновые зерна. При прорастании семян в зерна поступает вода и они снова превращаются в вакуоли. В этих вакуолях становятся активными белки–ферменты, помогающие расщеплять запасные белки, используемые при прорастании семян.

Эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы и вакуоли образуют вакуолярную систему клетки, отдельные элементы которой могут переходить друг в друга при перестройке и изменении функции мембран.

3.3.2.2.2.1.5. Пероксисомы

Пероксисомы – мельчайшие пузырьки, содержащие набор ферментов (рис. 33). Свое название органеллы получили от перекиси водорода, промежуточного продукта в цепи биохимических реакций, идущих в клетке. Ферменты пероксисомы, и прежде всего каталаза, нейтрализуют токсичную перекись водорода (H_2O_2), вызывая ее распад с выделением воды и кислорода.

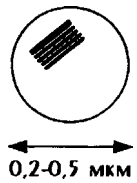


Рис. 33. Окруженные мембраной пузырьки, содержащие окислительные ферменты, которые производят и разрушают пероксид водорода.

Пероксисомы участвуют в обменных реакциях: в метаболизме липидов, холестерина и других.

При генетическом нарушении у людей, когда в клетках печени и почек новорожденного отсутствуют пероксисомы (болезнь Цевельгера), ребенок живет всего несколько месяцев.

3.3.2.2.2.2. Двумембранные органеллы

3.3.2.2.2.2.1. Митохондрии

Митохондрии имеются во всех эукариотических клетках (рис. 34).

Рис. 34. Схема строения митохондрии по данным электронного микроскопа.

Основная функция митохондрии связана с окислением органических соединений и использованием энергии, освобождающейся при распаде этих соединений, для синтеза молекул АТФ (рис. 35).

Число, размеры, форма митохондрии в клетке различны и непостоянны. Митохондрии могут иметь вытянутую, округлую, спиральную, палочковидную форму. В клетках, нуждающихся в большом количестве энергии, митохондрии много. Например, в одной печеночной клетке их может быть около 1000.

Локализация митохондрии различна. Обычно они скапливаются вблизи тех участков цитоплазмы, где велика потребность в энергии АТФ. Например, в скелетных мышцах митохондрии находятся вблизи миофибрилл.

Каждая митохондрия окружена двумя мембранами. Наружная митохондриальная мембрана, отделяющая ее от гиалоплазмы, гладкая. Наружную мембрану от внутренней отделяет межмембранное пространство. Внутренняя мембрана, ограничивающая матрикс митохондрии, образует многочисленные складки (кристы). Чем больше крист присутствует в митохондрии, тем интенсивнее протекают окислительно-восстановительные процессы.

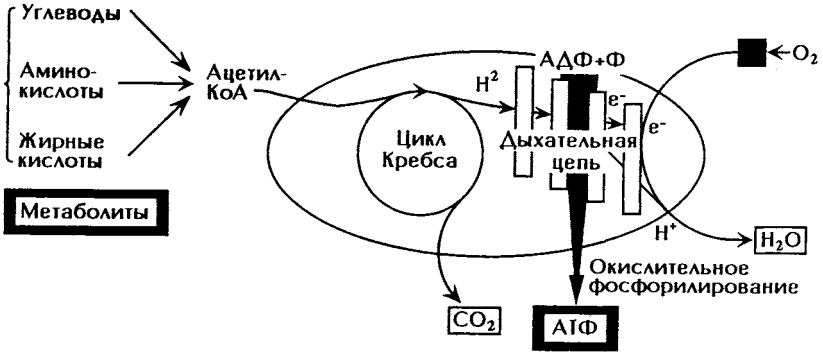


Рис. 35. Клеточное дыхание в митохондриях.

Ацетилкофермент А (ацетил КоА), являющийся цитоплазматическим метаболитом, включается в ряд последовательных реакций (цикл Кребса), в ходе которых он декарбоксилируется *(CO_2)* и окисляется, отдавая водород. Последний включается в цепь окислительно-восстановительных реакций (дыхательная цепь), образуемую специфическими переносчиками электронов, таких как НАД, ФАД, цитохромы. Освободившаяся в результате окислительно-восстановительных реакций энергия идет на фосфорилирование АДФ (окислительное фосфорилирование). Водород соединяется с кислородом, образуя воду. Ферменты, участвующие в цикле Кребса, были найдены в матриксе митохондрий. Ферменты - переносчики электронов дыхательной цепи и ферменты фосфорилирования фиксированы на внутренней стороне мембран.

Например, митохондрии клеток сердечной мышцы содержат втрое больше крист, чем митохондрии клеток печени.

В матриксе митохондрии находятся различные ферменты, кольцевая молекула ДНК, рибосомы, РНК. На митохондриальных рибосомах синтезируются белки, специфические для органеллы. Митохондрии относят к полуавтономным органеллам.

На внутренней мембране присутствуют белки, катализирующие окислительно-восстановительные реакции в дыхательной цепи, ферменты, участвующие в синтезе АТФ, и специфические транспортные белки.

Наружная мембрана содержит ферменты, участвующие в синтезе митохондриальных липидов.

Митохондрии называют энергетическими станциями клетки. В них происходит окисление органических веществ, благодаря чему освобождается заключенная в веществах энергия. Она необходима для осуществления всех жизненных процессов в клетке. Эта энергия используется на восстановительные процессы. В митохондриях осуществляется восстановление (синтез) АТФ (аденозинтрифосфорной кислоты) из АДФ (аденозиндифосфорной кислоты). В результате энергия, выделившаяся при разложении веществ, вновь переходит в связанную форму в молекуле АТФ.

АТФ транспортируется ко всем участкам клетки, где необходима энергия. Эта энергия, заключенная в макроэргических связях в молекуле АТФ, выделяется при распаде АТФ до АДФ. АДФ снова поступает в митохондрии, где в ходе восстановительных реакций превращается в АТФ, связав энергию, освобожденную при окислении веществ.

Окислительно-восстановительные процессы в митохондриях протекают

ступенчато, при участии окислительных ферментов. Эти процессы обусловлены переходом энергии химических связей, заключенной в веществах, в макроэргическую связь в молекуле АТФ, которая синтезируется при использовании освобождающейся энергии из АДФ и фосфата (см. рис. 12).

Митохондрии размножаются поперечным делением или фрагментацией на более короткие.

3.3.2.2.2.2.2. Пластиды

Пластиды – двумембранные органеллы, присутствующие в растительных клетках. Различают три вида пластид: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты (рис. 36).

Хлоропласты – органеллы, осуществляющие фотосинтез, ограничены двумя мембранами – внешней и внутренней. Между мембранами есть межмембранное пространство. В хлоропластах присутствует зеленый пигмент – хлорофилл, находящийся в системе мембран, которые погружены во внутреннее содержимое пластид – матрикс (или строму).

В строме хлоропластов находятся плоские мембранные структуры, называемые ламеллами. Ламеллы стромы лежат параллельно друг другу и связаны между собой. Две соседние мембраны, соединяясь концами, формируют замкнутые плоские мембранные структуры в форме диска – тилакоиды, – содержащие внутри жидкость. Тилакоиды, уложенные в стопки, образуют граны. Число тилакоидов на одну грану варьирует: от нескольких единиц до 50 и более. Тилакоиды в гране тесно сближены друг с другом. В состав граны, кроме замкнутых дисков тилакоидов, входят участки ламелл. Ламеллы стромы связывают между собой отдельные граны хлоропласта.

Количество гран в хлоропластах может достигать 40-60. В мембранных структурах хлоропластов присутствуют пигменты: зеленые (хлорофиллы А и В), желто-оранжевые (ксантофилл и каротин) и др., ферменты, синтезирующие АТФ и переносчики электронов.

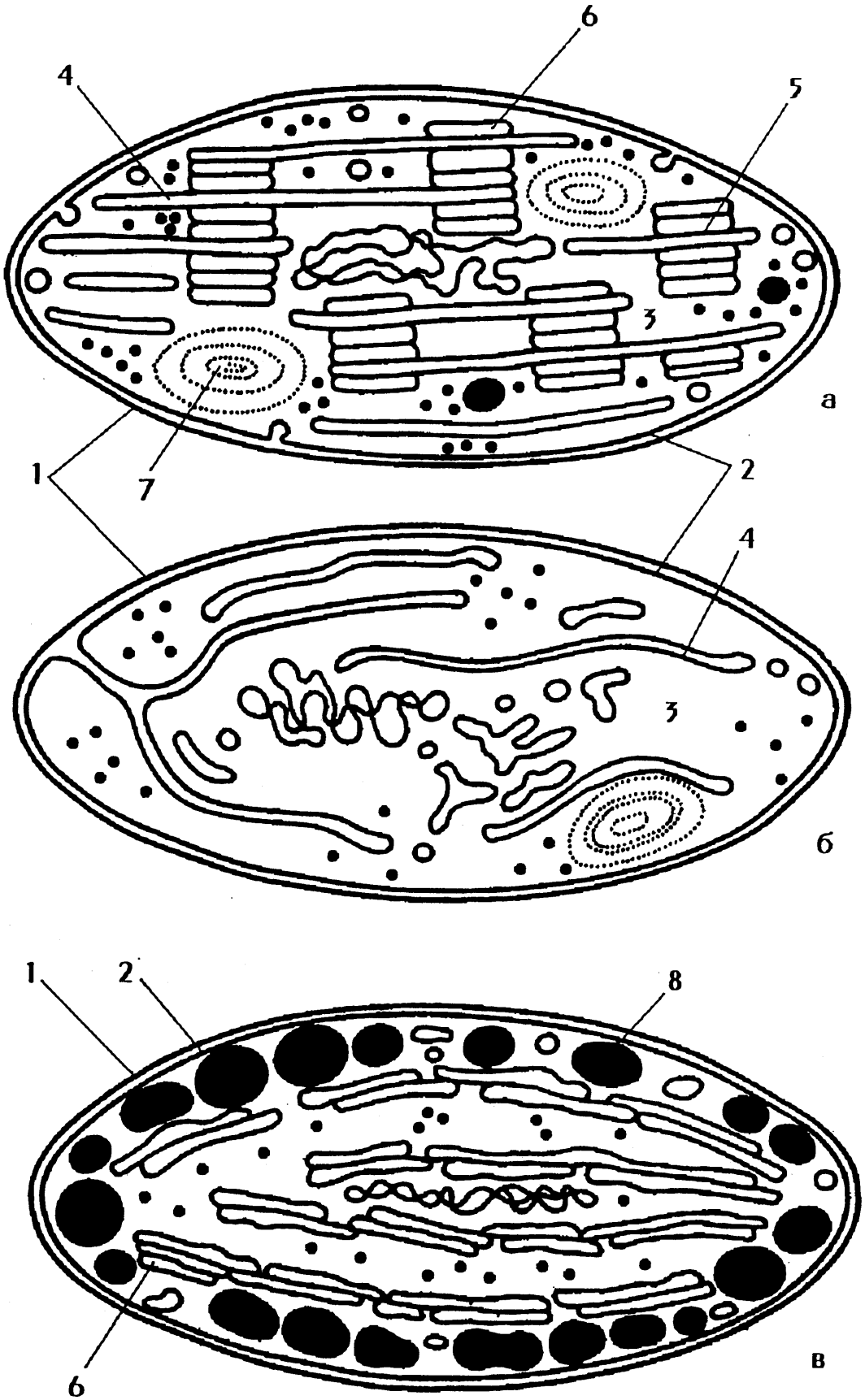


Рис. 36. Строение *(а)* хлоропласта, лейкопласта *(б),* хромопласта *(в). 1* - внешняя мембрана, *2* - внутренняя мембрана, *3* - матрикс (строма), *4* - ламеллы стромы, *5* - грана, *6* - тилакоид, *7* - крахмальное зерно, *8* - липидная капля с пигментами.

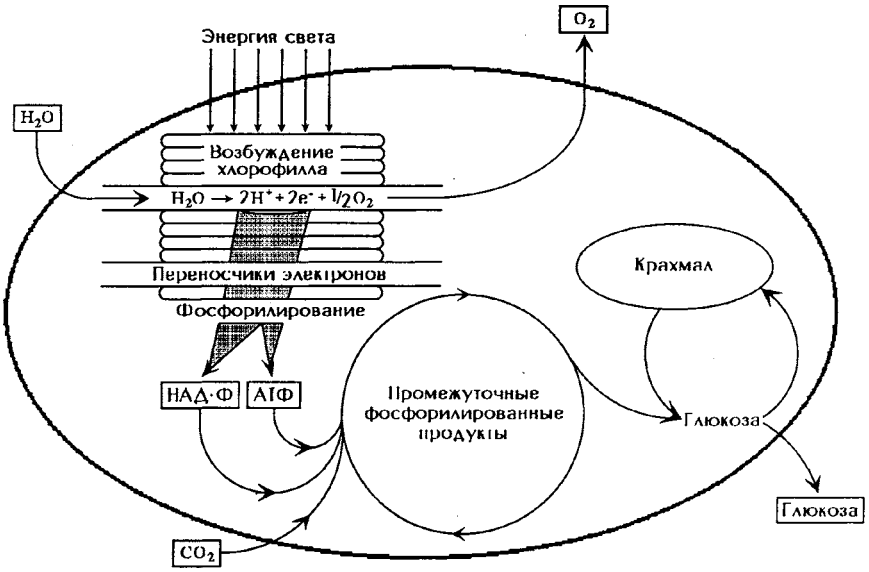


Рис. 37. Обобщенная схема процессов фотосинтеза.

Обычно различают две фазы:

Световая фаза, в ходе которой происходит превращение энергии света в химическую энергию фотолиза воды. Эта фаза завершается образованием АТФ и НАДФ-Н (фотофосфорилирование). Процесс происходит в тилакоидах, где локализуются фотосистемы, поглощающие энергию солнечных лучей (хлорофилловые пигменты), а также ферменты, осуществляющие процесс переноса электронов и фотофосфорилирование. *Темновая фаза* в основном протекает в строме. В результате целого ряда реакций, проходящих в эту фазу, синтезируются органические вещества (восстановление CO_2). Процесс протекает благодаря АТФ и НАДФ·Н, синтезированных в предыдущей фазе. Образующаяся глюкоза поступает в цитоплазму, а при необходимости может временно сохраняться в виде полимера (крахмала).

В строме хлоропластов находятся кольцевые молекулы ДНК, рибосомы, РНК, различные ферменты. Пластиды, как и митохондрии, способны к синтезу собственных белков. Пластиды относятся к полуавтономным органеллам. В хлоропластах происходит фотосинтез, в результате которого связывается углекислый газ, выделяется кислород и образуются органические вещества (рис. 37).

В процессе фотосинтеза выделяют две стадии: световую и темновую. Световая стадия происходит на свету, при участии хлорофилла. Хлорофилл, присутствующий в гранах хлоропластов, принимает участие в поглощении энергии солнечного света и превращении ее в энергию химических связей в веществах. В результате ряда реакций накапливается энергия, выделяется кислород. В темновой стадии, протекающей в строме без участия света, полученная энергия используется в реакциях восстановления CO_2 и с помощью ферментов осуществляется синтез углеводов.

Хлоропласта размножаются делением.

Хромопласты – окрашенные пластиды, не участвуют в фотосинтезе. Окраска пластид обусловлена присутствием красных, желтых, оранжевых пигментов.

Хромопласты образуются из хлоропластов или редко из лейкопластов (например, в моркови). Присутствие хромопластов в лепестках цветов и плодах обусловливает яркость их окраски и способствует привлечению насекомых-

опылителей цветов и животных, распространителей плодов.

Лейкопласты бесцветны. Они не содержат пигментов, но приспособлены для хранения запасов питательных веществ, например, крахмала. Лейкопластов особенно много в корнях, семенах, корневищах и клубнях. Лейкопласты отличаются от хлоропластов тем, что содержат мало ламелл, но под влиянием света способны образовывать тилакоидные структуры и приобретать зеленую окраску. Например, картофель может позеленеть, если его хранить на свету.

3.3.2.2.2.3. Немембранные органеллы

3.3.2.2.2.3.1. Рибосомы

Рибосомы относят к немембранным органеллам клетки. На рибосомах осуществляется соединение аминокислотных остатков в полипептидные цепочки (синтез белка). Рибосомы очень малы и многочисленны.

Каждая рибосома состоит из двух частей: малой и большой субъединиц. В первую входят молекулы белка и одна молекула рибосомальной РНК (р–РНК), во вторую - белки и три молекулы р–РНК (рис. 38). Белок и р–РНК по массе в равных количествах участвуют в образовании рибосом. Р–РНК синтезируется в ядрышке.

В синтезе белка, кроме рибосом, принимают участие матричная РНК (м–РНК) и транспортная РНК (т–РНК). М–РНК несет генетическую информацию о синтезе белка от ядра. Эта информация закодирована в последовательном расположении нуклеотидов в молекуле м–РНК. М–РНК присоединяется к поверхности малой субъединицы. Т–РНК доставляет из цитоплазмы к рибосоме необходимые аминокислоты, из которых строится полипептидная цепь. В растущей полипептидной цепи каждая аминокислота занимает соответствующее место, что определяет качество синтезируемого белка. В процессе синтеза белка рибосома перемещается вдоль м–РНК.

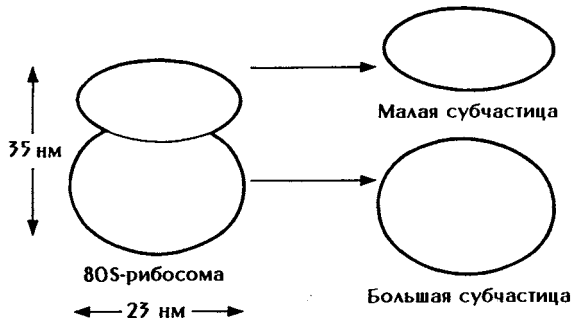


Рис. 38. Строение 80S – рибосомы эукариотической клетки.

В синтезе одной полипептидной цепочки участвуют много рибосом, соединенных последовательно друг с другом м–РНК. Такой комплекс из рибосом называют полирибосомой. Рибосомы удерживают в нужном положении аминокислоты, м–РНК, т–РНК до тех пор, пока между соседними аминокислотами не образуется пептидная связь.

Рибосомы могут свободно находиться в цитоплазме или быть связанными с эндоплазматической сетью, входя в состав шероховатой ЭПС (рис. 39).

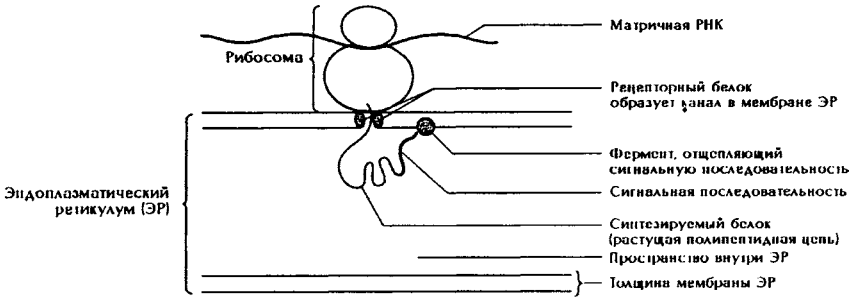


Рис. 39. Поступление новосинтезированного белка в эндоплазматический ретикулум.

Белки, образовавшиеся на рибосомах, соединенных с мембраной ЭПС, обычно поступают в цистерны ЭПС. Белки, синтезируемые на свободных рибосомах, остаются в гиалоплазме. Например, на свободных рибосомах синтезируется гемоглобин в эритроцитах.

В митохондриях, пластидах и клетках прокариот также присутствуют рибосомы.

3.3.2.2.2.3.2. Микротрубочки и микрофиламенты

К немембранным органеллам относят микротрубочки и микрофиламенты (см. рис. 25).

Микротрубочки – тончайшие трубочки диаметром 24 нм, стенки которых образованы белком тубулином. Глобулярные субъединицы этого белка располагаются по спирали.

Микротрубочки определяют направление перемещения внутриклеточных компонентов, в том числе расхождение хромосом к полюсам клетки при делении ядра. Они участвуют в образовании «цитоскелета».

Микрофиламенты – тонкие белковые нити диаметром 6 нм, состоят из белка актина, близкого тому, который содержится в мышцах. Эти нити, как и микротрубочки, являются элементами «цитоскелета». Они образуют кортикальный слой под плазматической мембраной.

Кроме микротрубочек, присутствующих в цитоплазме, в клетке имеются микротрубочки, формирующие центриоли клеточного центра, базальные тельца, реснички и жгутики.

3.3.2.2.2.3.3. Клеточный центр

Клеточный центр располагается около ядра и состоит из парных центриолей и центросферы (рис. 40).

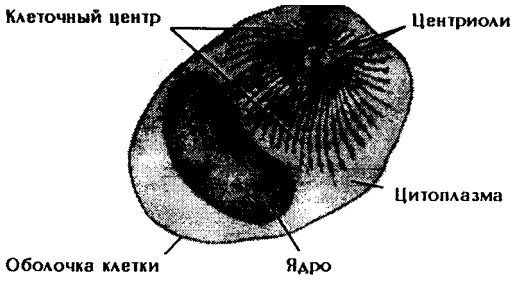


Рис. 40. Клеточный центр в развивающейся половой клетке саламандры.

Центриоли характерны для животных клеток, их нет у высших растений, низших грибов и некоторых простейших. Центриоли окружены зоной более светлой цитоплазмы, от которой радиально отходят тонкие фибриллы (центросферы).

Основу центриолей составляют девять триплетов микротрубочек (9+0), расположенных по окружности, и образующих полый цилиндр. Триплеты микротрубочек по кольцу объединены фибриллами. Радиальные фибриллы от каждого триплета отходят к центру, где они соединяются друг с другом (рис. 41).

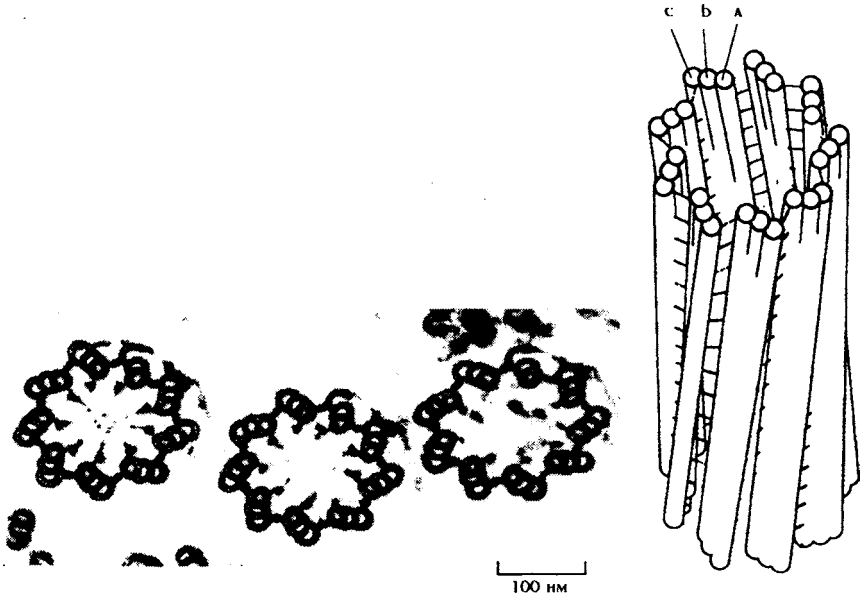


Рис. 41. Электронная микрофотография поперечного среза, проходящего через три центриоли в кортексе простейшего. Каждая центриоль (называемая также базальным тельцем) образует нижнюю часть аксонемы реснички. Справа схематическое изображение центриоли. Центриоль состоит из девяти триплетов микротрубочек, причем каждый триплет (cba) содержит одну полную микротрубочку и две примыкающие к ней неполные микротрубочки. Особые белки образуют поперечные сшивки, поддерживающие цилиндрическую структуру. (С любезного разрешения D.T. Woodrum, R.W. Linck).

В интерфазных клетках присутствуют две центриоли, расположенные под прямым углом друг к другу (рис. 42).

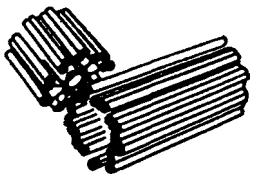


Рис. 42. Схема строения клеточного центра.

Перед делением ядра в синтетическом периоде центриоли удваиваются. В начале митоза к полюсам клетки направляются по две центриоли. Они принимают участие в формировании веретена деления, состоящего из микротрубочек.

Центриоли участвуют в организации цитоплазматических микротрубочек.

3.3.2.2.2.3.4. Базальные тельца

Базальные тельца лежат в цитоплазме в основании ресничек и жгутиков и служат для них опорой. Каждое базальное тельце представляет собой цилиндр, образованный девятью триплетами микротрубочек (9+0).

Базальные тельца способны восстанавливать реснички и жгутики после их потери.

Реснички и жгутики можно отнести к органеллам специального назначения. Они встречаются в клетках ресничного эпителия, в сперматозоидах, у простейших, у зооспор водорослей, мхов, папоротников и т.д.

Клетки, имеющие реснички или жгутики, способны двигаться или обеспечивать движение тока жидкостей вдоль их поверхности.

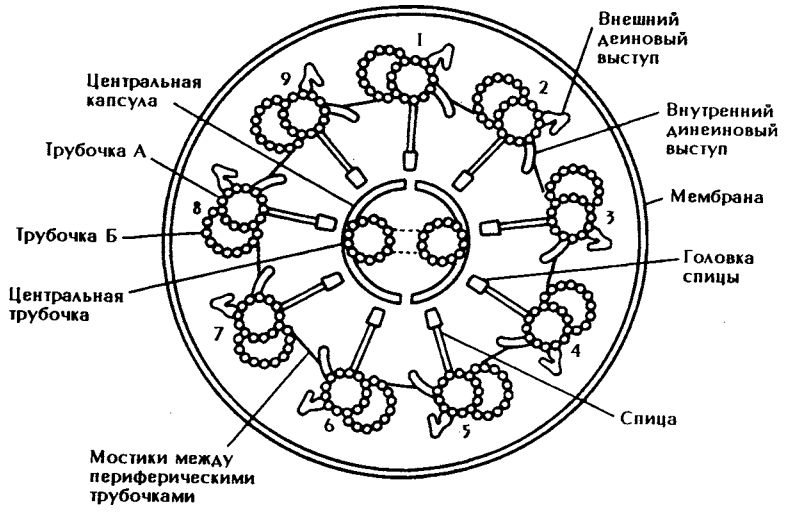


Рис. 43. Схема поперечного разреза реснички.

Реснички и жгутики представляют собой тонкие цилиндрические выросты цитоплазмы, покрытые плазматической мембраной. В основании находятся базальные тельца. На поперечном срезе реснички или жгутика видно, что по периметру располагаются 9 пар микротрубочек и одна пара в центре (9+2). Между соседними периферическими парами имеются перемычки. От каждой периферийной пары к центральной направлены радиальные нити (спицы) (рис. 43).

Ближе к основанию реснички и жгутика центральная пара микротрубочек обрывается и замещается полой осью. Периферические пары, проникая в цитоплазму, приобретают третью микротрубочку. В результате получается структура, характерная для базального тельца (рис. 44).

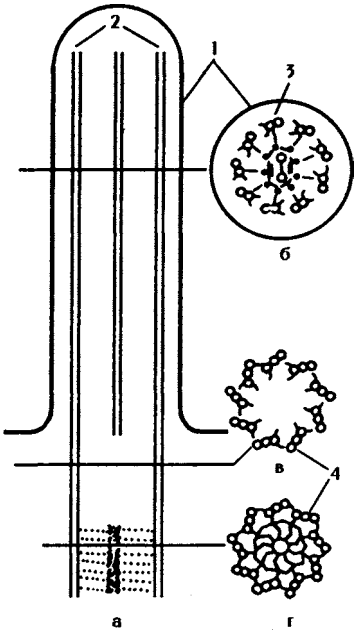


Рис. 44. Общее строение реснички, *а* - продольный срез, *б* - поперечный срез тела реснички, в, *г* - срезы базального тела. / - плазматическая мембрана, *2* - микротрубочки, *3* - дублеты микротрубочек (А и В), *4* - триплеты микротрубочек (А, В и С).

Жгутики отличаются от ресничек длиной.

К органеллам специального назначения относят также миофибриллы мышечных волокон, нейрофибриллы - нервных клеток.

3.3.2.2.3. Включения

В цитоплазме клеток присутствуют включения - непостоянные компоненты, выполняющие функцию запаса питательных веществ (капли жира, глыбки гликогена), различных секретов, подготовленных к выведению из клетки. К включениям относят некоторые пигменты (гемоглобин, липофуцин) и другие.

Включения синтезируются в клетке и используются в процессе обмена (рис. 45).

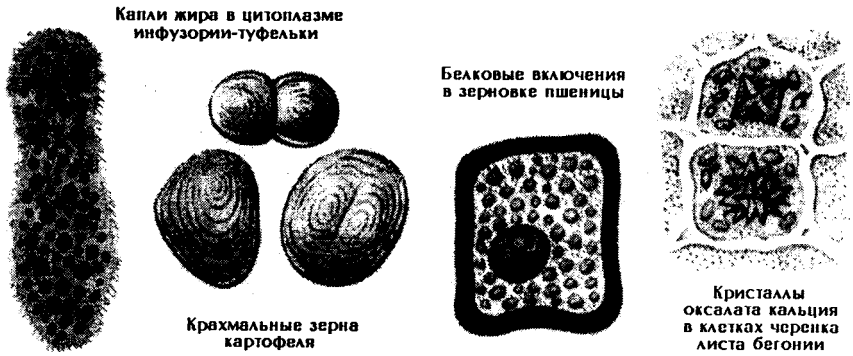


Рис. 45. Клеточные включения.

3.3.2.3. Клеточное ядро

Ядро было открыто и описано в 1833 г. англичанином Р. Броуном. Ядро присутствует во всех эукариотических клетках, за исключением зрелых эритроцитов и ситовидных трубок растений. Клетки, как правило, имеют одно ядро, но иногда встречаются многоядерные клетки.

Ядро бывает шаровидной или овальной формы. В некоторых клетках встречаются сегментированные ядра. Размеры ядер - от 3 до 10 мкм в диаметре.

Ядро необходимо для жизни клетки. Оно регулирует активность клетки. В ядре хранится наследственная информация, заключенная в ДНК. Эта информация, благодаря ядру, при делении клетки передается дочерним клеткам. Ядро определяет специфичность белков, синтезируемых в клетке. В ядре содержится множество белков, необходимых для обеспечения его функций. В ядре синтезируется РНК.

Ядро имеет ядерную оболочку, отделяющую его от цитоплазмы, кариоплазму (ядерный сок), одно или несколько ядрышек, хроматин (рис. 46).

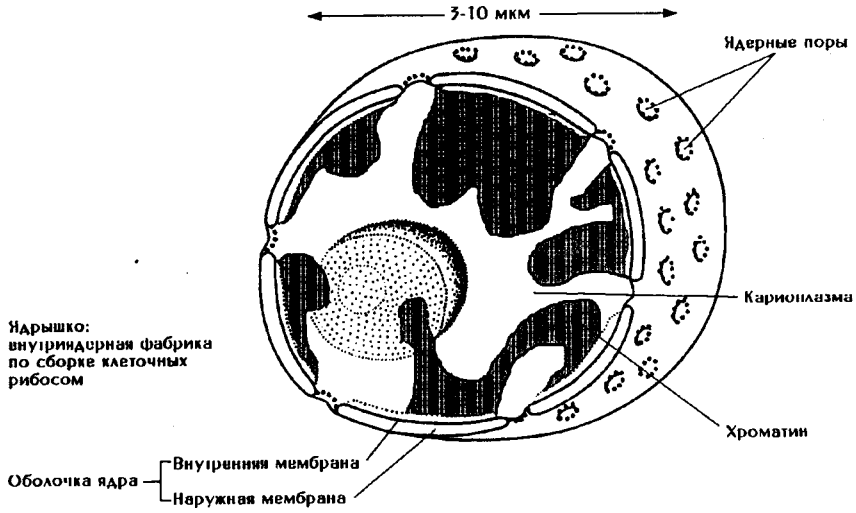


Рис. 46.

Ядерная оболочка состоит из двух мембран. В ней имеются поры, играющие важную роль в переносе веществ в цитоплазму и из нее. Поры не являются постоянными образованиями. Их число меняется в зависимости от функциональной активности ядра. Число пор увеличивается в период наибольшей ядерной активности. Ядерная оболочка связана непосредственно с эндоплазматической сетью.

На наружной мембране ядерной оболочки, с внешней стороны находятся рибосомы, синтезирующие специфические белки, образующиеся только на рибосомах ядерной оболочки.

Ядерный сок (кариоплазма) - внутреннее содержимое ядра, представляет собой раствор белков, нуклеотидов, ионов, более вязкий, чем гиалоплазма. В нем

присутствуют также фибриллярные белки. В кариоплазме находятся ядрышки и хроматин. Ядерный сок обеспечивает нормальное функционирование генетического материала.

Ядрышки - обязательный компонент ядра, обнаруживаются в интерфазных ядрах и представляют собой мелкие тельца, шаровидной формы. Ядрышки имеют большую плотность, чем ядро. В ядрышках происходит синтез р–РНК, других видов РНК и образование субъединиц рибосом.

Возникновение ядрышек связано с определенными зонами хромосом, называемыми ядрышковыми организаторами. Число ядрышек определяется числом ядрышковых организаторов. В них содержатся гены р–РНК.

Хроматин (окрашенный материал) – плотное вещество ядра, хорошо окрашиваемое основными красителями. В состав хроматина входят молекулы ДНК в комплексе с белками (гистонами и негистонами), РНК.

В неделящихся (интерфазных) ядрах хроматин может равномерно заполнять объем ядра, находясь в деконденсированном состоянии. Этот диффузный хроматин (эухроматин) генетически активен. Молекулы ДНК, содержащие наследственную информацию, способны удваиваться при репликации, и возможна передача (транскрипция) генетической информации с ДНК на и–РНК.

Иногда в интерфазном ядре бывают видны глыбки хроматина, представляющие собой участки конденсированного хроматина (гетерохроматина). Это неактивные участки. Например, в клетках женского организма, где присутствуют две Х–хромосомы, одна находится в активном диффузном состоянии, а вторая в неактивном, конденсированном состоянии.

Во время деления ядра хроматин окрашивается интенсивнее, происходит его конденсация – образование более спирализованных (скрученных) нитей, называемых хромосомами.

Хромосомы синтетически неактивны. Строение хромосом лучше всего изучать в момент их наибольшей конденсации, т.е. в метафазе и начале анафазы митоза.

Каждая хромосома в метафазе митоза состоит из двух хроматид, образовавшихся в результате редупликации, и соединенных центромерой (первичной перетяжкой). В центральной части центромеры находятся кинетохоры, к которым во время митоза прикрепляются микротрубочки нитей веретена (рис. 47). В анафазе хроматиды отделены друг от друга. Из них образуются дочерние хромосомы, содержащие одинаковую генетическую информацию. Центромера делит хромосому на два плеча. Хромосомы с равными плечами называют равноплечими или метацентрическими, с плечами неодинаковой длины - неравноплечими - субметацентрическими, с одним коротким и вторым почти незаметным — палочковидными или акроцентрическими (рис. 48).

Некоторые хромосомы имеют вторичную перетяжку, отделяющую спутник. Вторичные перетяжки называют ядрышковыми организаторами. В них в интерфазе происходит образование ядрышка. В ядрышковых организаторах находится ДНК,

отвечающая за синтез р-РНК. Плечи хромосом оканчиваются участками, называемыми теломерами, не способными соединяться с другими хромосомами.

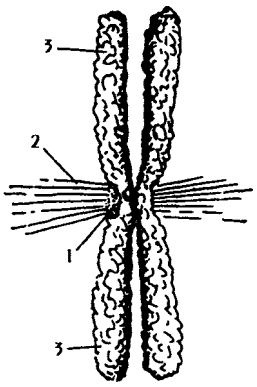


Рис. 47. Кинетохоры располагаются в центромерном районе хромосом. / - кинетохор, *2* - пучок кинетохорных микротрубочек; *3* - хроматида.

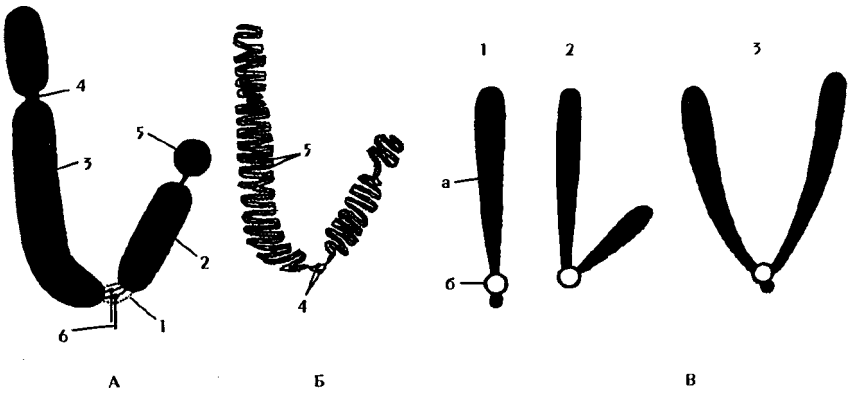


Рис. 48. Строение и типы хромосом. *А* - внешний вид: / - центромера, *2* - короткое плечо, *3* — длинное плечо, *4* - вторичная перетяжка, *5* - спутник, *6* - нить веретена; *Б* — внутренняя структура той же хромосомы: *4* — центромера, 5 - хромонемы; *В* - типы строения хромосом: / - акроцентрическая, *2* - субметацентрическая, *3* - метацентрическая, *а* - плечо, *б* - центромера.

Число, размер и форма хромосом в наборе у разных видов могут варьировать.

Совокупность признаков хромосомного набора называют кариотипом (рис. 49, 50).

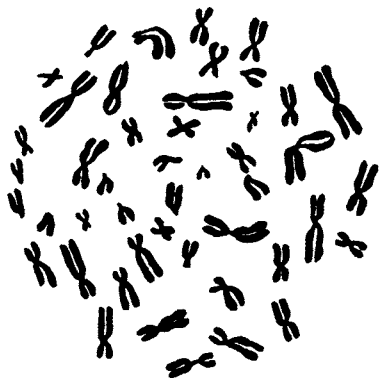


Рис. 49. Диплоидный набор хромосом человека.

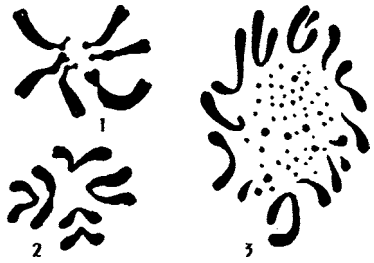


Рис. 50. Диплоидный набор хромосом в клетках: / - растения скерды, *2* - комара, *3* - курицы.

Хромосомный набор специфичен и постоянен для особей каждого вида. У человека 46 хромосом, у мыши - 40 хромосом и т.д.

В соматических клетках, имеющих диплоидный набор хромосом, хромосомы парные. Их называют гомологичными. Одна хромосома в паре происходит от материнского организма, другая - от отцовского.

Изменения в структуре хромосом или в их числе возникают в результате мутаций.

Каждая пара хромосом в наборе индивидуальна. Хромосомы из разных пар называют негомологичными.

В кариотипе различают половые хромосомы (у человека это Х–хромосома и Y–хромосома) и аутосомы (все остальные).

Половые клетки имеют гаплоидный набор хромосом.

Основу хромосомы составляет молекула ДНК, связанная с белками (гистонами и др.) в нуклеопротеид.

Основное положение молекулярной биологии, сформулированное Ф. Криком, утверждает, что перенос генетической информации осуществляется:

1) от ДНК к ДНК путем репликации;

2) от ДНК через и-РНК (м-РНК) к белку.

Процесс самовоспроизведения макромолекул нуклеиновых кислот (репликация) обеспечивает точное копирование генетической информации и передачу ее от поколения к поколению.

Принцип комплементарности, лежащий в основе структуры молекулы ДНК, дает возможность понять, как синтезируются новые молекулы в синтетическом периоде интерфазы жизненного цикла клетки перед ее делением.

Таблица 3.

Строение и функции эукариотической клетки

Название	Строение	Функции
1	2	3
I. Поверхностный аппарат		
1. Мембрана (рис. 15)	Два слоя липидов и белки (интегральные, полуинтегральные и периферические)	1. Взаимодействие с внешней средой 2. Обеспечение клеточных контактов 3. Транспортная: а. пассивный транспорт: диффузия, осмос, облегченная диффузия, через поры (рис. 18) б. активный транспорт (рис. 19, 20) в. экзоцитоз и эндоцитоз (фагоцитоз, пиноцитоз) (рис. 21, 22) 4. Полупроницаемость
2. Надмембранный комплекс: а) Гликокаликс (рис. 15)	Белковые и липидные молекулы, связанные с углеводными цепями	Рецепторная
б) Клеточная стенка у растений (рис. 17)	Целлюлоза	1. Структурная 2. Защитная 3. Обеспечивает тургор клетки
3. Субмембранный комплекс (рис. 16)	Кортикальный слой и фибриллярные структуры	Обеспечивает механическую устойчивость плазматической мембраны
II. Цитоплазма 1. Гиалоплазма (цитозоль) (рис. 26)	Коллоидный раствор белков и множество белковых филаментов	1. Протекание ферментативных реакций 2. Синтез аминокислот 3. Синтез жирных кислот 4. Формирование цитоскелета 5. Обеспечение движения цитоплазмы (циклоза)
2. Органеллы:		
А. Одномембранные Эндоплазматическая сеть: (рис. 27)	Система мембран, образующих цистерны, каналы	1. Транспорт веществ внутри и вне клетки 2. Разграничение ферментных систем 3. Место образования одномембранных органелл: аппарата Гольджи, лизосом, вакуолей.
гладкая (рис. 27)	нет рибосом	Синтез липидов, стероидов.
шероховатая (рис. 27)	есть рибосомы	Синтез белков

1	2	3
Аппарат Гольджи (рис. 28)	Плоские цистерны, диски, пузырьки (вакуоли)	1. Образование лизосом 2. Секреторная 3. Накопительная 4. Укрупнение белковых молекул 5. Синтез сложных углеводов
Лизосомы:		
а. Первичные (рис. 30)	Пузырьки, ограниченные мембраной, содержащие ферменты	1. Участие во внутриклеточном пищеварении
б. Вторичные (рис. 31):		2. Защитная
1) Пищеварительные вакуоли	Первичная лизосома + фагосома	3. Эндогенное питание
2) Остаточные тельца	Вторичная лизосома, содержащая непереваренный материал	4. Накопление веществ
3) Аутолизосомы	Первичная лизосома + разрушенные органеллы клеток	5. Аутолиз органелл
Вакуоль (рис. 32)	У растений мелкие пузырьки, отделенные от цитоплазмы мембраной. Полость заполнена клеточным соком	1. Поддержание тургора клетки 2. Запасающая
Пероксисомы (рис. 33)	Мелкие пузырьки, содержащие ферменты, нейтрализующие перекись водорода	1. Участие в реакциях обмена 2. Защитная
Б. Двумембранные		
Митохондрии (рис. 34)	Внешняя мембрана, внутренняя мембрана с кристами, матрикс, содержащий ДНК, РНК, ферменты, рибосомы	1. Клеточное дыхание 2. Синтез АТФ 3. Синтез белков митохондрий
Пластиды:		
Хлоропласты (рис. 36)	Внешняя и внутренняя мембраны, строма. В строме мембранные структуры - ламеллы, образующие диски - тилакоиды, собранные в стопки - граны, содержащие пигмент - хлорофилл. В строме - ДНК, РНК, рибосомы, ферменты.	1. Фотосинтез (рис. 37) 2. Определение окраски листьев, плодов
Хромопласты (рис. 36)	Содержат желтые, красные, оранжевые пигменты	Определение окраски плодов, листьев, цветов
Лейкопласты (рис. 36)	Не содержат пигментов	Накопление запасных питательных веществ
В. Немембранные органеллы		
Рибосомы (рис. 38)	Имеют большую и малую субъединицы	Синтез белка

1	2	3
Микротрубочки (рис. 25)	Трубочки, образованные белком тубулином, диаметром 24 им	1. Участие в образовании цитоскелета 2. Участие в делении ядра
Микрофиламенты (рис. 25)	Нити белка актина длиной 6 нм	1. Участие в образовании цитоскелета 2. Образование кортикального слоя под плазматической мембраной
Клеточный центр (рис. 40)	Центросфера - участок цитоплазмы и две центриоли, образованные девятью триплетами микротрубочек (рис. 41), перпендикулярными друг другу (рис. 42)	Участие в делении клетки
Органеллы специального назначения: реснички и жгутики (рис. 43, 44)	Выросты цитоплазмы. В основании находятся базальные тельца. На поперечном срезе ресничек и жгутиков по периметру расположено девять пар микротрубочек и одна пара в центре	Участие в передвижении
3. Включения (рис. 45)	Капли жира, глыбки гликогена, гемоглобин эритроцитов	1. Запасающая 2. Секреторная 3. Специфическая
III. Ядро (рис. 46)	Имеет двумембранную оболочку, кариоплазму, ядрышко, хроматин	1. Регуляция активности клетки 2. Хранение наследственной информации 3. Передача наследственной информации 4. Определение специфичности белков в цитоплазме
1. Ядерная оболочка (рис. 46)	Имеет две мембраны. Между мембранами - перинуклеарное пространство. Есть поры. Связана с ЭПС	1. Отделяет ядро от цитоплазмы 2. Регулирует транспорт веществ в цитоплазму
2. Кариоплазма (рис. 46)	Содержит раствор белков, нуклеотидов, в ней присутствуют фибриллярные белки	Обеспечивает нормальное функционирование генетического материала
3. Ядрышки (рис. 46)	Мелкие тельца округлой формы, содержат РНК	Синтез РНК
4. Хроматин (рис. 46)	Мелкозернистые гранулы, состоящие из ДНК и белка	Образуют хромосомы при делении клетки

1	2	3
Хромосомы:	Плечи хромосомы соединены центромерой, может быть вторичная перетяжка, отделяющая спутник. Плечи оканчиваются теломерами	Деление клетки
Метацентрические хромосомы (рис. 48)	Плечи равные	
Субметацентрические хромосомы (рис. 48)	Плечи неравные	
Акроцентрические хромосомы (рис. 48)	Второе плечо почти незаметно	

Таблица 4.

Сравнительные характеристики животной и растительной клетки

Растительная клетка	Животная клетка
В состав клеточной стенки входит целлюлоза	Нет целлюлозы
Вакуоли большие, наполнены клеточным соком	Нет вакуолей с клеточным соком
Цитоплазма на периферии клетки	Цитоплазма по всей клетке
Ядро обычно расположено на периферии клетки	Ядро может быть в любой части цитоплазмы, но чаще в центре
Две цитоплазматические мембраны:	Одна цитоплазматическая мембрана
внешняя - плазмалемма и внутренняя - тонопласт	
Имеются пластиды: лейкопласты, хлоропласты, хромопласты	Нет пластид
Реснички и жгутики отсутствуют у высших растений	Реснички и жгутики могут быть у животных
Центриоли отсутствуют у высших растений	Центриоли имеются

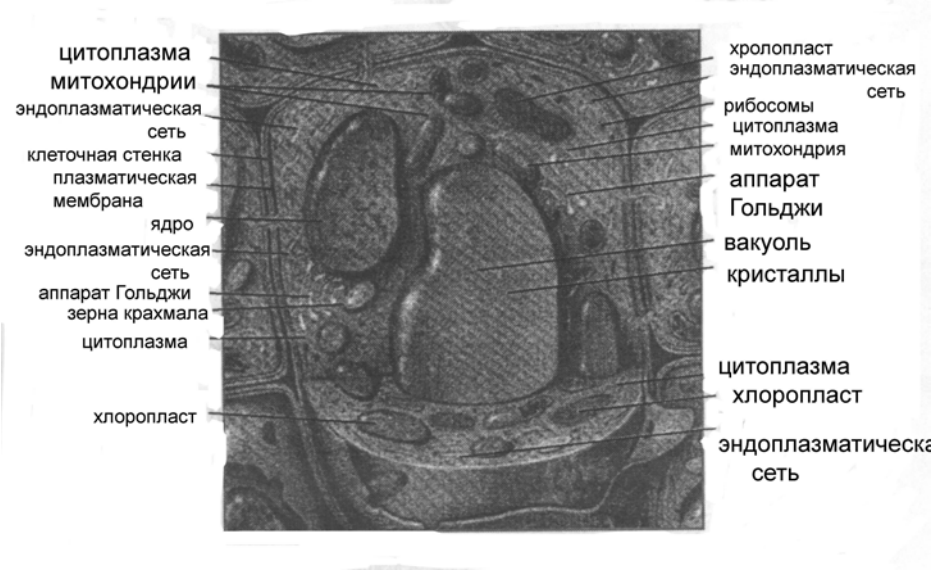


Рис. 51. Схема строения растительной клетки по данным электронного микроскопа.

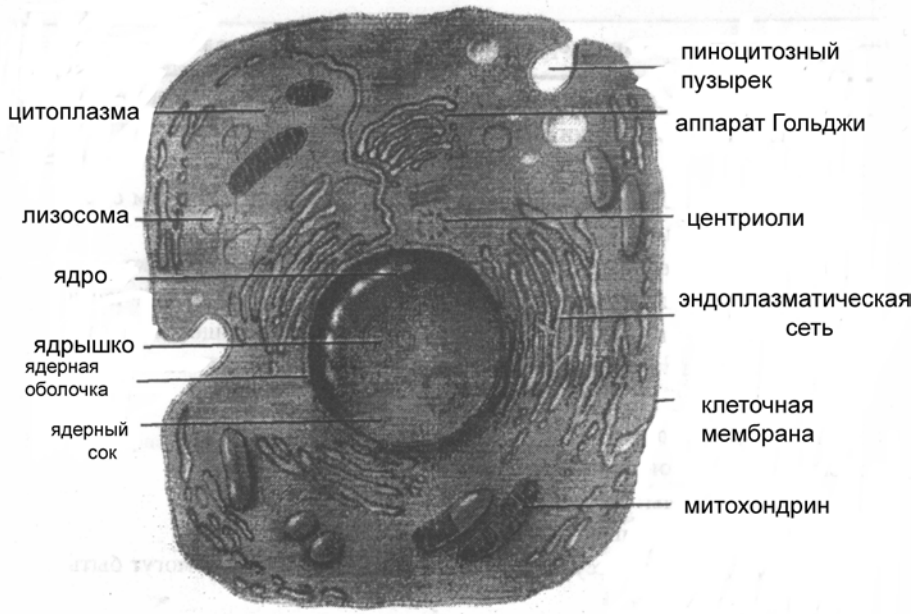


Рис. 52. Схема строения животной клетки по данным электронного микроскопа.

3.4. КЛЕТОЧНЫЙ ЦИКЛ

Увеличение числа клеток происходит путем деления исходной клетки. Обычно делению клеток предшествует редупликация хромосомного аппарата, синтез ДНК.

Время существования клетки от деления до следующего деления или смерти называют клеточным (жизненным) циклом.

В течение жизни клетки растут, дифференцируются, выполняют определенные функции, размножаются, гибнут.

В клеточном цикле можно выделить митотический цикл, включающий подготовку клеток к делению и само деление. В жизненном цикле есть периоды, когда клетки выполняют определенные функции (рис. 53).

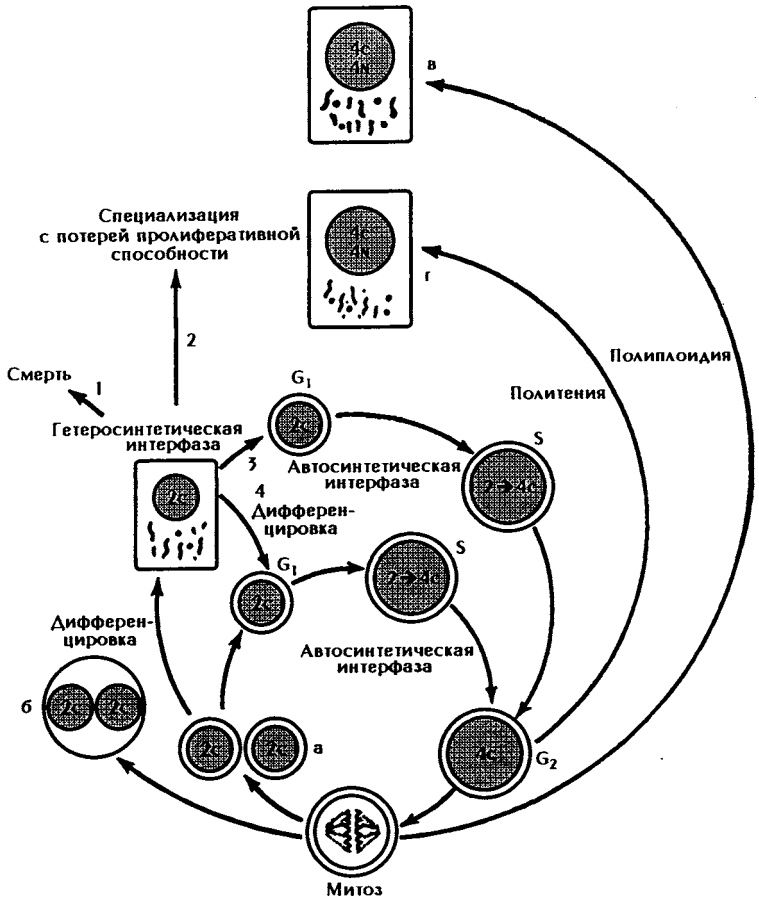


Рис. 53. **Схема взаимоотношений между митотическим циклом и жизненным циклом клетки (из Цанева и Маркова, 1964). Внутренний круг представляет цикл размножения клеток, начинающих подготовку к новому митотическому циклу сразу после завершения деления. Показан возможный исход митотического цикла; а - образование двух новых (дочерних) клеток; б - деление ядра без разделения клеточного тела - образование многоядерной клетки; в - протекание митоза только до стадии метафазы без расхождения хромосом - полиплоидия; г - редупликация ДНК и увеличение клеточной массы без вступления в митоз - политения. На внешнем круге представлена дифференцирующаяся клетка с возможными исходами дифференцировки. 1 - смерть клетки, 2 - окончательная специализация с потерей способности клетки к митотическому делению, 3 - вступление клетки в цикл деления без дедифференцировки, 4 - дедифференцировка с последующим вступлением клетки в митотический цикл. 2c и 4c - диплоидное и тетраплоидное количество ДНК, 2n и 4n - диплоидный и тетраплоидный набор хромосом.**

В, организме высших позвоночных не все клетки постоянно делятся. Есть специализированные клетки, потерявшие способность к делению (нейтрофилы, базофилы, эозинофилы, нервные клетки). Другие клетки способны постоянно делиться. Они обнаружены в обновляющихся тканях (эпителиальных), в кроветворных органах. Например, клетки покровного эпителия, кроветворные клетки костного мозга могут постоянно делиться, заменяя погибшие.

Многие клетки, не размножающиеся в обычных условиях, начинают делиться в процессе восстановления после повреждения органа и репаративной регенерации органов и тканей.

Клетки, находящиеся в клеточном цикле, содержат различное количество ДНК, в зависимости от стадии этого цикла.

Мужские и женские половые клетки имеют гаплоидный набор хромосом (n) и количество ДНК (c). При оплодотворении происходит слияние этих клеток, в результате чего образуется диплоидная клетка с 2n набором хромосом и 4c количеством ДНК.

Удвоение ДНК происходит в синтетическом периоде интерфазы. Клетки к делению приступают только после этого периода.

3.4.1. ПОДГОТОВКА КЛЕТКИ К ДЕЛЕНИЮ

В клеточном цикле можно выделить собственно митоз и интерфазу, включающую пресинтетический (постмитотический) — G_1 период, синтетический (S) период и постсинтетический (премитотический) - G_2 период (рис. 54).

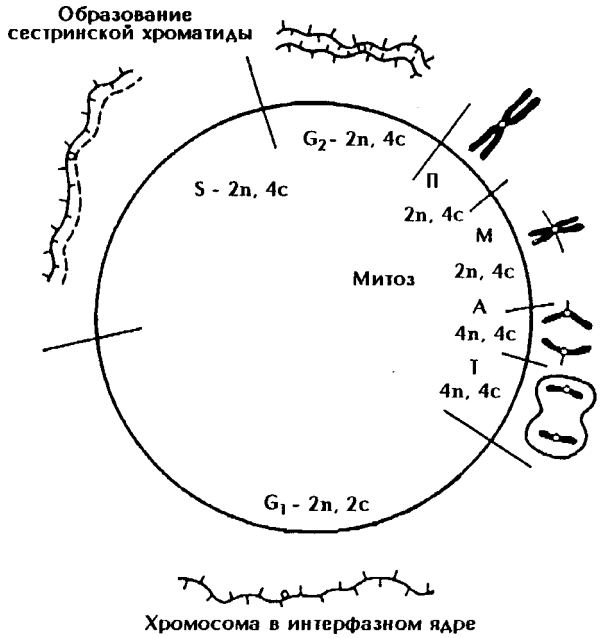


Рис. 54. **Митотический цикл диплоидной клетки (схема). G_0 - период жизнедеятельности клетки без процессов подготовки к делению; G_1 - пресинтетический (постмитотический) период. Митоз: П - профаза; М - метафаза, А - анафаза, Т - телофаза; n - гаплоидный набор хромосом; 2n - диплоидный набор хромосом; 4n - тетроидный набор хромосом; с - количество ДНК, соответствующее гаплоидному набору хромосом. Вне круга схематично показаны изменения хромосом в различные периоды жизненного цикла клетки.**

Подготовка клетки к делению происходит в интерфазе. Пресинтетический период интерфазы - самый длительный. Он может продолжаться у эукариот от 10 часов до нескольких суток (рис. 55).

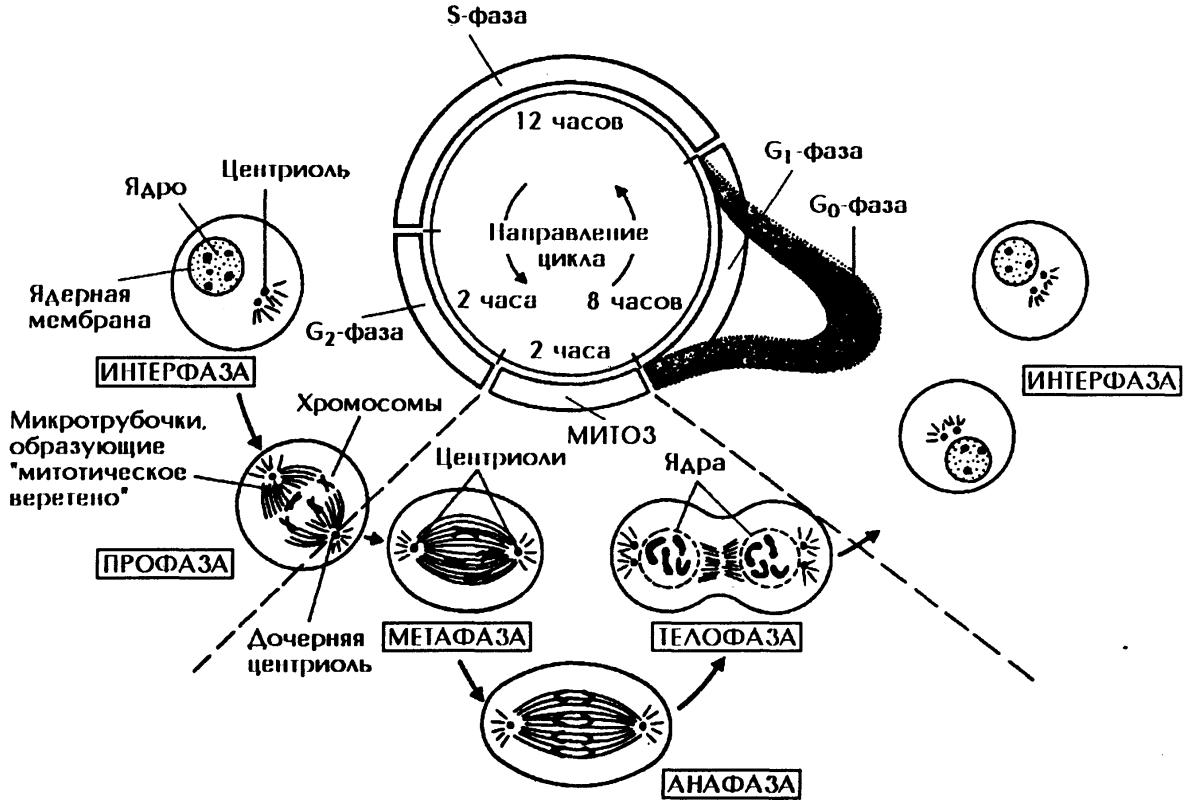


Рис. 55. **Клеточный цикл у эукариот.**

В пресинтетическом периоде (G_1), наступающем сразу после деления, клетки имеют диплоидный (2n) набор хромосом и 2с генетического материала ДНК. В этот период начинается рост клеток, синтез белков, РНК. Происходит подготовка клеток к синтезу ДНК (S-период). Повышается активность ферментов, участвующих в энергетическом обмене (рис. 56).

В S-периоде (синтетическом) происходит репликация молекул ДНК, синтез белков - гистонов, с которыми связана каждая нить ДНК. Синтез РНК увеличивается соответственно количеству ДНК. При репликации две спирали молекулы ДНК раскручиваются, рвутся водородные связи, и каждая становится матрицей для воспроизводства новых цепей ДНК. Синтез новых молекул ДНК осуществляется при участии ферментов. Каждая из двух дочерних молекул обязательно включает одну старую и одну новую спираль. Новые молекулы идентичны старым. Такой способ репликации называют полуконсервативным. В S-периоде начинается удвоение центриолей.

Каждая хромосома состоит из двух сестринских хроматид, содержит ДНК 4с. Число хромосом не меняется (2n).

Продолжительность синтеза ДНК - S-период митотического цикла - длится 6 - 12 часов у млекопитающих.

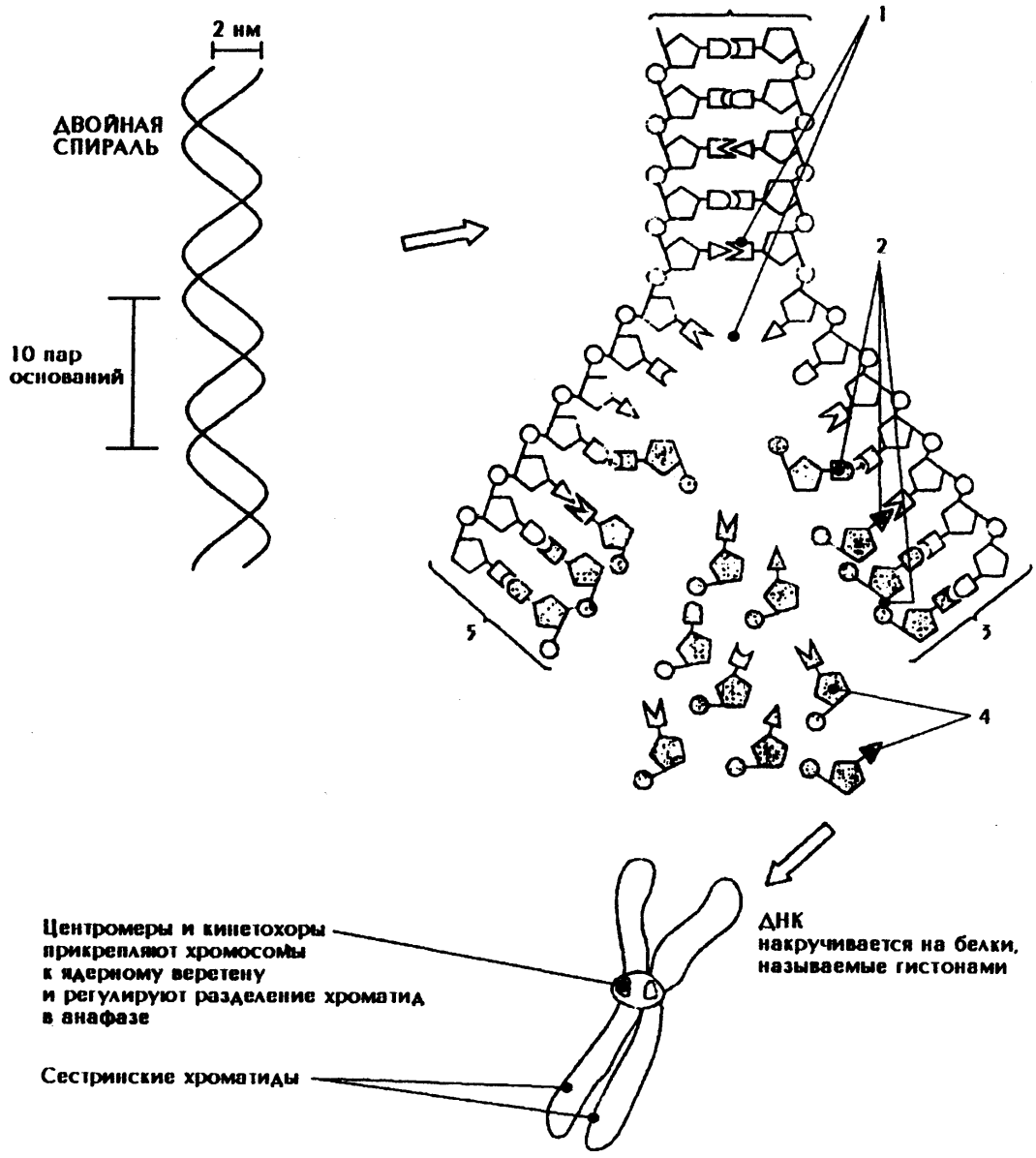


Рис. 56. **Репликация ДНК и хромосомы. 1 - Двойная спираль раскручивается, и пары оснований разделяются ферментом ДНК - геликазой. 2 - Нуклеотиды располагаются напротив комплементарных им нуклеотидов (А - Т, Г - Ц) на матричной цепи ДНК, создаются водородные связи, и нуклеотиды ковалентно связываются при помощи фермента ДНК - полимеразы. 3 - Две дочерние цепи ДНК синтезируются различными способами - одна сразу создается как непрерывная цепь, а другая синтезируется короткими участками, которые затем связываются воедино ДНК - лигазой. 4 - Приток свободных нуклеотидов для создания новых молекул ДНК вдоль раскрученной матрицы ДНК. 5 - Каждая копия двойной спирали ДНК составляется из одной родительской и одной дочерней цепи - этот процесс называется полуконсервативной репликацией.**

В постсинтетический период (G_2) происходит синтез РНК, накапливается энергия АТФ, необходимая для деления клетки, завершается удвоение центриолей, митохондрий, пластид, синтезируются белки, из которых строится ахроматиновое веретено деления, заканчивается рост клетки. Ни содержание ДНК (4с), ни число хромосом (2n) не изменяется (рис. 57).

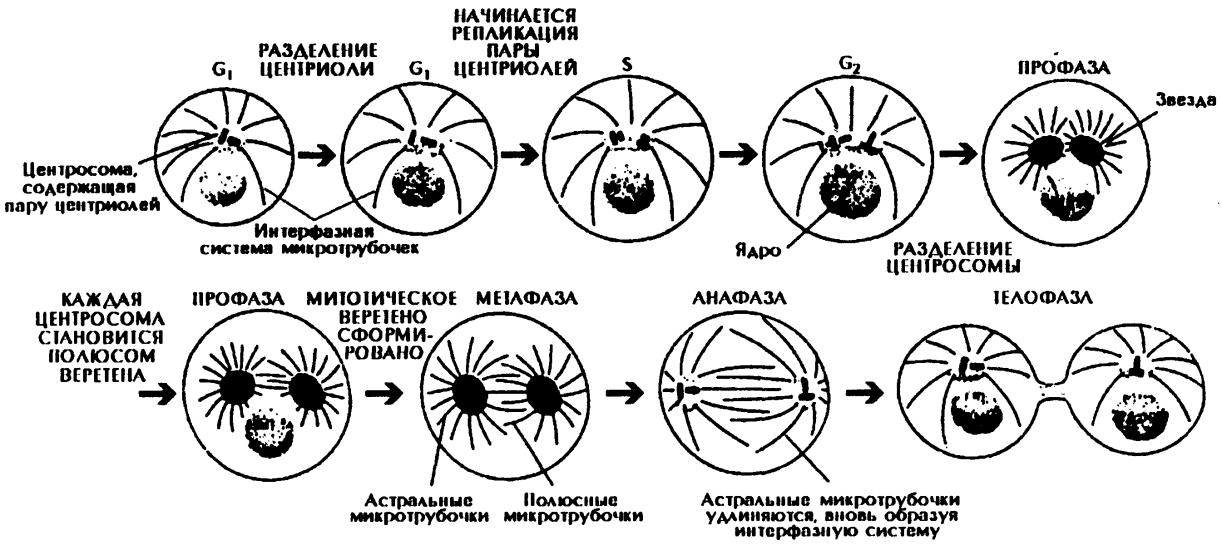


Рис. 57. **Центросомный цикл. В интерфазной клетке центросома удваивается с образованием двух полюсов митотического веретена. В большинстве животных (но не растительных) клеток пара центриолей (показанных как пара коротких черных отрезков) погружена в материал центросомы (выделен цветом), от которого растут микротрубочки. В определенный момент фазы G_1 две центриоли расходятся на несколько микрон. В течение фазы S возле каждой старой центриоли под прямым углом к ней начинает формироваться дочерняя центриоль. Рост дочерних центриолей обычно завершается в фазе G_2. Вначале обе пары центриолей остаются погруженными в единую массу центросомного материала, образующего одну центросому. В ранней фазе М каждая пара центриолей становится частью отдельного центра организации микротрубочек, от которого отходит радиальный пучок микротрубочек - звезда. Две звезды, первоначально лежавшие бок о бок около ядерной оболочки, теперь отходят друг от друга. В поздней профазе пучки полюсных микротрубочек, принадлежащие двум звездам и взаимодействующие между собой, избирательно удлиняются, по мере того как два центра расходятся по двум сторонам ядра. Таким способом быстро формируется митотическое веретено.**

Продолжительность этого периода – 3 - 6 часов. Длительность клеточного цикла разная у разных клеток, но постоянна для данной ткани.

Например, в культуре раковых клеток человека длительность G_1-периода равна 8,5 часов, S - 6,2 часа, G_2 - 4,6 часов. Длительность митоза составляет 0,6 часа. Весь клеточный цикл длится 19,9 часов.

3.4.2. ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

3.4.2.1. МИТОЗ

Существуют три способа деления клетки: митоз, амитоз, мейоз.

Митоз - mitos (греч. - нити) - непрямое деление клетки. Митоз состоит из четырех фаз: профазы, метафазы, анафазы, телофазы (рис. 58, 59).

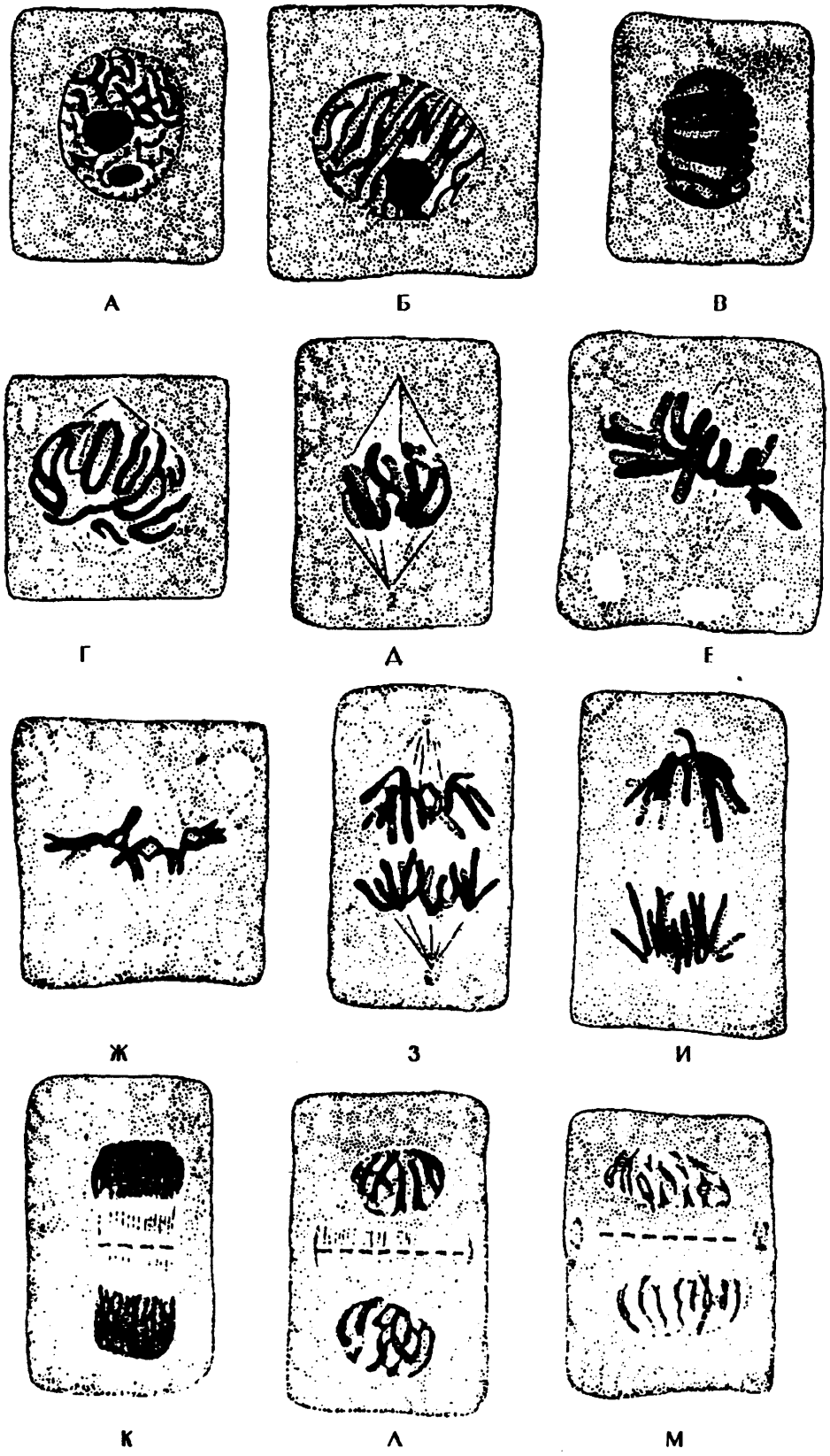


Рис. 58. **Фазы митоза в клетках корешка лука.**
А - интерфаза, Б - Д - профаза, Е - Ж - метафаза, З - Й - анафаза, К - М - телофаза.

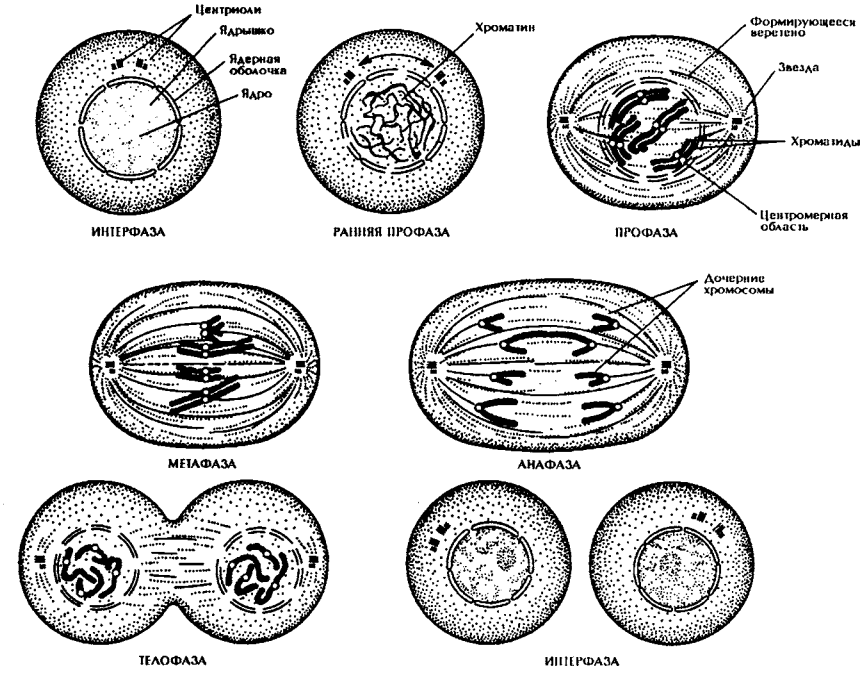


Рис. 59. **Схематическое изображение митоза в животных клетках. Во время интерфазы при подготовке клетки к делению происходит репликация ДНК. Во время профазы ядерная оболочка разрушается, и между двумя центриолями формируется веретено. На стадии метафазы хромосомы располагаются в экваториальной плоскости клетки. Когда наступает анафаза, удвоившиеся хромосомы (называемые хроматидами) расходятся. На стадии телофазы хромосомы достигают полюсов веретена, клетка начинает разделяться на две дочерние клетки. По числу и типу хромосом дочерние клетки идентичны материнской.**

Профаза занимает — 0,60 времени от всего митоза, метафаза — 0,05 времени, анафаза — 0,05 и телофаза — 0,3 времени всего митоза. Длительность митоза различна у разных клеток, но не менее 10 минут. В интерфазном ядре хромосомы под световым микроскопом не видны.

В профазе увеличивается объем ядра. Хромосомы спирализуются, становятся видимыми, укорачиваются, утолщаются. Видно, что они состоят из двух хроматид, соединенных центромерой. Центриоли расходятся к полюсам клетки. Формируется веретено деления. К концу профазы ядрышки и ядерная оболочка растворяются, и хромосомы оказываются в цитоплазме. Профаза - самая продолжительная фаза митоза.

В профазе набор хромосом равен 2n, и количество ДНК равно 4c.

В метафазе спирализация достигает максимума, хромосомы располагаются в экваториальной плоскости веретена, образуя метафазную пластинку. Сестринские центромеры и хроматиды обращены к противоположным полюсам. Митотическое веретено полностью сформировано и состоит из нитей, соединяющих полюса с центромерами хромосом. Отчетливо видно, что хромосомы состоят из двух хроматид, соединенных в области центромеры. Четко видны число и форма хромосом, что позволяет сосчитать их и изучить строение. Метафаза очень короткая.

В анафазе центромеры разъединяются, хроматиды (дочерние хромосомы) становятся самостоятельными. Нити веретена деления, прикрепленные к центромерам, тянут дочерние хромосомы к полюсам клетки. Движение хромосом обеспечивается взаимодействием центромерных участков хромосом с микротрубочками веретена деления. В клетке находятся два диплоидных набора хромосом. Анафаза очень короткая.

Митоз заканчивается телофазой. Хромосомы, состоящие из одной хроматиды, находятся у полюсов клетки. Они деспирализуются и становятся невидимы. Образуется ядерная оболочка, нити ахроматинового веретена распадаются. В ядре формируется ядрышко. Происходит деление цитоплазмы (цитотомия и цитокинез) и образование двух дочерних клеток. В клетках животных цитоплазма делится путем перетяжки, впячиванием цитоплазматической мембраны от краев к центру. В клетках растений - в центре образуется мембранная перегородка, которая растет по направлению к стенкам клетки. После образования поперечной цитоплазматической мембраны у растений образуется целлюлярная стенка.

3.4.2.1.1. ЗНАЧЕНИЕ МИТОЗА

В результате митоза происходит точное распределение генетического материала между двумя дочерними клетками. Обе дочерние клетки получают диплоидный набор хромосом. Митоз обеспечивает поддержание постоянства числа хромосом в ряду поколений и служит клеточным механизмом процессов роста, развития организма, регенерации, бесполого размножения.

При нарушении хода митоза, происходящего под действием некоторых ядов, наблюдается нерасхождение хромосом, нарушение их строения, повреждение веретена деления. Вследствие повреждений имеют место различные мутации.

3.4.2.1.2. ПОЛИПЛОИДИЯ И ПОЛИТЕНИЯ

В результате нарушения митоза возникают полиплоидные клетки. Это происходит, если митоз не заканчивается цитотомией и в клетке вокруг каждого набора хромосом образуется ядерная оболочка. Два интерфазных ядра имеют по 2n набора хромосом. В S-периоде интерфазы ДНК реплицируется. Клетка снова митотически делится, хромосомные наборы объединяются, и если в конце митоза произойдет цитотомия, то появятся две клетки с одним тетраплоидным (4n) ядром каждая.

Полиплоидные организмы содержат больший объем генетического материала и обладают большими функциональными возможностями (рис. 60, 61, 62). Например, полиплоидные растения имеют более крупные плоды и устойчивы к действию неблагоприятных факторов.

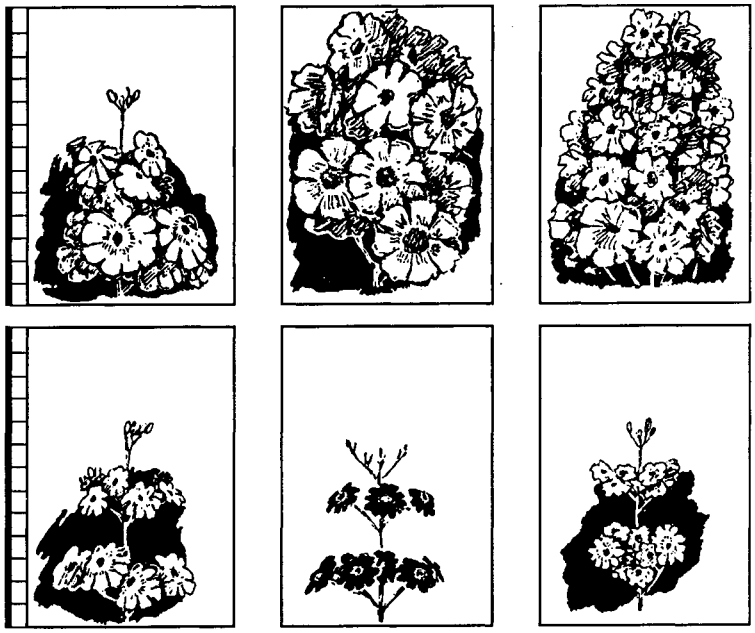


Рис. 60. **Влияние полиплоидии на размеры цветков у примулы: нижние рисунки - диплоиды, верхние - тетраплоиды.**

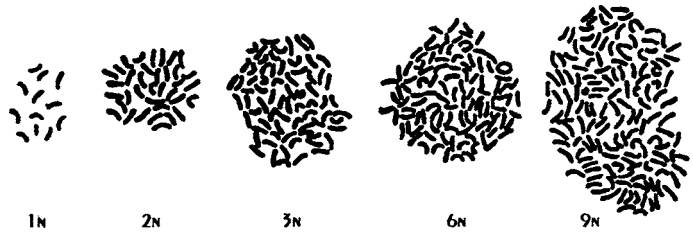


Рис. 61. **Гаплоидный (1n), диплоидный (2n) и полиплоидные (3n, 6n, 9n) наборы хромосом паслена черного.**

Рис. 62. **Микрофотография полиплоидией клетки печени. Ядро гораздо крупнее и содержит больше ядрышек, чем ядра лежащих выше клеток с диплоидным числом хромосом.**

В слюнных железах некоторых двукрылых (мухи дрозофилы) можно увидеть гигантские хромосомы, превышающие по размерам обычные в сотни раз. Это политенные хромосомы. Они образовались в соматических клетках в результате многократной репликации в S - периоде интерфазы исходной хромосомы без последующего ее расхождения, число хромонем (1000 и более) и количество ДНК увеличивается, что приводит к увеличению длины и диаметра хромосом. Диплоидное количество хромосом остается прежним (рис. 63).

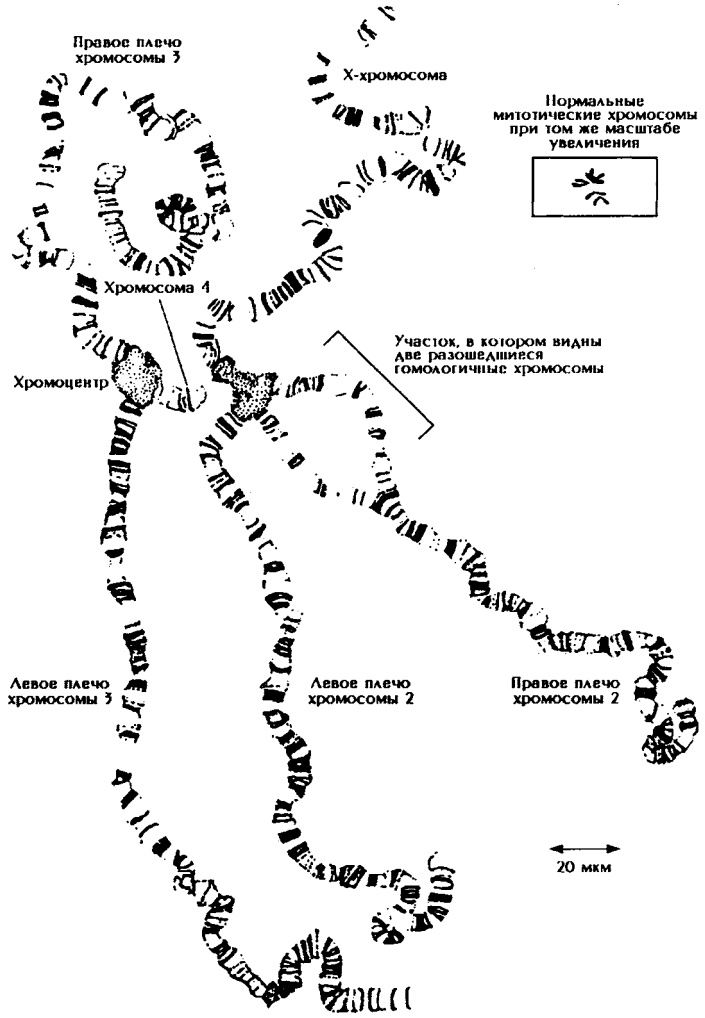


Рис. 63. **Полный набор политентных хромосом из клетки слюнной железы дрозофилы. Эти хромосомы были расправлены и подготовлены для наблюдения путем «раздавливания» материала на предметном стекле. На рисунке представлены четыре пары хромосом. Каждая хромосома тесно спарена со своим гомологом (так, что каждая пара кажется единой структурой), чего не наблюдается в большинстве интерфазных ядер. Четыре пары хромосом связаны друг с другом своими центромерными зонами, образующими один большой «хромоцентр» (окрашенная область). На данном препарате хромоцентр разделился на две части в процессе подготовки к микроскопированию. Необходимо отметить, что при выстраивании бок о бок многих нитей хроматина произошло значительное раскручивание каждой молекулы ДНК (С изменениями по T. S. Painter. - J. Hered. - 1934. - V.25. - P.465 - 476).**

При наблюдении окрашенных политенных хромосом в световой микроскоп хорошо заметны поперечные полосы (диски) темные и светлые (междисковые пространства). Каждый диск состоит из 1024 идентичных последовательностей ДНК,

расположенных рядом друг с другом.

Плотно упакованный конденсированный материал дисков может образовывать пуфы. Пуф представляет собой участок, в котором хромосомные нити находятся в более раскрученном деконденсированном виде, по сравнению с обычным состоянием, когда они упакованы в диске. Образование пуфов связано с синтезом РНК в результате транскрипции. Размер пуфа зависит от интенсивности синтеза РНК. Пуф - это диск, содержащий активно транскрибируемый ген (рис. 64).

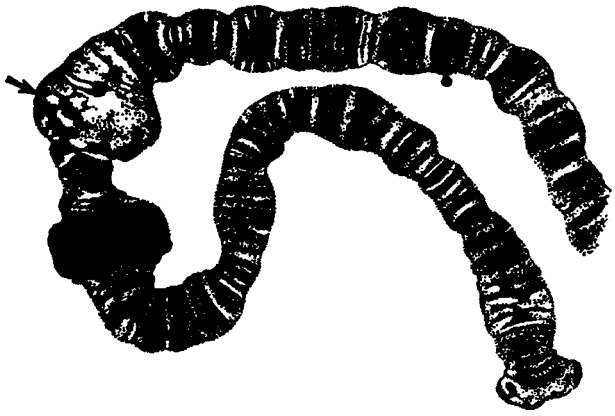


Рис. 64. **Часть гигантской полинемной хромосомы слюнной железы мотыля (пуф отмечен стрелкой).**

3.4.2.2. АМИТОЗ

Амитоз - прямое деление клетки, при котором ядро находится в интерфазном состоянии. Хромосомы не выявляются. Веретено деления не образуется. Амитоз приводит к появлению двух клеток, но очень часто в результате амитоза возникают двуядерные и многоядерные клетки.

Амитотическое деление начинается с изменения формы и числа ядрышек. Крупные ядрышки делятся перетяжкой. Вслед за делением ядрышек происходит деление ядра. Ядро может делиться перетяжкой, образуя два ядра или имеет место множественное разделение ядра, его фрагментация. Ядра могут быть неравной величины.

Амитоз встречается в отживающих, дегенерирующих клетках, неспособных дать новые жизнеспособные клетки.

В норме амитотическое деление ядер встречается в зародышевых оболочках животных, в фолликулярных клетках яичника.

Амитотически делящиеся клетки встречаются при различных патологических процессах (воспаление, злокачественный рост и др.).

3.4.2.3. МЕЙОЗ

Мейоз (от греч. meiosis - уменьшение) - процесс деления клеточного ядра с образованием четырех дочерних ядер, каждое из которых содержит вдвое меньше хромосом, чем исходное ядро. Мейоз - редукционное деление: происходит

уменьшение числа хромосом в клетке с диплоидного (2n) до гаплоидного (n). Мейоз сопровождает образование гамет у животных и образование спор у растений. В результате мейоза получаются гаплоидные ядра, при слиянии которых во время оплодотворения восстанавливается диплоидный набор хромосом (рис. 65).

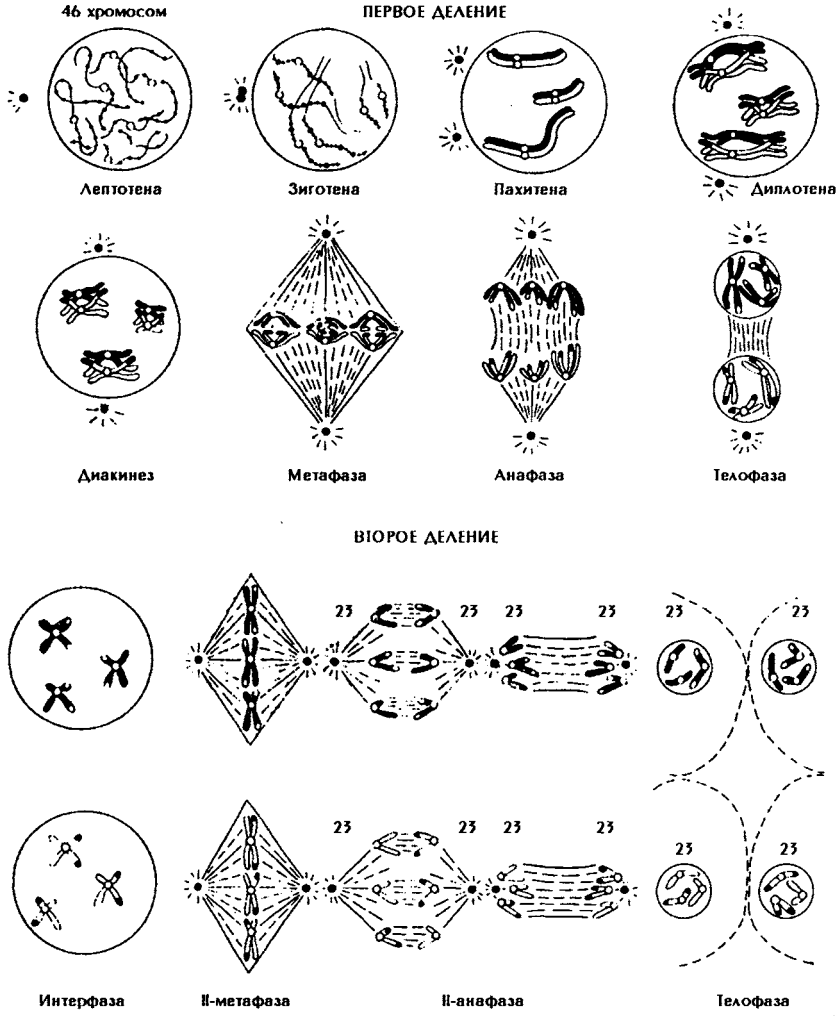


Рис. 65. **Мейоз (схема). В результате мейоза возникают четыре гаметы с различающимися между собой гаплоидными наборами хромосом (Harnden, 1965).**

Мейоз включает два последовательных деления. В каждом мейотическом делении выделяют четыре стадии: профазу, метафазу, анафазу и телофазу.

Первое мейотическое деление называют редукционным. В результате из одной клетки с диплоидным набором хромосом образуются две с гаплоидным набором.

Профаза I - профаза первого мейотического деления - самая продолжительная. Ее условно делят на пять стадий: лептотену, зиготену, пахитену, диплотену и диакинез.

Первая стадия - лептотена - характеризуется увеличением ядра. В ядре виден диплоидный набор хромосом. Хромосомы представляют собой длинные, тонкие нити. Каждая хромосома состоит из двух хроматид. Хроматиды имеют хромомерное

строение. Начинается спирализация хромосом.

Во время второй стадии профазы 1 - го мейотического деления - зиготене - происходит конъюгация гомологичных хромосом. Гомологичными называют хромосомы, имеющие одинаковую форму и размер: одна из них получена от матери, другая от отца. Гомологичные хромосомы притягиваются и прикладываются друг к другу по всей длине. Центромера одной из парных хромосом точно прилегает к центромере другой, и каждая хроматида прилегает к гомологичной хроматиде другой.

Третья стадия - пахитена - стадия толстых нитей. Конъюгирующие хромосомы тесно прилегают друг к другу. Такие сдвоенные хромосомы называют бивалентами. Каждый бивалент состоит из четверки (тетрады) хроматид. Число бивалентов равно гаплоидному набору хромосом. Происходит дальнейшая спирализация. Тесный контакт между хроматидами дает возможность обмениваться идентичными участками в гомологичных хромосомах. Это явление называется кроссинговер (англ. crossing over - перекрест).

Четвертая стадия - диплотена - характеризуется возникновением сил отталкивания. Хромосомы, составляющие биваленты, начинают отходить друг от друга. Расхождение начинается в области центромер. Хромосомы соединены между собой в нескольких точках. Эти точки называют хиазмами (от греч. chiasma - перекрест), т. е. местами, где произойдет кроссинговер. В каждой хиазме осуществляется обмен участками хроматид. Хромосомы спирализуются и укорачиваются.

Пятая стадия - диакинез - характеризуется максимальной спирализацией, укорочением и утолщением хромосом. Отталкивание хромосом продолжается, но они остаются соединенными в биваленты своими концами. Ядрышко и ядерная оболочка растворяются. Центриоли расходятся к полюсам.

Таким образом, в профазе 1 - го мейотического деления происходят три основных процесса:

1) конъюгация гомологичных хромосом;

2) образование бивалентов хромосом или тетрад хроматид;

3) кроссинговер.

Метафаза I. В метафазе первого мейотического деления биваленты хромосом располагаются по экватору клетки, образуя метафазную пластинку. К ним прикрепляются нити веретена деления.

Анафаза I. В анафазе первого мейотического деления к полюсам клетки расходятся хромосомы, а не хроматиды. В дочерние клетки попадают только по одной из пары гомологичных хромосом.

Телофаза I. В телофазе первого мейотического деления число хромосом в каждой клетке становится гаплоидным. Хромосомы состоят из двух хроматид. Вследствие кроссинговера при образовании хиазм, хроматиды генетически не однородны. На короткое время образуется ядерная оболочка, хромосомы

деспирализуются, ядро становится интерфазным. Затем у животной клетки начинается деление цитоплазмы, а у растительной клетки формирование клеточной стенки. У многих растений нет телофазы I, клеточная стенка не образуется, нет интерфазы II, клетки сразу переходят из анафазы I в профазу II.

Интерфаза II. Эта стадия есть только у животных клеток. Во время интерфазы между первым и вторым делением в S период не происходит редупликация молекул ДНК.

Второе мейотическое деление называют эквационным. Оно похоже на митоз. Из хромосом, имеющих две хроматиды, образуются хромосомы, состоящие из одной хроматиды.

Профаза II. В профазе второго мейотического деления хромосомы утолщаются и укорачиваются. Ядрышко и ядерная оболочка разрушаются. Образуется веретено деления.

Метафаза II. В метафазе второго мейотического деления хромосомы выстраиваются вдоль экватора. Нити ахроматинового веретена отходят к полюсам. Образуется метафазная пластинка.

Анафаза II. В анафазе второго мейотического деления центромеры делятся и тянут за собой к противоположным полюсам отделившиеся друг от друга хроматиды, называемые хромосомами.

Телофаза II, В телофазе второго мейотического деления хромосомы деспирализуются, становятся невидимыми. Нити веретена исчезают. Вокруг ядер формируется ядерная оболочка. Ядра содержат гаплоидный набор хромосом. Происходит деление цитоплазмы и образование клеточной стенки у растений. Из одной исходной клетки образуются четыре гаплоидных клетки.

3.4.2.3.1. ЗНАЧЕНИЕ МЕЙОЗА

1. Поддержание постоянства числа хромосом. Если бы не возникало редукции числа хромосом при гаметогенезе, и половые клетки имели гаплоидный набор хромосом, то из поколения в поколение возрастало бы их число.

2. При мейозе образуется большое число новых комбинаций негомологичных хромосом.

3. В процессе кроссинговера имеют место рекомбинации генетического материала.

Практически все хромосомы, попадающие в гаметы, содержат участки, происходящие как первоначально от отцовской, так и от материнской хромосомы. Этим достигается большая степень перекомбинации наследственного материала. В этом одна из причин изменчивости организмов, дающая материал для отбора.

3.4.2.3.2. ОТЛИЧИЯ МИТОЗА ОТ МЕЙОЗА

При митозе в профазе нет конъюгации гомологичных хромосом и кроссинговера (рис. 66).

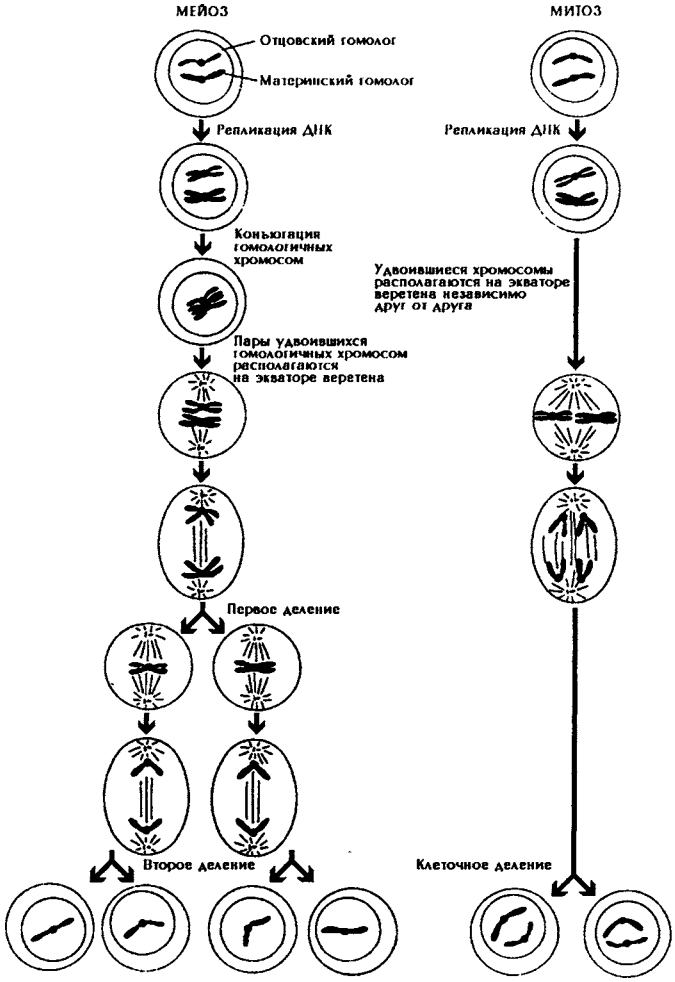


Рис. 66. **Сравнение мейоза с обычным митозом (схема). Для простоты показана только одна пара гомологичных хромосом. Спаривание гомологичных хромосом происходит только в мейозе, поскольку перед спариванием каждая хромосома удваивается и состоит из двух сестринских хроматид. Для образования гаплоидных гамет необходимы два клеточных деления. Поэтому из любой диплоидной клетки, вступающей в мейоз, образуются четыре гаплоидные клетки. В мейозе при конъюгации гомологичных хромосом между ними осуществляется кроссинговер.**

Удвоение хромосом соответствует каждому делению клетки. В метафазе при митозе на экваторе выстраиваются хромосомы, состоящие из двух хроматид.

В анафазе при митозе к полюсам расходятся хроматиды. В телофазе дочерние клетки содержат то же число хромосом, что и материнские.

При мейозе в профазе I происходит конъюгация гомологичных хромосом, имеет место кроссинговер. Образуются биваленты хромосом.

В метафазе I при мейозе на экваторе располагаются биваленты хромосом.

При мейозе в анафазе I к полюсам расходятся хромосомы, состоящие из двух хроматид.

В телофазе I мейоза число хромосом в дочерних клетках вдвое меньше, чем в материнских.

Между I и II делениями мейоза в интерфазе нет синтеза ДНК. Мейоз

осуществляется в диплоидных и полиплоидных клетках. В результате мейоза из одной клетки образуются четыре гаплоидных.

Мейоз у человека имеет место во время овогенеза и сперматогенеза.

3.5. СИНТЕЗ БЕЛКА

Основное положение молекулярной биологии утверждает, что перенос генетической информации может происходить от ДНК через и–РНК (м–РНК) к белку.

Каждый вид растений и животных имеет особый, характерный только для него набор белков. Даже у особи одного вида, включая человека, белки различаются по свойствам.

Набор белков – основа индивидуальной и видовой специфичности. Наследственная информация о строении белков хранится в молекулах ДНК. ДНК – носитель всей генетической информации в клетке – непосредственного участия в синтезе белков не принимает. Молекулы ДНК входят в состав хромосом ядра, а сборка белковых молекул осуществляется в цитоплазме на рибосомах. Информация к рибосомам из ядра поступает через посредника. Таким посредником является информационная РНК (и–РНК).

Для перевода последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК и и–РНК в последовательность аминокислот в синтезируемой молекуле белка используется специальный «шифр», или генетический код. *Генетический код* – это система записи информации в молекулах и–РНК, которая отражена в последовательности нуклеотидов, предопределяющих порядок расположения аминокислот в молекулах белков. Информация «переписывается» в ядре с молекулы ДНК на и–РНК.

3.5.1.СВОЙСТВА ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОДА

1. **Триплетность**. Одну аминокислоту кодирует последовательность из трех нуклеотидов, названная триплетом, или кодоном.

2. **Вырожденность**. Каждая аминокислота зашифрована более, чем одним кодоном. Исключение составляют аминокислоты метионин и триптофан. Каждая из них кодируется только одним триплетом. Для кодирования 20 аминокислот используется 61 комбинация нуклеотидов. Триплет АУГ, кодирующий метионин, называют стартовым. С него начинается синтез белка. Три кодона (УАА, УАГ, УГА) несут информацию о прекращении синтеза белка. Их называют триплетами терминации.

3. **Универсальность**. У всех организмов на Земле одни и те же триплеты кодируют одинаковые аминокислоты.

4. **Однозначность**. Каждый триплет кодирует только одну аминокислоту.

5. **Колинеарность** – совпадение последовательностей аминокислот в синтезируемой молекуле белка с последовательностью триплетов в и–РНК (табл. 5).

Таблица 5
Кодоны матричной РНК

Первое основание	Второе основание				Третье основание
	У	Ц	А	Г	
У	УУУ Фен	УЦУ Сер	УАУ Тир	УГУ Цис	У
	УУЦ Фен	УЦЦ Сер	УАЦ Тир	УГЦ Цис	Ц
	УУА Лей	УЦА Сер	УАА Стоп	УГА Стоп	А
	УУГ Лей	УЦГ Сер	УАГ Стоп	УГГ Три	Г
Ц	ЦУУ Лей	ЦЦУ Про	ЦАУ Гис	ЦГУ Арг	У
	ЦУЦ Лей	ЦЦЦ Про	ЦАЦ Гис	ЦГЦ Арг	Ц
	ЦУА Лей	ЦЦА Про	ЦАА Глн	ЦГА Арг	А
	ЦУГ Лей	ЦЦГ Про	ЦАГ Глн	ЦГГ Арг	Г
А	АУУ Иле	АЦУ Тре	ААУ Асн	АГУ Сер	У
	АУЦ Иле	АЦЦ Тре	ААЦ Асн	АГЦ Сер	Ц
	АУА Иле	АЦА Тре	ААА Лиз	АГА Арг	А
	АУГ Мет	АЦГ Тре	ААГ Лиз	АГГ Арг	Г
Г	ГУУ Вал	ГЦУ Ала	ГАУ Асп	ГГУ Гли	У
	ГУЦ Вал	ГЦЦ Ала	ГАЦ Асп	ГГЦ Гли	Ц
	ГУА Вал	ГЦА Ала	ГАА Глу	ГГА Гли	А
	ГУГ Вал	ГЦГ Ала	ГАГ Глу	ГГГ Гли	Г

Примечание. Первое азотистое основание в триплете находится в левом вертикальном ряду, второе – в верхнем горизонтальном, третье – в правом вертикальном. На пересечении линий трех оснований выявляется искомая аминокислота.

Аминокислоты обозначены следующим образом: Ала – аланин, Арг – аргинин, Асн – аспарагин, Асп – аспарагиновая кислота, Вал – валин, Гис – гистидин, Гли – глицин, Глн – глутамин, Глу – глутаминовая кислота, Иле – изолейцин, Лей – лейцин, Лиз – лизин, Мет – метионин, Про – пролин, Сер – серии, Тир – тирозин, Тре – треонин, Три – триптофан, Фен – фенилаланин, Цис – цистеин.

3.5.2. ЭТАПЫ СИНТЕЗА БЕЛКА

Всю последовательность процессов, происходящих при синтезе белковых молекул, можно объединить в 3 этапа (рис. 67, 68, 69):

I. Транскрипция.
II. Процессинг.
III. Трансляция.

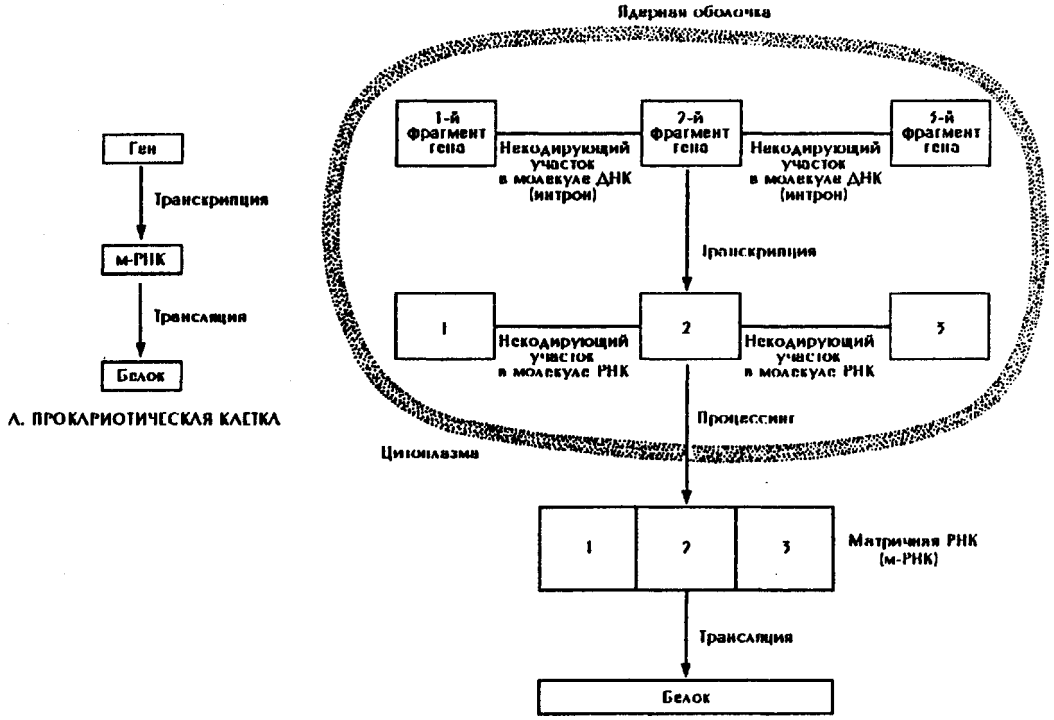


Рис. 67. Схема последовательных этапов синтеза белков. *А.* Экспрессия прокариотического (бактериального) гена: любой синтезируемый белковый продукт колинеарен кодирующим этот белок областям ДНК. *Б.* Экспрессия эукариотического гена: гены дискретны, ядерная оболочка отделяет ДНК от цитоплазмы.

Структурными единицами наследственной информации являются гены – участки молекулы ДНК, кодирующие синтез определенного белка.

I. Транскрипция (от лат. *transcriptio* – переписывание) – процесс синтеза молекулы и–РНК на молекуле ДНК, выступающей в роли матрицы. Молекула ДНК на участке гена раскручивается, и списывание информации происходит с одной из двух нитей молекулы ДНК, называемой кодогенной. Сборку молекулы и–РНК по принципу комплементарности осуществляет фермент – РНК–полимераза. Скорость сборки достигает 50 нуклеотидов в секунду. Списывание происходит только с части молекулы ДНК, называемой геном, и длина молекулы и–РНК в сотни раз короче, чем ДНК. Некоторые участки и–РНК не несут информацию о будущей молекуле белка. Их присутствие связано с особенностями строения генов и механизма транскрипции. Эти участки молекулы и–РНК, называемые интронами, необходимо удалить.

II. Процессинг – процесс созревания молекулы информационной РНК, сопровождающийся удалением интронов, участков, не несущих информацию о последовательности аминокислот в синтезируемом белке, и сращиванием (сплайсингом) остающихся фрагментов (экзонов, т.е. кодирующих последовательностей). Поэтому длина созревшей и направляющейся к рибосомам молекулы и–РНК оказывается короче первоначальной. Эту РНК называют матричной (м–РНК).

III. Трансляция (от лат. *translatio* – перевод) – синтез полипептидных цепей белков по матрице м–РНК на рибосомах.

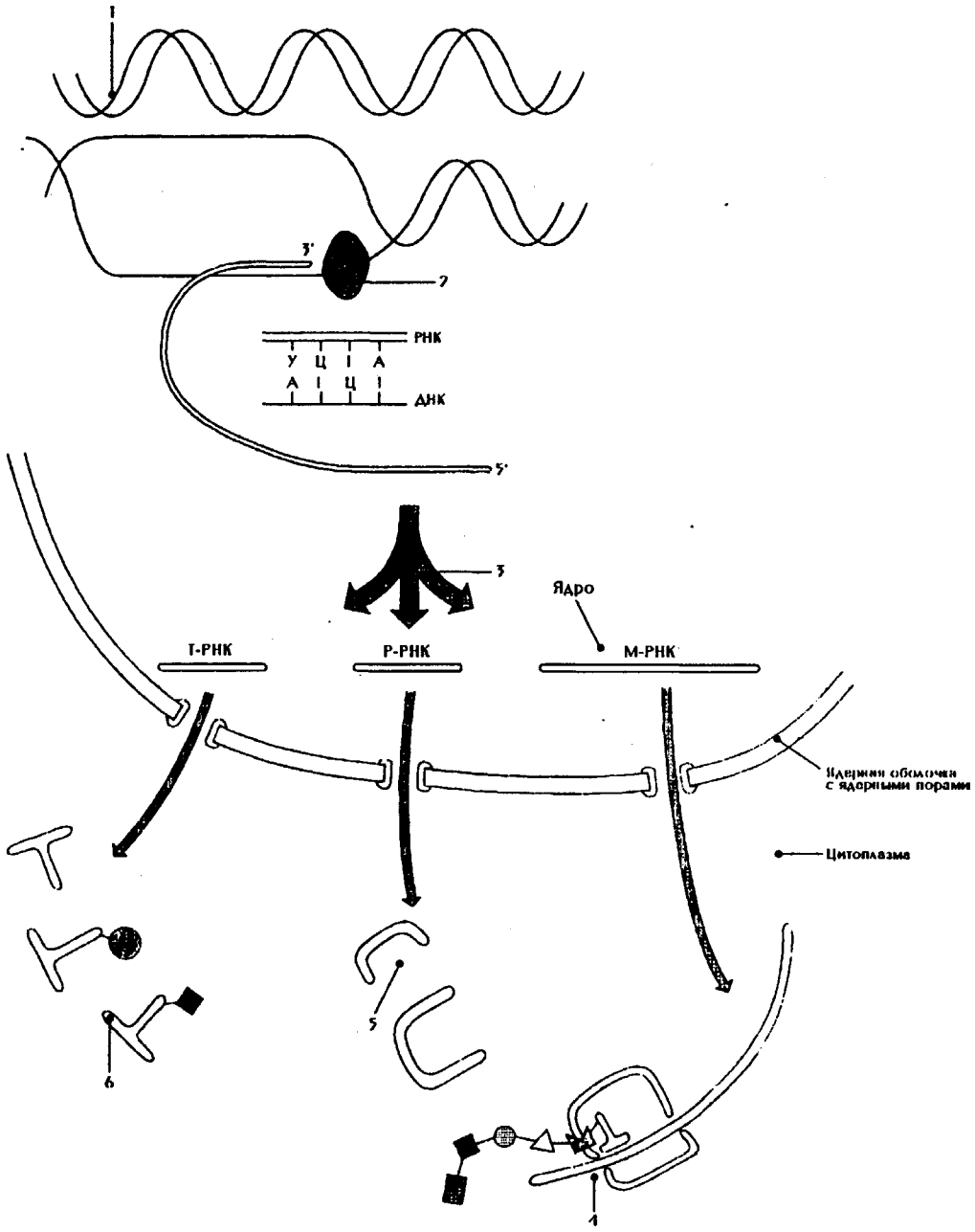


Рис. 68. Гены обусловливают свойства клеток. / - ДНК, находящаяся в *ядре* клетки, содержат *гены* (специфические последовательности оснований, которые кодируют белки), регуляторы (которые "включают" или "выключают" гены) и *"излишки" ДНК* с невыявленными функциями. *2* - Транскрипция - это синтез молекулы РНК, при котором последовательность оснований одной цепи ДНК копируются в комплементарную последовательность оснований м-РНК; этот процесс катализируется *ДНК - зависимой РНК-полимеразой,* которая связывается с участком - промотором, и затем присоединяет нуклеотидтрифосфаты из нуклеоплазмы ядра, наращивая цепь м-РНК в направлении 5'-3'. При транскрипции гена образуется *первичный транскрипт м-РН К,* подвергающийся дальнейшему процессингу, при котором устраняются некодирующие последовательности оснований — интроны и добавляются некоторые сигнальные последовальности (кэпы - "шапочки") для создания *зрелой матричной РНК.* РНК содержит основание урацил (У) на месте тимина (Т), так что в м-РНК У противоположно А на комплементарной ДНК. *3* - При транскрипции образуются три различные РНК - *транспортная РНК, рибосомная РНК* и *матричная РНК. 4* - Трансляция зрелой м-РНК состоит в том, что к *кодонам* (триплетам нуклеотидов) в м-РНК подбираются *антикодоны* на т-РНК и

соответствующие аминокислоты в определенной последовательности собираются в *полипептиды* на интактной рибосоме. 5 - Рибосомная (рибосомальная) РНК объединяется с рибосомными белками для формирования малых и больших субъединиц рибосом. При наличии цитоплазматического *фактора инициации* и зрелой м-РНК субъединицы объединяются в *рибосомы. 6* - Транспортная РНК выбирает аминокислоту из "пула" аминокислот, находящихся в цитоплазме, источником которых служит пища или процесс трансаминирования в печени.

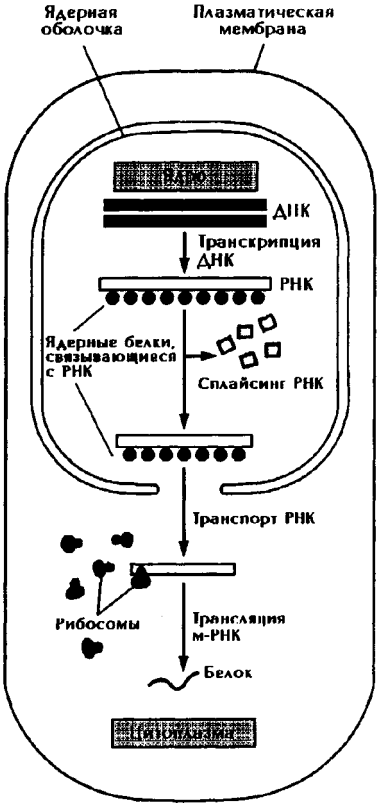


Рис. 69. Синтез белка у эукариот (ДНК -> РНК -> белок). Благодаря ядерной оболочке активные рибосомы отделены от ядра, в результате транскрипты и-РНК проходят процессинг до выхода из ядра в цитоплазму, где происходит трансляция. Таким образом, между транскрипцией ДНК и трансляцией м-РНК осуществляется процессинг и транспорт м-РНК.

Аминокислоты, из которых синтезируются белки, доставляются к рибосомам с помощью специальных транспортных РНК (т–РНК). Молекулы т–РНК, состоящие из 85–100 нуклеотидов, способны сворачиваться таким образом, что напоминают по форме лист клевера. В клетке присутствует около 40 молекул т–РНК. На вершине «листа» т–РНК имеется триплет, называемый антикодоном. Он комплементарен нуклеотидам кодона м–РНК. К основанию молекулы т–РНК присоединяется соответствующая аминокислота, та, которую кодирует триплет, комплементарный антикодону. Этот процесс осуществляется с помощью фермента – кодазы, с затратой энергии, получаемой при расщеплении молекулы АТФ.

Трансляция состоит из трех последовательных фаз – инициации, элонгации и терминации (рис. 70, 71, 72, 73, 74).

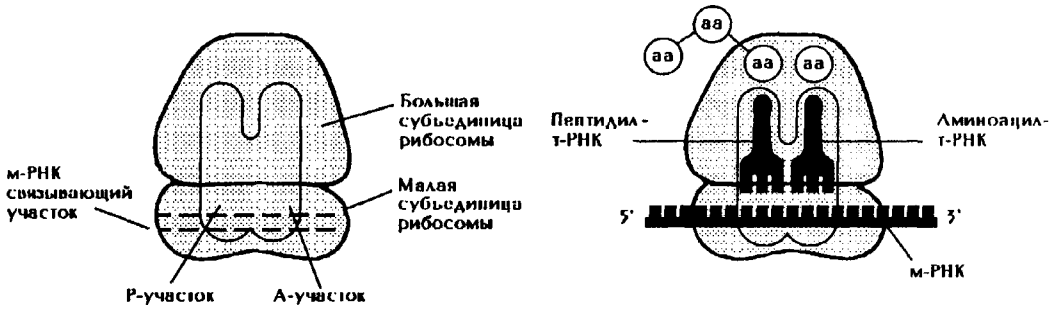


Рис. 70. Три главных участка связывания, в которых молекулы РНК присоединяются к рибосоме. Слева представлена ненагруженная рибосома, справа – нагруженная.

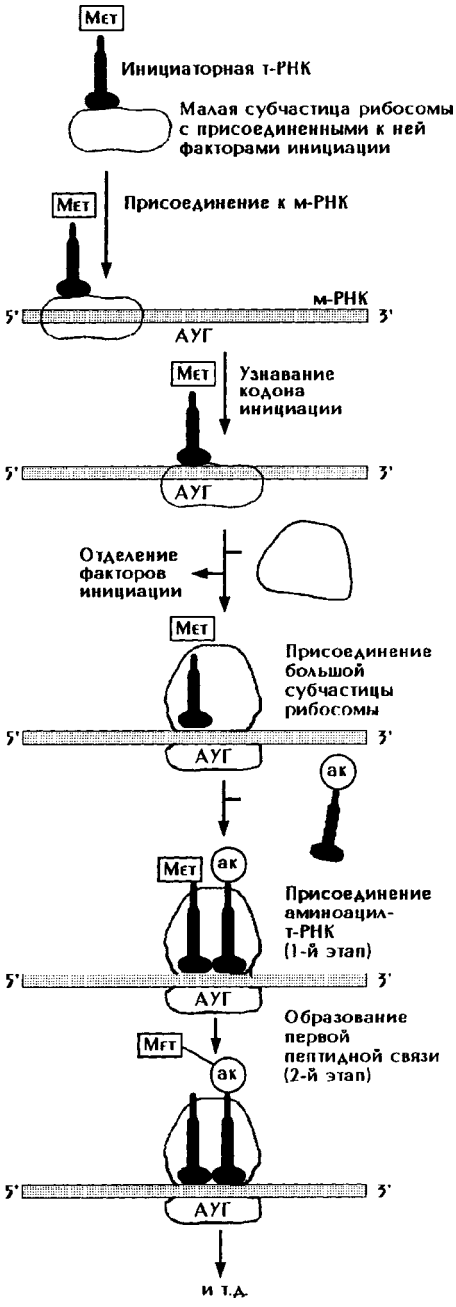


Рис. 71. Фаза инициации в синтезе белка. Здесь представлена последовательность событий, свойственная эукариотам, но очень сходный процесс протекает и у бактерий. Этапы 1 и 2 относятся к фазе элонгации.

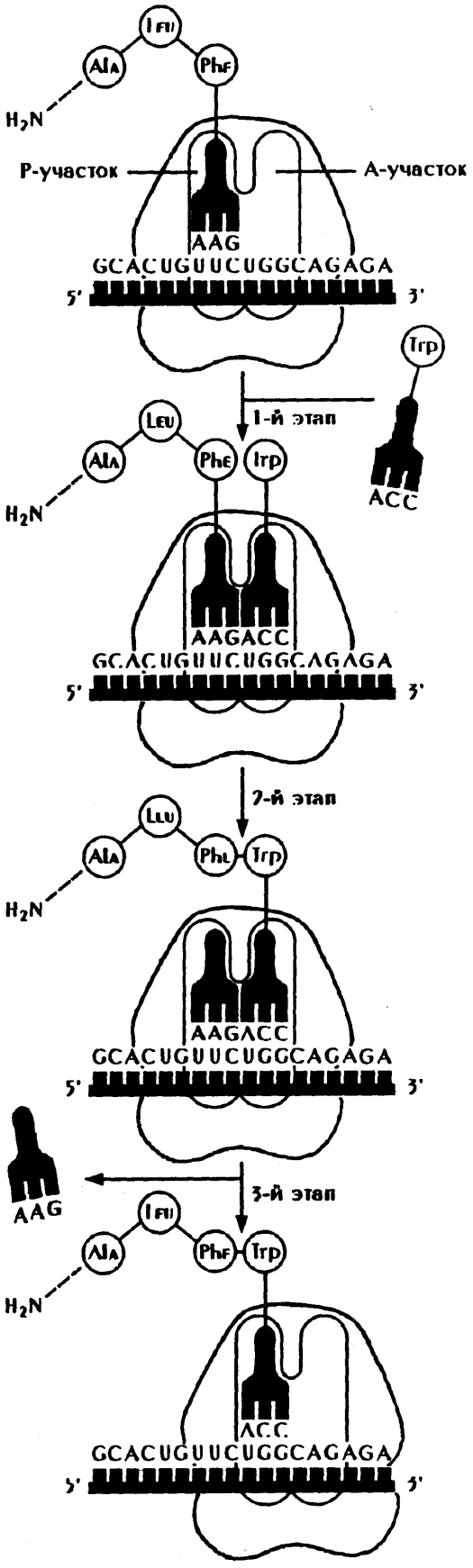


Рис. 72. Фаза элонгации в синтезе белка, протекающая на рибосоме. Представленный здесь трехэтапный цикл многократно повторяется во время синтеза белковой цепи. На первом этапе молекула аминоацил-т-РНК присоединяется к А-участку рибосомы. Второй этап характеризуется образованием новой пептидной связи, на третьем этапе рибосома продвигается вдоль цепи м-РНК на расстояние, соответствующее трем нуклеотидам, высвобождая предыдущую молекулу т-РНК, т.е. устанавливается в таком положении, чтобы цикл мог повториться сначала.

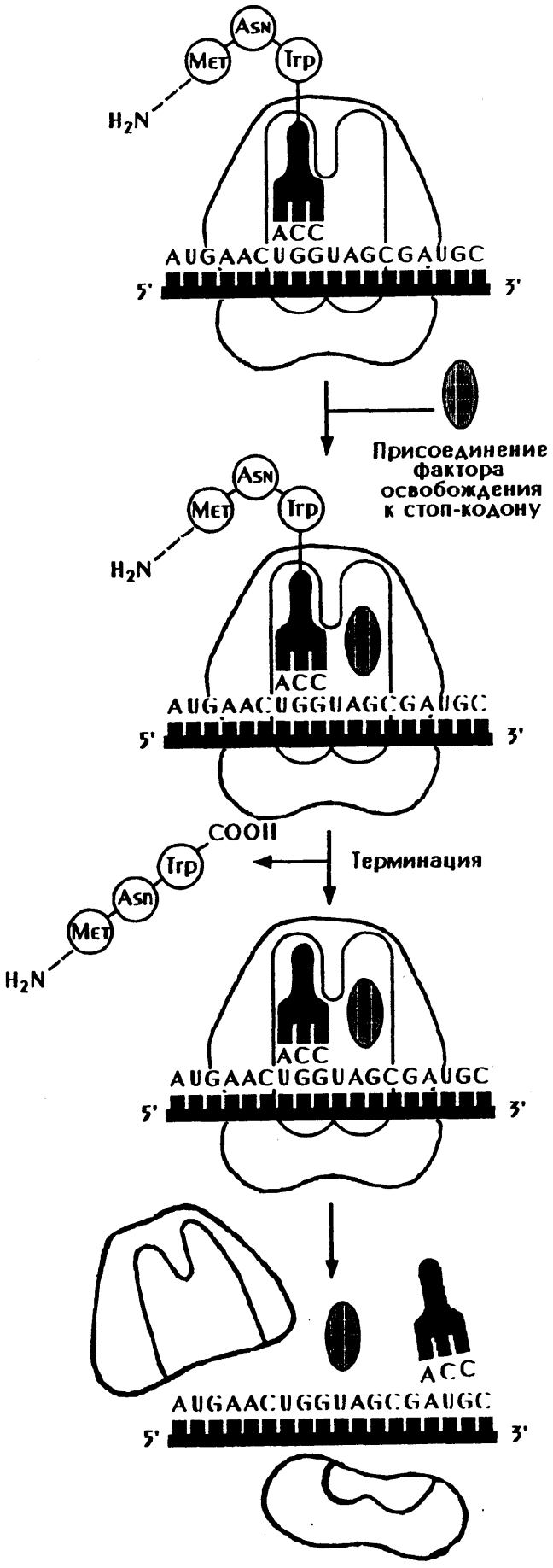


Рис. 73. Последняя фаза синтеза белка (терминация). Присоединение фактора освобождения к стоп-кодону прекращает трансляцию, завершенный полипептид освобождается, а рибосома распадается на две отдельные субъединицы.

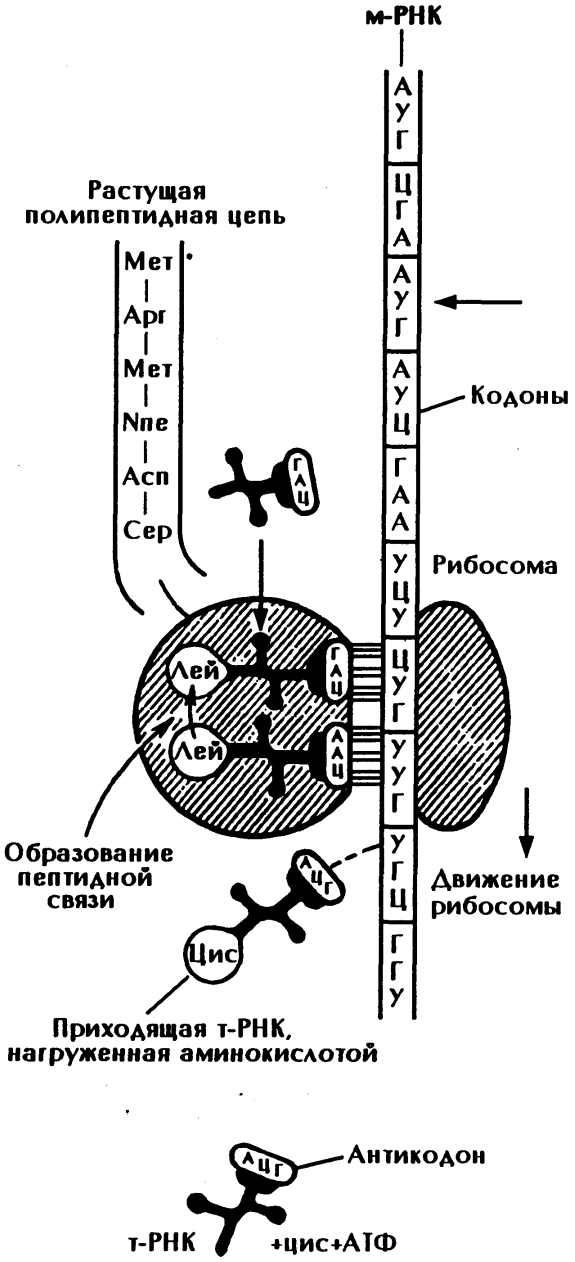


Рис. 74. Схема синтеза белка. Матричная РНК (м-РНК) имеет форму нити, а транспортная РНК (т-РНК) - форму клеверного листа; т-РНК присоединяет аминокислоту и подходит к очередному кодону на м-РНК, прикрепляется антикодоном и попадает на рибосому. На рибосоме происходит образование пептидной связи с аминокислотой на т-РНК, прикрепленной к соседнему кодону. Свободная т-РНК уходит после образования пептидной связи, а рибосома продвигается на один кодон по м—РНК. Процесс мгновенно повторяется.

1. Инициация. На этом этапе происходит сборка всего комплекса, участвующего в синтезе молекулы белка.

Последовательно объединяются м–РНК, малая субъединица рибосомы, первая т–РНК со своей аминокислотой, специальные ферменты, называемые факторами инициации, и большая субъединица рибосомы.

2. Элонгация. В молекуле любой м–РНК есть участок, комплементарный р–РНК – малой субъединицы рибосомы и специфически ею управляемый. Рядом с ним находится инициирующий стартовый код он АУТ, кодирующий аминокислоту метионин.

На рибосоме имеются два участка для связывания двух молекул т–РНК. В одном участке, называемым пептидильным, уже находится первая т–РНК. Это всегда одна и та же т–РНК, несущая аминокислоту метионин (I). С него начинается синтез любой молекулы белка. Во второй участок рибосомы — аминоацильный — поступает вторая молекула т–РНК и присоединяется к своему кодону (II). Между метионином и второй аминокислотой образуется пептидная связь. Вторая т–РНК перемещается вместе со своим кодоном м–РНК в пептидильный центр. Перемещение т–РНК с полипептидной цепочкой из аминоацильного участка в пептидильный сопровождается продвижением рибосомы по м–РНК на шаг, соответствующий одному кодону. Этот этап требует затраты энергии. Т–РНК, доставившая метионин, возвращается в цитоплазму. Аминоацильный центр освобождается.

В него поступает новая т–РНК, связанная с аминокислотой, зашифрованной очередным кодоном (III). Между третьей и второй аминокислотами образуется пептидная связь, и третья т–РНК вместе с кодоном м—РНК вновь перемещается в пептидильный центр. Таким образом, в растущей белковой молекуле аминокислоты оказываются соединенными в той последовательности, в которой расположены шифрующие их кодоны в м–РНК.

Процесс элонгации, удлинения белковой цепи, продолжается до тех пор, пока в рибосому не попадет один из трех кодонов, не кодирующих аминокислоты. Это триплеты терминации: УАА, У ГА, УАГ. Ни одна из т–РНК не может занять место в аминоацильном центре.

3. Терминация – завершение синтеза белковой молекулы. В клетке не существует т–РНК с антикодонами, комплементарными триплетам терминации. К рибосоме присоединяется специальный фактор терминации, который способствует разъединению субъединиц рибосомы и освобождению синтезированной молекулы белка.

Для увеличения производства белков по одной молекуле м–РНК перемещается сразу много рибосом. Такую структуру, объединенную одной матрицей (молекулой м–РНК), называют полирибосомой.

РАЗДЕЛ III

Глава 4

ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

4.1. РАЗМНОЖЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

Размножение или репродукция - одно из основных свойств живого. Размножение - способность производить себе подобных особей. Целостный организм состоит из дискретных единиц - клеток. Существование вида поддерживается размножением.

Известны две формы размножения: бесполое и половое. При бесполом размножении организм возникает из соматических клеток, и источником изменчивости могут быть случайные мутации. При половом размножении необходимо, как правило, наличие двух особей, и новый организм возникает из специализированных половых клеток или особей, выполняющих эти функции.

В основе полового размножения лежит половой процесс - объединение в наследственном материале генетической информации из разных источников - родителей - для развития потомка. Организмам свойственна двойственная наследственность.

Преимущество полового размножения состоит в перекомбинации лучших наследственных признаков обоих родителей, что является источником изменчивости. Потомство более жизнеспособно и приспособлено к условиям существования. Быстрее происходит эволюция.

4.1.1. БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

В бесполом размножении принимает участие одна родительская особь. В результате бесполого размножения можно получить большое количество особей, подобных материнской.

Бесполое размножение широко распространено среди растений, простейших и некоторых многоклеточных.

Основные формы бесполого размножения - деление на два, множественное деление - шизогония, почкование, фрагментация, спорообразование, вегетативное размножение у растений.

Деление на две сопровождается митозом (например, амеба, эвглена), в результате образуются две идентичные особи (рис. 76).

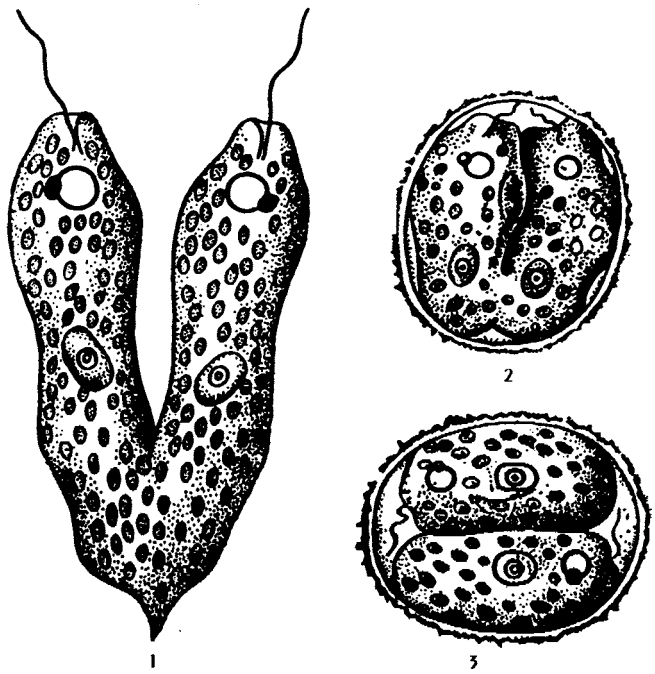


Рис. 76. **Размножение зеленой эвглены: 1 - деление, 2, 3 - деление в цисте.**

При множественном делении - шизогонии - ядро исходной клетки несколько раз делится митозом, а затем имеет место деление цитоплазмы. Шизогония встречается у малярийного плазмодия.

При почковании новая особь образуется в виде выроста (почки) на родительской особи, а затем отделяется от нее, превращаясь в самостоятельный организм, идентичный родительскому. Почкование характерно для дрожжей (рис. 77), кишечнополостных.

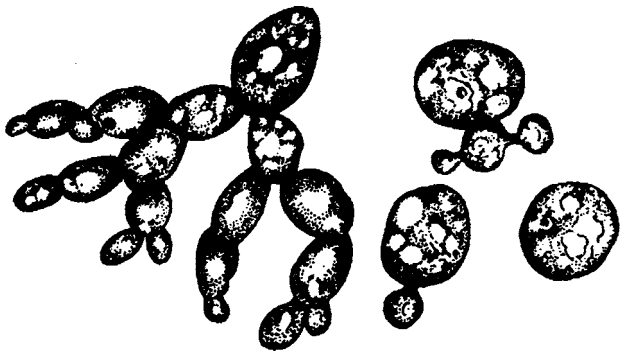


Рис. 77. **Почкование дрожжевых грибов.**

Размножение фрагментами (фрагментация) происходит при разделении особи на две или большее число частей, каждая из которых растет и образует новую особь.

С фрагментацией связана регенерация, т.е. способность восстанавливать целостный организм. Фрагментация описана для плоских червей, немертин и морских звезд (см. рис. 134).

Спорообразование характерно для водорослей, грибов, папоротников, мхов. Спора - одна из стадий жизненного цикла, служащая для размножения, - состоит из клетки с ядром и цитоплазмой, покрытой оболочкой. Споры гаплоидны, образуются в результате мейоза в больших количествах. Они способны разноситься на далекие расстояния, имеют приспособления для полета и для защиты от неблагоприятных условий. У одноклеточных и нитчатых водорослей клетки, образующие споры, делятся на 2 и образуют зооспоры - споры, имеющие жгутики. Они способны плавать в воде.

У мхов и папоротников спорообразование чередуется с половым размножением. Споры образуются в спорангиях.

При вегетативном размножении от растения отделяется дифференцированная часть, способная развиться в самостоятельное растение. Вегетативное размножение может быть естественным и искусственным (рис. 78).

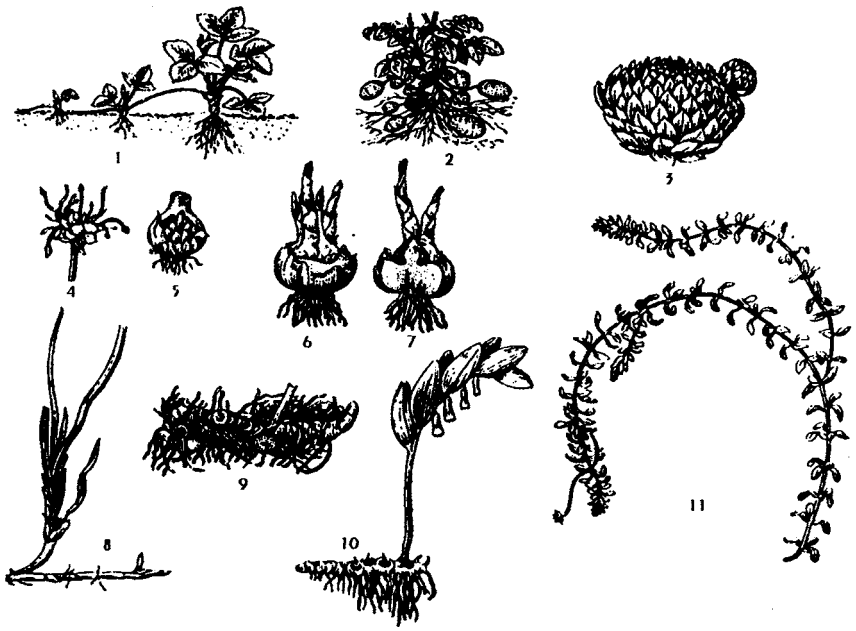


Рис. 78. **Вегетативное размножение растений: 1 - вегетативное размножение земляники надземными ползучими побегами, 2 - подземные клубни картофеля (темный клубень - старый, из которого выросло все растение), 3 - молодило размножается откидышами, 4 - луковички в соцветии дикого лука, 5 - луковицы-" детки" в луковице, 6 - клубнелуковица шафрана, 7 - то же в продольном разрезе, 8 - корневище осоки, 9 - корневище ириса, 10 - корневище купены, 11 - элодея, размножающаяся частями побегов.**

Для естественного вегетативного размножения могут служить специальные образования, имеющие запас питательных веществ: клубни (картофель), луковицы (лук, тюльпан), клубнелуковицы (шафран), корневища (осот, ландыш), усы (земляника).

Для искусственного вегетативного размножения используют части самого растения: черенки (часть стебля), листья (бегония), отводки (ветви пригибают к земле и на них образуются придаточные корни (например, у малины), корневые

отпрыски, производят деление кустов, прививки. Прививка состоит в пересадке одного растения (побега или почки) на нижнюю часть другого побега. Пересаженную часть растения - донора называют привоем, а реципиента - подвоем. Получившееся растение имеет корневую систему подвоя, а побег - привоя.

Вегетативное размножение применяют для получения большого числа однородных особей, для закрепления признаков хорошего сорта.

Бесполое размножение может происходить у млекопитающих и человека. Это полиэмбриония - бесполое размножение зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза животных, размножающихся половым путем.

Это характерно для броненосцев, у которых на стадии бластулы происходит разделение на 4-8 зародышей.

В результате полиэмбрионии у человека рождаются идентичные близнецы.

4.1.2.ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Половое размножение характеризуется наличием полового процесса, при котором происходит слияние гаплоидных половых клеток (гамет), образовавшихся в результате мейоза.

Следствием этого является неповторимость каждой особи в любой популяции, размножающейся половым путем.

Некоторые одноклеточные и многоклеточные организмы могут размножаться бесполым путем. Другие организмы, чтобы не погибнуть, периодически осуществляют половой процесс.

4.1.2.1. ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС У ОДНОКЛЕТОЧНЫХ

Разнообразны формы полового процесса у одноклеточных. Он может осуществляться по типу конъюгации, при которой не образуются специальные половые клетки, и по типу копуляции, когда особи приобретают половые различия, т.е. превращаются в гаметы и полностью сливаются, образуя зиготу.

Конъюгация происходит у инфузорий при неблагоприятных условиях. Инфузории имеют два ядра: макронуклеус и микронуклеус (рис. 79). Макронуклеус отвечает за обменные процессы, микронуклеус принимает участие в половом процессе. При конъюгации две инфузории сближаются, между ними образуется цитоплазматический мостик. Макронуклеус растворяется, микронуклеус делится мейозом. В результате образуются четыре гаплоидных ядра, три из которых растворяются. Оставшееся ядро делится митозом. Образуются гаплоидные стационарное и мигрирующее ядра. Происходит обмен мигрирующими ядрами. После обмена в каждой из инфузорий мигрирующее и стационарное ядра сливаются, образуя синкарион (греч. *syn* - вместе, *karyon* - ядро), содержащий диплоидный набор хромосом. После конъюгации инфузории расходятся. Из синкариона формируются макро- и микронуклеусы. В результате конъюгации произошел обмен наследственной информацией, вследствие чего возникли новые

комбинации генов, повышающие жизнеспособность особей.

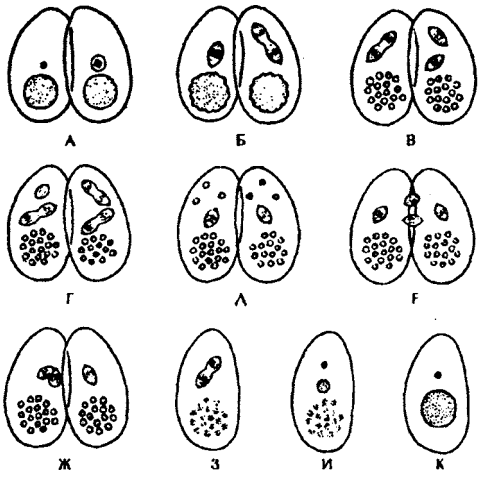


Рис. 79. **Конъюгация инфузорий, схема (по Греллю с изменениями). А - начало конъюгации, в левой особи ядерный аппарат без изменений, в правой микронуклеус вздут. Б - первое мейотическое деление микронуклеуса, в левой особи метафаза, в правой - анафаза, начало распада макронуклеуса. В - в левом конъюганте окончание первого деления микронуклеуса, в правом - начало второго деления микронуклеуса, распад макронуклеуса. Г - второе деление микронуклеуса. Д - один микронуклеус в каждой особи приступает к третьему делению, по 3 микронуклеуса в каждом конъюганте дегенерируют. Е - обмен мигрирующими микронуклеусами. Ж - слияние пронуклеусов, образование синкариона. З - эксконъюгант, деление синкариона. И - эксконъюгант, начало превращения одного из продуктов деления синкариона в макронуклеус. К - эксконъюгант, развитие ядерного аппарата закончено, фрагменты старого макронуклеуса резорбировались в цитоплазме.**

Копуляция - половой процесс у одноклеточных организмов, при котором полностью сливаются копулирующие особи, выполняющие функции половых клеток (гамет).

Копуляция может быть изогамной (греч. *isos* - равный, *gsmos* - брак), если особи, участвующие в копуляции, имеют одинаковые малые размеры, обе подвижны. Так размножается представитель колониальных жгутиковых - политома (рис. 80).

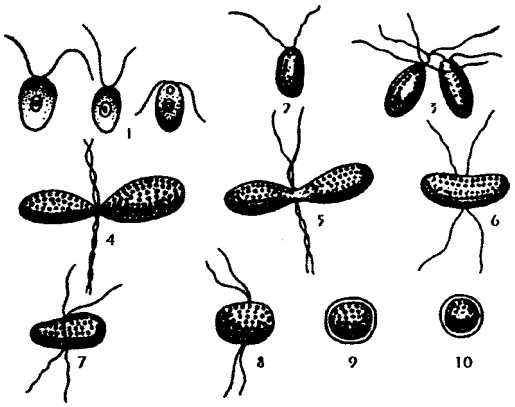


Рис. 80. **Жгутиконосец *Polytoma,* половой процесс (по Догелю): *1* - вегетативные особи, *2* - гаметы, *3-8* - последовательные стадии копуляции гамет, *9, 10* - зигота.**

В анизогамной копуляции (греч. *anisos* - неравный, *gamos* -брак) участвуют

две особи, одна из которых крупная и подвижная, а вторая мелкая и подвижная. Например, анизогамная копуляция характерна для колониальных жгутиковых - пандорины. У пандорины могут сливаться при анизогамной копуляции большая и малая гаметы, или малая с малой, как при изогамной копуляции (рис. 81).

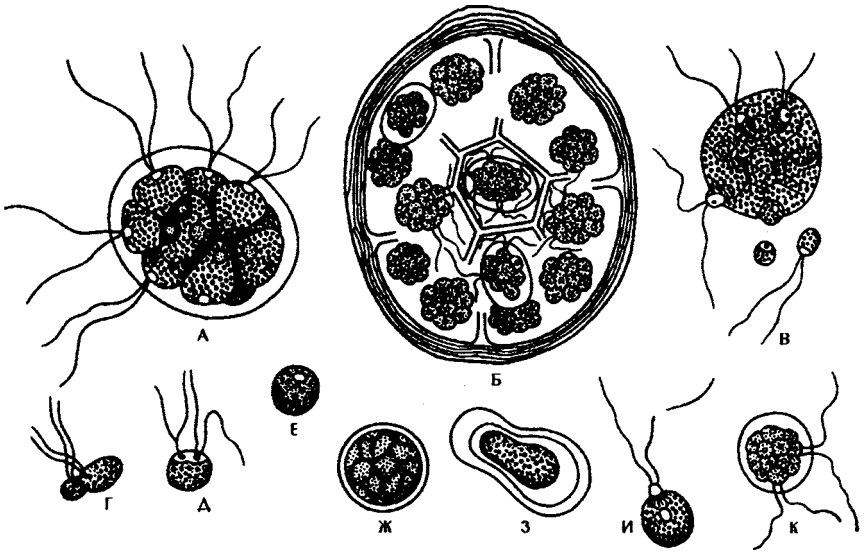


Рис. 81. ***Pandoria morum*, бесполое размножение и половой процесс (по Прингсгейму). *А* - плавающая колония. *Б* - бесполое размножение, каждая клетка колонии путем ряда палинтомических делений дает начало новой колонии. *В* - образование гамет, покидающих колонию. *Г - Д* - копуляция гамет. *Е* - молодая зигота. *Ж* - зигота. *З* - выход зиготы из клеточной оболочки. *И* - плавающая зооспора - результат развития зиготы. *К* - развившаяся из зиготы молодая колония.**

У колонии вольвокс из класса Жгутиковых происходит оогамная копуляция, при которой большая гамета неподвижна, а малая подвижна (рис. 82).

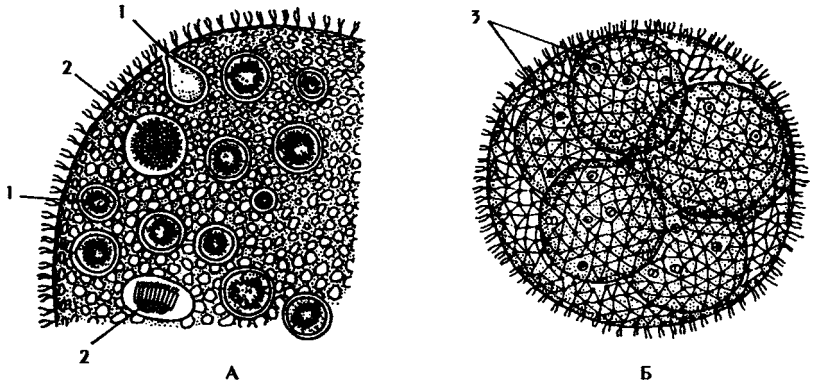


Рис. 82. **Вольвокс. *А – Voluox globator* - участок колонии с половыми клетками (по Кону). *Б – Voluox aureus* - колония в процессе бесполого размножения, внутри материнской колонии дочерние колонии (по Клейну). 1 - макрогамета, 2 - микрогаметы, 3 - дочерние колонии.**

У многих животных при половом размножении имеет место оогамная копуляция.

4.1.2.2. САМООПЛОДОТВОРЕНИЕ И ПАРТЕНОГЕНЕЗ

Наряду с видами, временно или постоянно обходящимися без полового процесса, есть такие формы размножения, которые не связаны с генетической рекомбинацией. Это самооплодотворение с истинным слиянием половых клеток, но лишь одного организма, и партеногенез (греч. *parthenos* - девственница, *genos* - рождение) - развитие из неоплодотворенных яиц, позволяющее особи производить потомков без настоящего оплодотворения.

Самооплодотворение характерно, например, для некоторых растений (фиалки) и для плоских червей (бычий и свиной цепни). У многих раздельнополых животных оплодотворение бывает только перекрестным. Даже у гермафродитных видов, особи которых обладают одновременно органами разных полов, есть механизмы, препятствующие самооплодотворению. Например, созревание гамет разного пола в одном организме происходит в разное время, или яйца гермафродита, оплодотворенные собственными сперматозоидами, не развиваются.

Особую форму полового размножения представляет партеногенез. Известен естественный и искусственный партеногенез.

Естественный партеногенез существует у ряда растений, червей, насекомых, ракообразных.

У пчел, муравьев встречается факультативный партеногенез. Из неоплодотворенных яиц развиваются самцы, а из оплодотворенных -самки. Таким образом, регулируется численное соотношение полов.

При облигатном (лат. *obligato* - обязательство) партеногенезе яйца развиваются без оплодотворения. Например, у кавказской скальной ящерицы. Этот вид сохранился благодаря партеногенезу, т.к. встреча особей затруднена. Виды представлены только самками, самостоятельно производящими только самок.

Партеногенез может быть у птиц. У одной из пород индеек некоторые яйца развиваются партеногенетически, из них появляются только самцы.

У многих видов партеногенез происходит циклически. У тлей, дафний в летнее время существуют только самки, размножающиеся партеногенетически, а осенью имеет место размножение с оплодотворением. Такое чередование форм размножения связано с большой гибелью особей.

Искусственный партеногенез обнаружен в 1886 г. А.А. Тихомировым. Благодаря опытам с искусственным партеногенезом выяснили, что для развития яйца необходима активация.

В естественных условиях эту функцию выполняют сперматозоиды после проникновения в яйцеклетку. В эксперименте активация может быть вызвана различными воздействиями: химическим, механическим, электрическим, термическим и др. Эти факторы изменяют метаболизм яйцеклетки и активируют ее.

4.1.2.3. СТРОЕНИЕ ПОЛОВЫХ КЛЕТОК

У высших животных при половом размножении, сопровождающемся оплодотворением, осуществляется не только передача наследственной

информации, но большую роль играет эндокринная регуляция процессов гаметогенеза и сложные преобразования, связанные с дроблением зиготы, развитием, дифференцировкой органов и тканей.

До оплодотворения происходит образование гамет. Гаметы у млекопитающих формируются в половых железах в результате гаметогенеза.

Гаметы - высокодифференцированные клетки, содержащие наследственную информацию, необходимую для развития организма. Яйцеклетки неподвижны, имеют ядро, цитоплазму, питательный материал (желток). По содержанию желтка клетки могут быть алецитальными, изолецитальными, телолецитальными, центролецитальными (рис. 83).

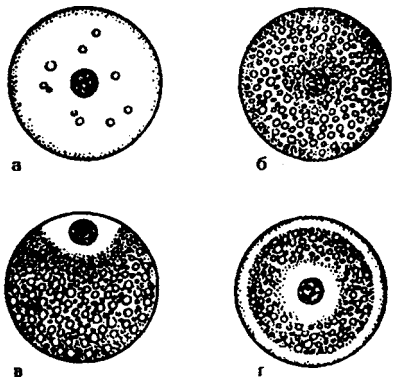


Рис. 83. **Типы лицевых клеток по количеству и расположению желтка: *А* - алецитальное яйцо, *Б* - гомолецитальное (изолецитальное), *В* - телолецитальное, *Г* - центролецитальное.**

Алецитальные яйцеклетки содержат очень мало желтка. Они характерны для плацентарных млекопитающих и для человека.

Изолецитальные яйцеклетки мелкие, с небольшим количеством равномерно распределенного желтка. Такие яйцеклетки характерны для хордовых, двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

Телолецитальные яйцеклетки - могут быть с умеренным или с большим содержанием желтка. Яйцеклетки рыб и земноводных имеют умеренное содержание желтка. Он находится на одном из полюсов, названном вегетативным. Полюс, не содержащий желтка, назван анимальным.

Пресмыкающиеся, птицы имеют телолецитальные яйцеклетки с очень большим содержанием желтка. На анимальном полюсе находится зародышевый диск с ядром и цитоплазмой без желтка. На вегетативном полюсе желтка много.

У центролецитальных яйцеклеток желток находится вокруг ядра. По периферии клетки расположена свободная от желтка цитоплазма. Эти яйцеклетки характерны для членистоногих.

Мужские половые клетки - сперматозоиды - очень мелкие и способны двигаться. Сперматозоиды млекопитающих имеют головку, шейку и хвост (рис. 84). Головка содержит ядро и немного цитоплазмы. На переднем конце головки есть акросома (видоизмененный комплекс Гольджи), содержащая ферменты для растворения оболочки яйцеклетки при оплодотворении. В шейке есть центриоли и

митохондрии. От шейки отрастает хвост, представляющий собой жгутик, необходимый для передвижения.

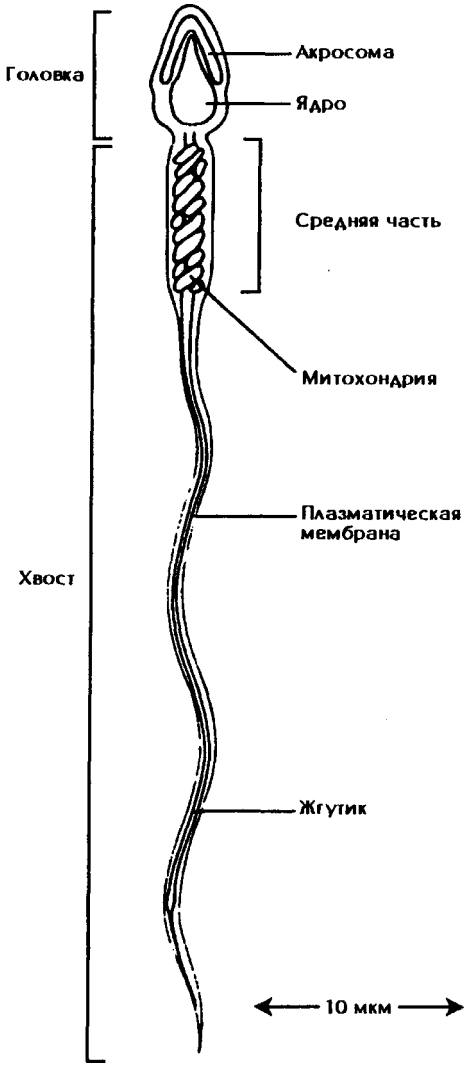


Рис. 84. **Сперматозоид человека, схематически представленный в продольном разрезе.**

4.1.2.4. ГАМЕТОГЕНЕЗ

Процесс образования половых клеток называется гаметогенезом. Сперматозоиды образуются в результате сперматогенеза, яйцеклетки - овогенеза.

Клетки зачаткового эпителия половых желез делятся последовательно митозом и мейозом. В результате этих делений образуются мужские гаметы (сперматозоиды) и женские гаметы (яйцеклетки). Они имеют гаплоидный набор хромосом и содержат наследственную информацию, необходимую для развития организма.

4.1.4.2.1. СПЕРМАТОГЕГЕЗ

Сперматогенез - образование мужских половых клеток (сперматозоидов) - происходит в стенках извитых канальцев семенника (рис. 85). Этот процесс имеет

четыре периода (рис. 86).

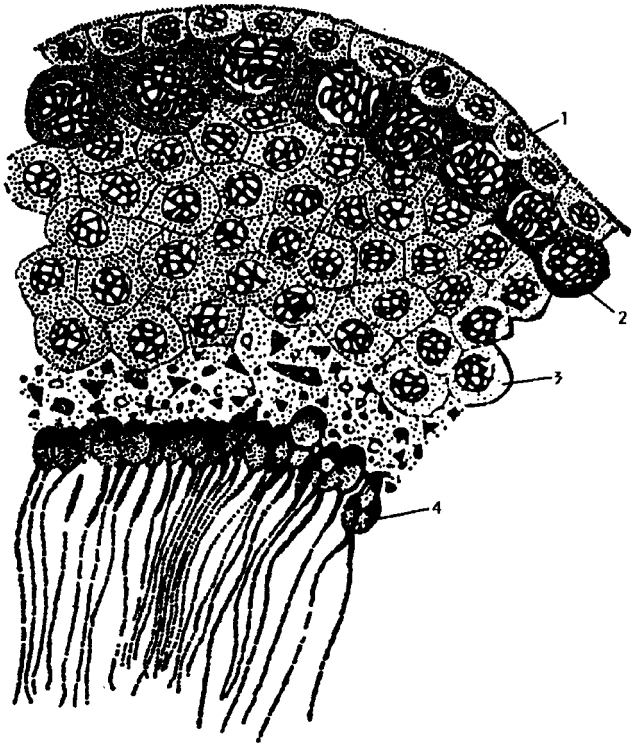


Рис. 85. **Сперматогенез у морской свинки. Участок поперечного разреза извитого канальца семенника. *1* - сперматогония, *2* - сперматоциты 1-го порядка, *3* - сперматиды, *4* - формирующиеся сперматозоиды.**

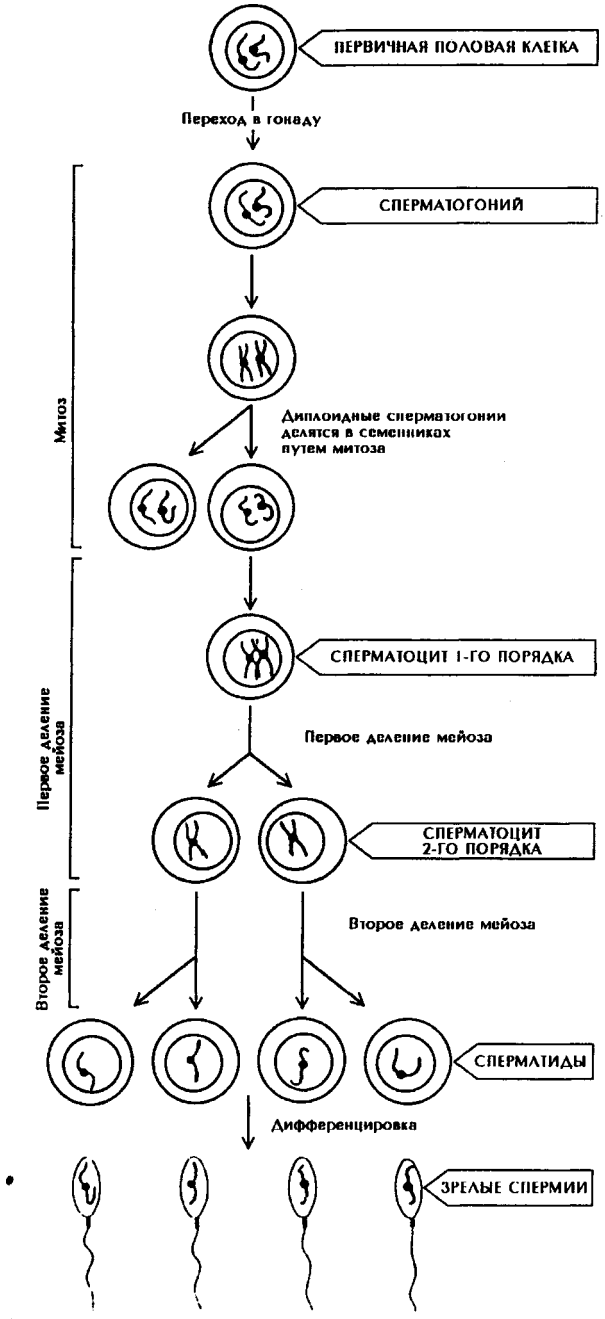


Рис. 86. **Различные стадии сперматогенеза.**

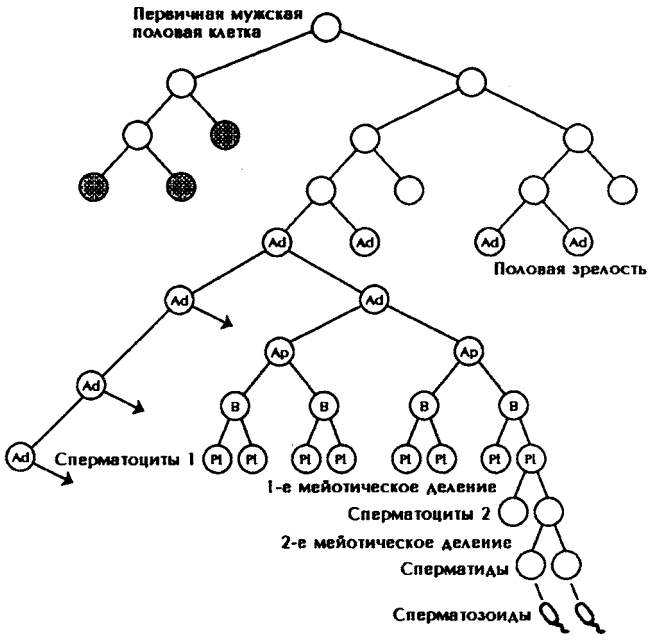
Сперматогонии развиваются из первичных половых клеток, мигрирующих в семенники на ранней стадии эмбрионального развития. Когда животное достигает

половой зрелости, сперматогонии начинают быстро размножаться, причем часть из их потомков сохраняет способность к непрерывным неограниченным делениям (сперматогонии типа стволовых клеток), а другая часть (сперматоциты 1-го порядка) после ограниченного числа последовательных митозов приступает к мейозу, превращаясь в сперматоциты 2-го порядка. После завершения второго деления мейоза сперматоциты 2-го порядка превращаются в гаплоидные сперматиды, дифференцирующиеся в зрелые сперматозоиды (рис. 87, табл. 6). Сперматогенез отличается от овогенеза (см. рис. 90) в нескольких отношениях:

1) После полового созревания в мейоз непрерывно вступают новые клетки;

2) Из каждой приступившей к мейозу клетки образуется не одна, а четыре зрелые гаметы;

3) Зрелые спермии формируются после завершения мейоза в ходе сложного процесса клеточной дифференцировки (рис. 88).



Возраст	Число	
	Клеток	Делений
15 лет	$1.2x10^9$	≈30
16 дней 16 дней 9 дней 9 дней 19 дней 21 день		

Рис. 87**. Клеточные деления при сперматогенезе. Общее число клеточных делений намного больше, чем в случае овогенеза. Оно растет с возрастом. *Ad* (от англ. *dark* - темный) – *Ad*-сперматогонии, *Ap* (от англ. *pale* - бледный) - *Ap*-сперматогонии, *B* – *B*-сперматогонии, *Pl* - сперматоциты, О - атрофированные клетки.**

Таблица 6

Число клеточных делений при сперматогенезе (со времени эмбрионального развития до мейоза)

От развития эмбриона до полового созревания	≈30
Сперматогонии Ad-типа (одно деление/цикл =16 дней)	≈23/год
Пролиферация + созревание	4+2=6
Всего	

• к 28 годам	≈380 делений
• к 35 годам	≈540 делений

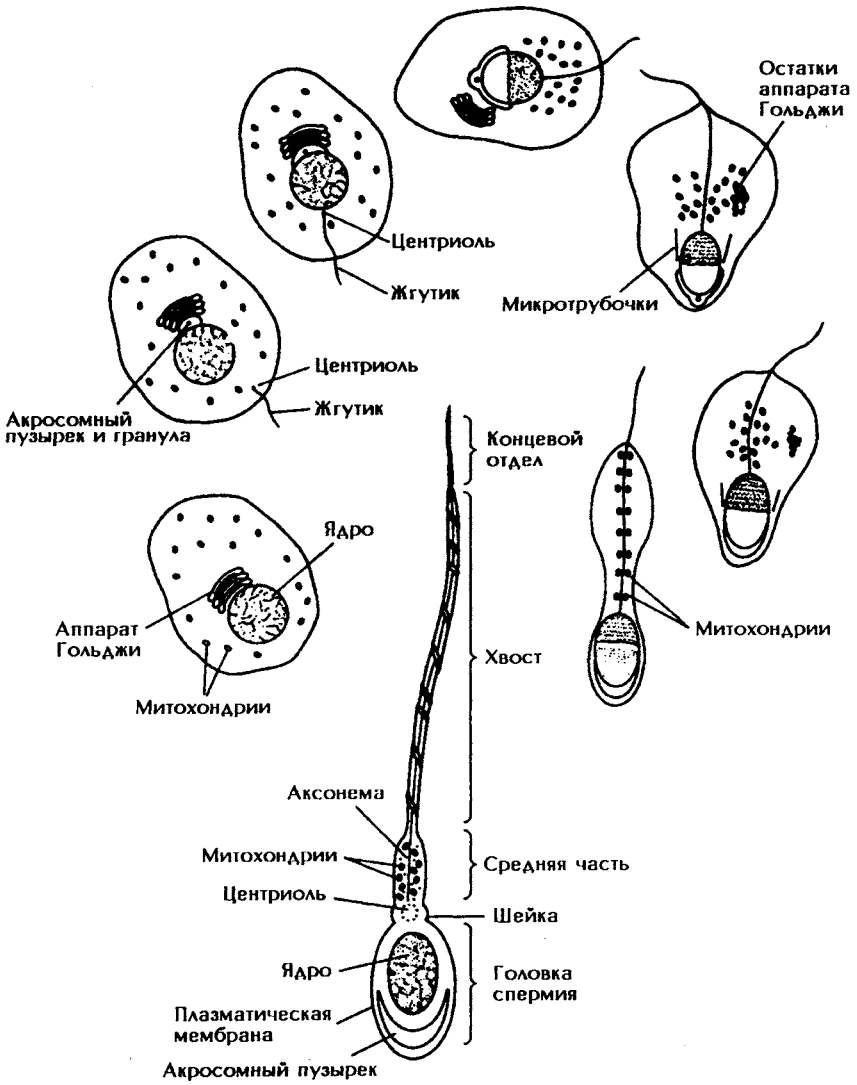


Рис. 88. **Процесс формирования спермия из первичной половой клетки. Центриоль дает начало длинному жгутику в той области, которая станет задним концом спермия, а аппарат Гольджи образует акросомный пузырек на будущем его переднем конце. Митохондрии (мелкие кружочки) собираются около жгутика у основания гаплоидного ядра и входят в состав средней части спермия. Остальная цитоплазма сбрасывается, и ядро конденсируется. Размер зрелого спермия увеличен по отношению к остальным рисункам (по Clermont, Leblond, 1955).**

1-й период сперматогенеза - размножение. Наружный слой клеток стенок канальцев семенника содержит диплоидный набор хромосом. Клетки делятся митозом. Их число увеличивается. Образуются незрелые половые клетки - сперматогонии. Они имеют округлую форму и крупное ядро. Сперматогонии перемещаются в зону роста, расположенную ближе к просвету канальца. Клетки увеличиваются в размерах и называются сперматоцитами 1-го порядка. Это второй период - период роста, 3-й период - созревание. С наступлением половой зрелости сперматоциты постепенно претерпевают мейотические деления. В этом периоде происходят два мейотических деления (рис. 89). Каждый сперматоцит 1-го порядка в

результате 1-го мейотического деления образует два сперматоцита 2-го порядка с гаплоидным набором хромосом. После второго мейотического деления возникают еще по две сперматиды. Это овальные клетки небольших размеров. В 4-м периоде - формирования - сперматиды перемещаются ближе к просвету канальца. Из сперматид формируются сперматозоиды определенного строения, способные к передвижению. Хвосты сперматозоидов направлены в просвет канальца. Таким образом, из одного сперматогония формируются 4 зрелых сперматозоида, которые выходят в просвет семенного канальца. Сперматогенез регулируется гормонами.

I Период. Размножение митоз	2n4c	клетки зачаткового эпителия
	2n2c 2n2c	сперматогонии
II Период. Рост, 1-е деление мейоза	2n4c	сперматоцит 1-го порядка
III Период. Созревание, 2-е деление мейоза	n2c n2c	сперматоциты 2-го порядка
	nc nc nc nc	сперматиды
IV период формирование	nc nc nc nc	сперматозоиды

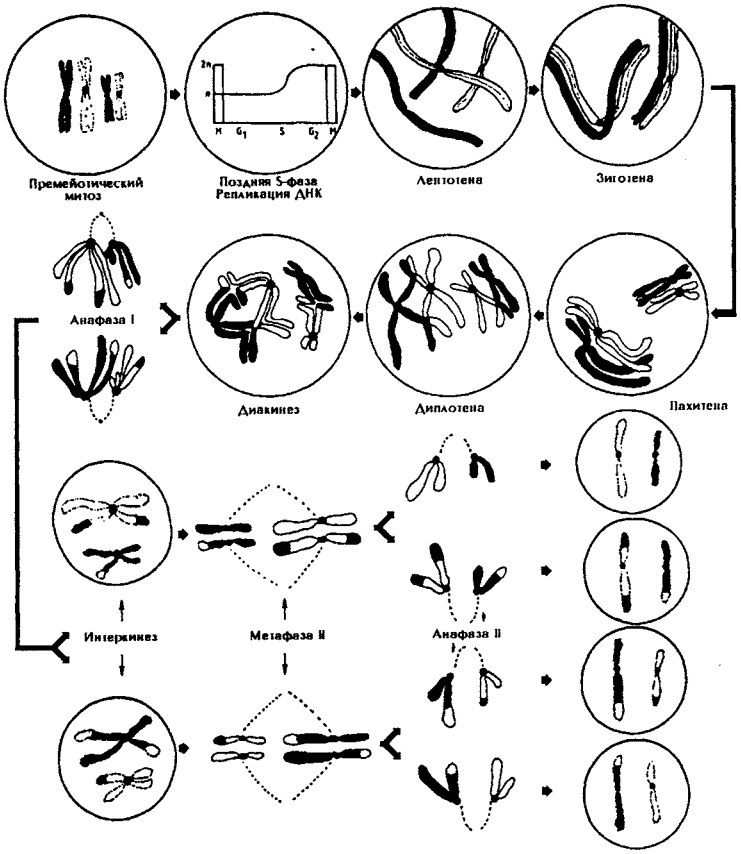


Рис. 89. **Стадии мейоза. Отцовские хромосомы окрашены в черный цвет, материнские - в белый. На рисунке изображен мейоз у мужчины. В мейозе у женщины образуется полярное тельце.**

4.1.2.4.2. ОВОГЕНЕЗ

Процесс развития женских половых клеток (яйцеклеток), во время которого клетки яичника - овогонии - превращаются в яйцеклетки, называется овогенезом (рис. 90, 91).

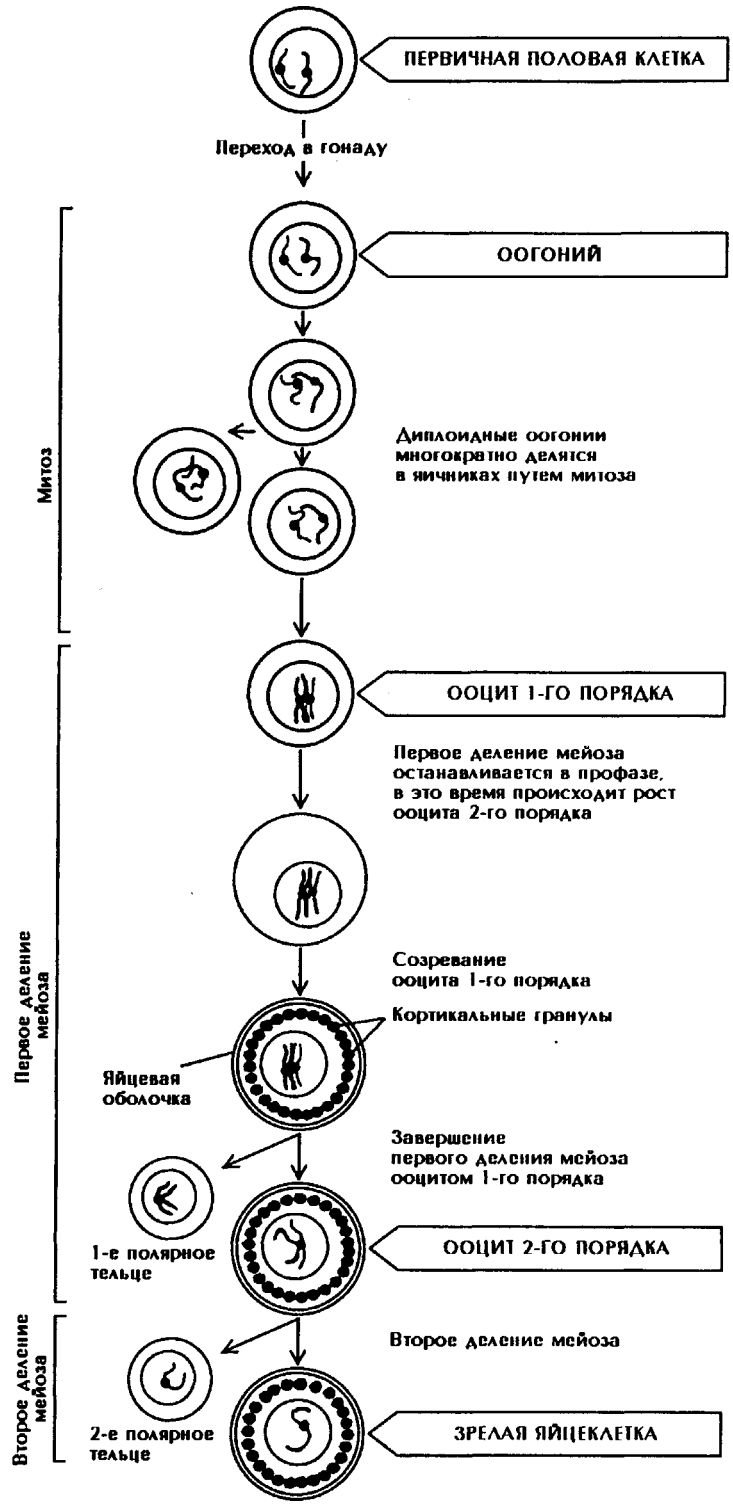


Рис. 90. **Различные стадии овогенеза.**

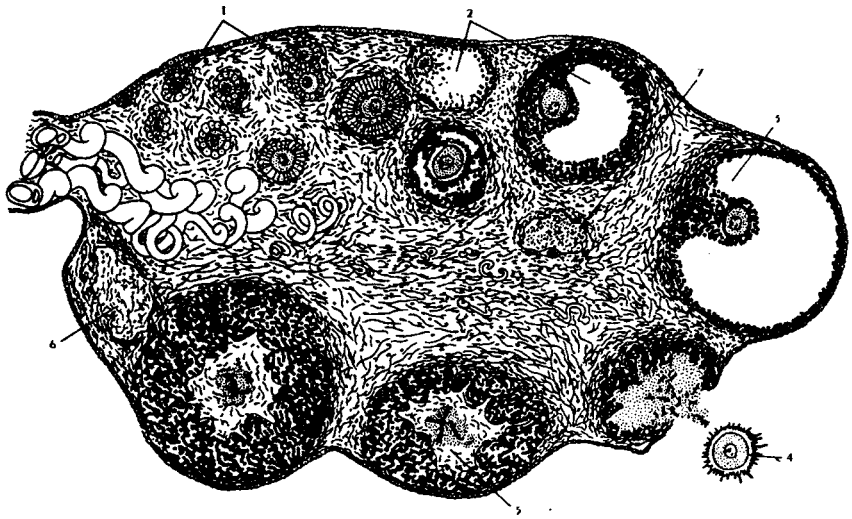


Рис. 91. **Развитие яйцеклеток в яичнике женщины. / - первичные (примордиальные) фолликулы, 2 - растущие фолликулы, *3* - зрелый фолликул, *4* - овуляция, *5* - желтое тело, *6* - белое тело, 7 - атретический фолликул.**

Из первичных половых клеток, мигрирующих в яичник на ранней стадии эмбриогенеза, развиваются овогонии. После ряда митотических делений овогонии приступают к первому делению мейоза, и на этой стадии их называют уже овоцитами первого порядка.

У млекопитающих овоциты первого порядка формируются очень рано и остаются на стадии профазы I (у человека это происходит между 3-м и 8-м месяцами эмбрионального развития) до тех пор, пока самка не достигнет половой зрелости. После этого под влиянием гормонов периодически созревает небольшое число овоцитов, которые завершают первое деление мейоза и превращаются в овоциты второго порядка (рис. 92); последние претерпевают второе деление мейоза и становятся зрелыми яйцеклетками. Стадия, на которой яйцеклетка выходит из яичника и оплодотворяется, у разных животных различна. У большинства позвоночных созревание овоцитов приостанавливается на стадии метафазы II, и овоцит второго порядка завершает мейоз лишь после оплодотворения. Все полярные тельца в конечном счете дегенерируют. Однако у большинства животных, в том числе и у млекопитающих, полярные тельца остаются внутри яйцевой оболочки, а у некоторых видов первое полярное тельце успевает до дегенерации претерпеть одно деление.

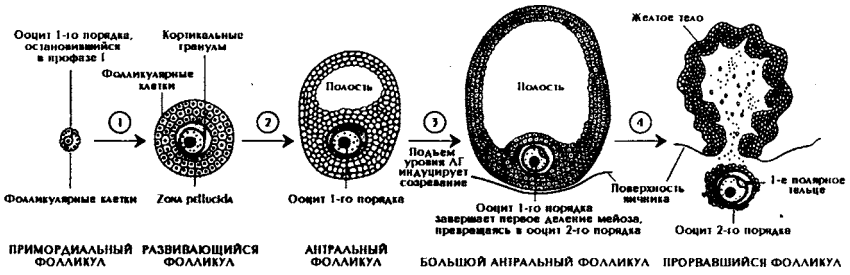
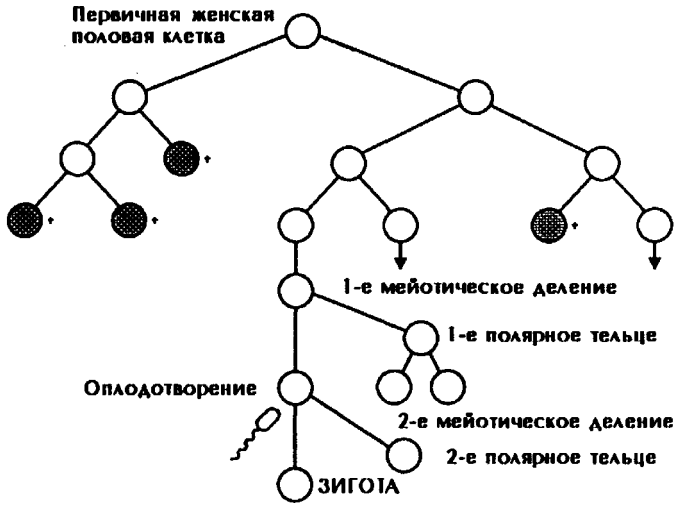


Рис. 92. **Стадии развития ооцита у человека.**

В овогенезе различают три периода: размножение, рост и созревание (рис. 90). 1-й период - размножение - заканчивается до рождения девочки (рис. 93). Клетки зачаткового эпителия делятся митозом, и образуются овогонии. Во 2-м периоде - роста - образуются овоциты 1-го порядка, которые до полового созревания остаются на стадии профазы 1-го мейотического деления.



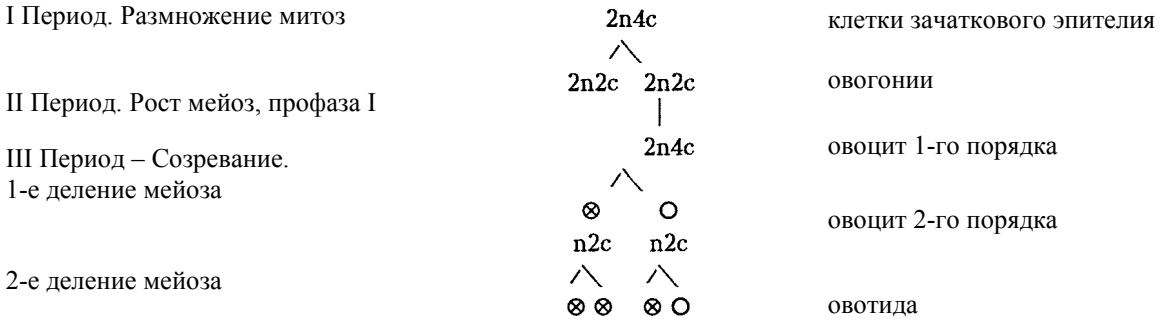
Стадия развития	Число	
	Клеток	Делений
5-й месяц беременности	$6.8x10^6$	22
День рождения	$2.6x10^6$	
Половая зрелость		
Мейотические деление		2
Общая сумма		**24**

Рис. 93. **Овогенез у женщины. Все клеточные деления, за исключением двух мейотических, завершаются уже к моменту рождения. ● - полярные тельца.**

Овоциты 1-го порядка на этой стадии могут оставаться очень долго (десятки лет). С наступлением половой зрелости каждый месяц один из овоцитов 1-го порядка увеличивается в размерах, окружается фолликулярными клетками, обеспечивающими питание. Наступает 3-й период - созревание. Под влиянием гормонов овоцит 1-го порядка заканчивает 1-е мейотическое деление и образуется один овоцит 2-го порядка и полярное (редукционное) тельце, 2-е деление мейоза идет до стадии метафазы.

На этой стадии овоцит 2-го порядка выходит из яичника в брюшную полость, а оттуда попадает в яйцевод. Но дальнейшее созревание не произойдет, пока овоцит не соединится со сперматозоидом (рис. 93). В яйцеводах овоцит 2-го порядка заканчивает 2-е деление мейоза и образует овотиду - крупную клетку, и второе

полярное тельце. Таким образом, из одной овогонии образуется одна овотида и три полярных тельца. Редукционные тельца разрушаются. Период формирования отсутствует. Процесс образования половых клеток регулируется гормонами. Если оплодотворения не произойдет, овоцит 2-го порядка погибнет и будет выведен из организма.



4.1.2.5. ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворение - соединение двух гамет, в результате чего образуется оплодотворенное яйцо - зигота - начальная стадия развития нового организма.

Зигота содержит материнскую и отцовскую гаметы. В зиготе возрастает ядерно-плазменное соотношение. Резко усиливаются обменные процессы. Зигота способна к дальнейшему развитию.

Сущность оплодотворения состоит во внесении сперматозоидом отцовских хромосом. Сперматозоид оказывает стимулирующее влияние, вызывающее начало развития яйцеклетки (рис. 94).

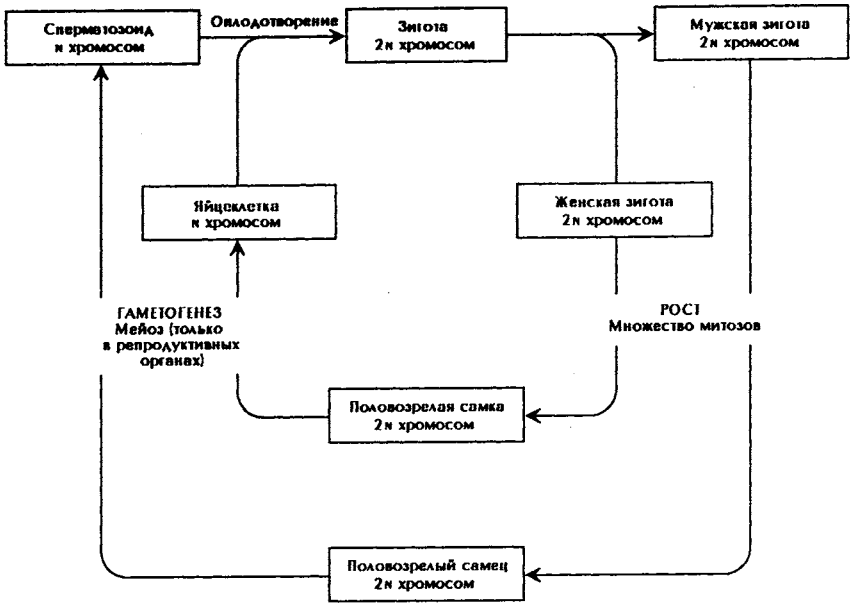


Рис. 94. **Жизненный цикл организмов, размножающихся половым путем. В результате**

оплодотворения женской гаметы мужской гаметой образуется зигота. Зигота многократно последовательно митотически делится, давая начало множеству клеток организма. Те клетки, из которых формируются гаметы, называются клетками зародышевой линии. Они также размножаются митотически, но затем претерпевают мейоз, в результате которого число хромосом уменьшается вдвое. При половом размножении диплоидная и гаплоидная (гаметная) фазы обязательно чередуются.

Оплодотворению предшествует осеменение, обеспечивающее встречу мужских и женских гамет. Осеменение может быть наружным и внутренним. Наружное осеменение характерно для животных, обитающих в воде (рыбы, амфибии). Яйцеклетки и сперматозоиды выделяются в воду, и там происходит их слияние.

Внутреннее осеменение характерно для животных, обитающих на суше. Сперматозоиды во время полового акта вводятся в половые пути самки. Встреча гамет осуществляется в верхних отделах яйцеводов.

Продолжительность жизни и способность у яиц и сперматозоидов к оплодотворению ограничены.

У большинства беспозвоночных и водных позвоночных животных яйца должны быть сразу оплодотворены после овуляции. Яйца большинства млекопитающих сохраняют способность к оплодотворению на протяжении 24 часов, у человека 12-24 часа после овуляции. Сперматозоиды сохраняют способность к оплодотворению в половых путях самки в течение нескольких часов.

Продолжительность жизни сперматозоидов и сохранение ими оплодотворяющей способности зависит от внешних факторов (освещенности, температуры, концентрации углекислого газа, водородных ионов) в среде, в которой находятся гаметы.

Оплодотворение может произойти лишь при определенной концентрации сперматозоидов в семенной жидкости. Обычно в 1 мл семенной жидкости мужчины содержится около 350 млн. сперматозоидов.

Искусственное осеменение применяют для выведения ценных пород животных.

Селекционеры разработали способы консервации спермы элитных производителей с сохранением сперматозоидами оплодотворяющей способности. При некоторых условиях сперма может быть заморожена и сохраняться до 6 лет.

Искусственное осеменение и оплодотворение в пробирке с последующей трансплантацией позволило женщинам, которые ранее не могли иметь детей, испытать счастье материнства.

За время, прошедшее после рождения первого ребенка "из пробирки" в 1978 г., оплодотворение *in vitro* позволило лучше изучить влияние возраста и других факторов на способность к зачатию. При этом методе яйцеклетка человека оплодотворяется в лаборатории, затем ее переносят в матку, где завершается развитие плода. Встреча гамет осуществляется независимо от нормального полового процесса. Это помогает наблюдать явления, которые обычно трудно

изучить, поскольку они протекают в организме женщины. Знание механизмов оплодотворения и первых этапов развития яиц млекопитающих может помочь в лечении бесплодия.

После осеменения происходит оплодотворение (рис. 95).

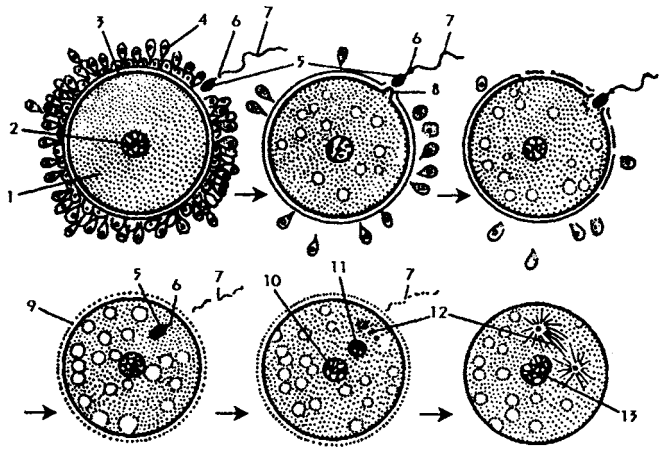


Рис. 95. **Оплодотворение (из А.Г.Кнорре). *1* - яйцо, *2* - его ядро, *3* - блестящая оболочка, *4* - лучистый венец из фолликулярных клеток, *5* - головка сперматозоида, *6* - его шейка, *7* - хвостик, *8* - воспринимающий бугорок, *9* - желточная оболочка, *10* - женский пронуклеус, *11* ~ мужской пронуклеус, *12* - ахроматиновое веретено между центриолями, *13* - формирующийся синкарион.**

Яйцеклетки животных и растений выделяют в окружающую среду вещества, активирующие сперматозоиды. Сперматозоиды двигаются по направлению к яйцеклетке. Вещества, выделяемые яйцеклеткой, вызывают склеивание сперматозоидов, что способствует удержанию их вблизи яйцеклетки. К яйцеклетке подходит множество сперматозоидов, но проникает один. Проникновению сперматозоида в яйцеклетку способствуют ферменты - гиалуронидаза и др. Ферменты выделяются акросомой. Оболочка яйцеклетки растворяется, и через отверстие в ней сперматозоид проникает в яйцеклетку. На поверхности яйца образуется оболочка оплодотворения, которая защищает яйцо от проникновения других сперматозоидов. Между этой оболочкой и поверхностью яйца есть свободное пространство, заполненное жидкостью.

Проникновение сперматозоида способствует завершению второго деления мейоза, и овоцит 2-го порядка становится зрелым яйцом. В яйце усиливается метаболическая активность, увеличивается потребление кислорода и происходит интенсивный синтез белка.

Ядра сперматозоида и яйцеклетки сближаются, их мембраны растворяются. Ядра сливаются и восстанавливается диплоидный набор хромосом. Это самое основное в процессе оплодотворения. Оплодотворенное яйцо называют зиготой. Зигота способна к дальнейшему развитию.

При оплодотворении сперматозоид вносит свой хромосомный материал в яйцеклетку и оказывает стимулирующее влияние, вызывая развитие организма.

Таким образом, важнейшие этапы процесса оплодотворения включают:

1) Проникновение сперматозоида в яйцеклетку;

2) Активацию в ядре метаболических процессов;

3) Слияние ядер яйцеклетки и сперматозоида и восстановление диплоидного набора хромосом.

4.2. БИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ

4.2.1. ОНТОГЕНЕЗ (ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОСОБИ)

Онтогенез - индивидуальное развитие особи - начинается с момента слияния сперматозоида с яйцеклеткой и образования зиготы, заканчивается смертью.

Есть два типа онтогенеза: прямой и непрямой. Непрямое развитие может быть личиночным, прямое развитие - в двух формах: неличиночной и внутриутробной.

Личиночная форма характеризуется наличием одной или нескольких личиночных стадий. Личинки активно питаются, имеют временные органы. Этот тип развития сопровождается метаморфозом.

Неличиночная форма развития характерна для рыб, рептилий, птиц. Яйца этих животных богаты желтком. Для дыхания, выделения, питания развивающегося зародыша есть временные органы.

Внутриутробная форма характерна для млекопитающих и человека. Все функции зародыша осуществляются за счет организма матери, с помощью специального органа - плаценты.

4.2.1.1. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

При любой форме онтогенеза выделяют следующие периоды: эмбриональный и постэмбриональный. До эмбрионального периода происходит гаметогенез - образование сперматозоидов и яйцеклеток. Эмбриональный период имеет следующие этапы:

1) Дробление - образование бластулы;

2) Гаструляция - образование зародышевых листков;

3) Гисто- и органогенез - образование органов и тканей зародыша.

При личиночной форме онтогенеза эмбриональный период начинается с образования зиготы и заканчивается выходом из яйцевых оболочек.

При неличиночной форме онтогенеза эмбриональный период начинается с образования зиготы и заканчивается выходом из зародышевых оболочек.

При внутриутробной форме онтогенеза эмбриональный период начинается с образования зиготы и длится до рождения.

4.2.1.1.1. ДРОБЛЕНИЕ

В результате оплодотворения образуется зигота, которая начинает дробиться. Дробление сопровождается митотическим делением. Нет роста клеток, и объем зародыша не изменяется. Это происходит потому, что между делениями в короткой интерфазе отсутствует постмитотический период, а синтез ДНК начинается в телофазе предшествующего митотического деления. Клетки, образующиеся в процессе дробления, называются бластомерами, а зародыш -бластулой.

Типы дробления зависят от количества и распределения желтка в яйцеклетках (рис. 96).

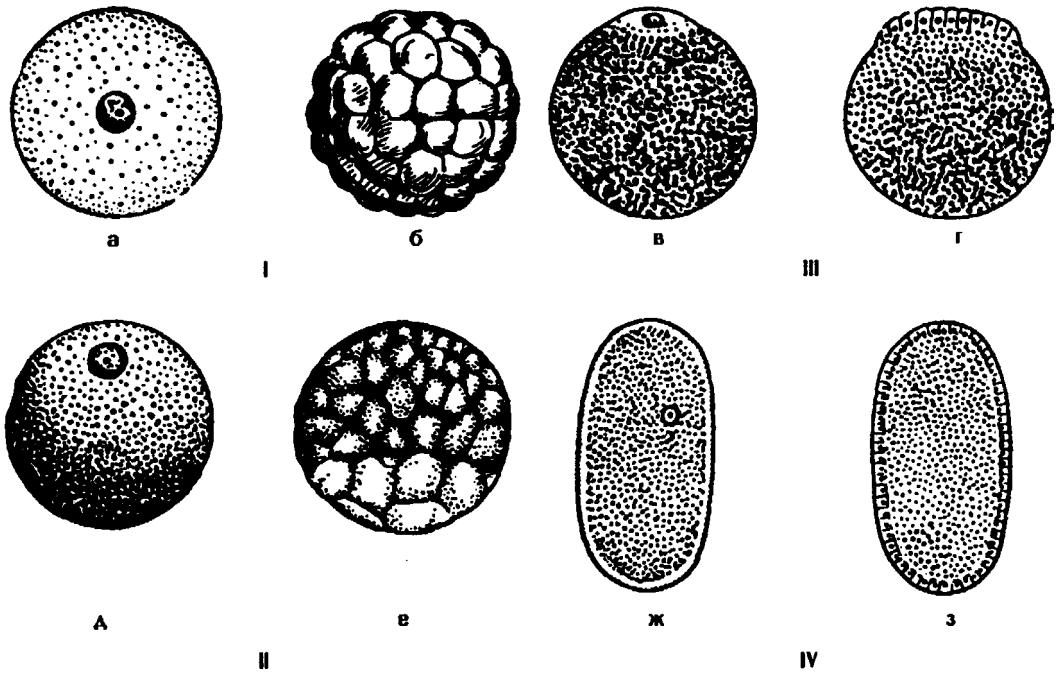


Рис. 96. **Типы яиц и характер их дробления (яйца и зародыши изображены вверх анимальным полюсом). *I* - изолецитальное яйцо *(а)* и его равномерное дробление *(б), II* и *III* - телолецитальные яйца (*в* и *д*) и их дробления - дискоидальное (*г*) и неравномерное *(е), IV* - центролецитальное яйцо *(ж)* и его поверхностное дробление (*з*).**

Дробление может быть:

• полным равномерным;

• полным неравномерным;

• неполным дискоидальным;

• неполным поверхностным.

Полное равномерное дробление характерно для изолецитальных яиц, например, для ланцетника. Ядро зиготы делится митозом на два, затем делится цитоплазма. Борозда дробления проходит по меридиану, образуя два бластомера. Затем снова делится ядро, и на поверхности зародыша появляется вторая борозда дробления, идущая по меридиану перпендикулярно первой. Образуются четыре бластомера. Третья борозда проходит по экватору и делит его на восемь частей. Затем происходит чередование меридионального и экваториального дроблений. Число бластомеров увеличивается. Зародыш на стадии 32 бластомеров называют морулой. Дробление продолжается до образования зародыша, похожего на пузырек, стенки которого образованы одним слоем клеток, называемом бластодермой. Бластомеры расходятся от центра зародыша, образуя полость, которая называется первичной или бластоцелью. Бластомеры имеют одинаковые размеры. В результате такого дробления образуется целобластула (рис. 97).

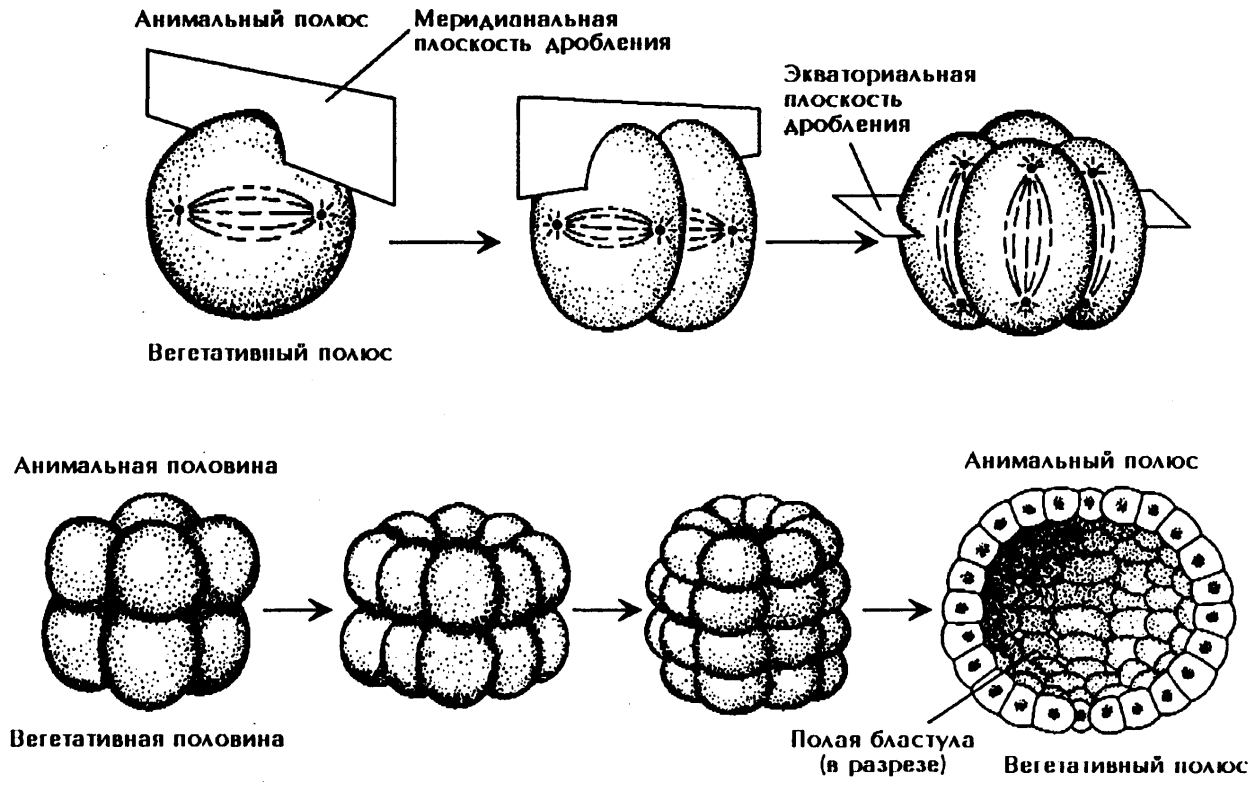


Рис. 97. **Голобластическое дробление иглокожего *Synapta digita,* приводящее к образованию полой бластулы, которая изображена в разрезе во втором ряду справа (по Saunders, 1982).**

Полное неравномерное дробление характерно для телолецитальных яиц с умеренным содержанием желтка, например, у лягушки. Первая и вторая борозды дробления проходят по меридианам и полностью делят яйцо на четыре части. Третья борозда смещена в сторону анимального полюса, где нет желтка. Бластомеры имеют неодинаковую величину: на анимальном полюсе они меньше (микромеры), на вегетативном больше (макромеры). Желток затрудняет дробление, и поэтому дробление макромеров идет медленнее, чем микромеров. Стенка бластулы состоит из нескольких рядов клеток. Первичная полость мала и смещена к анимальному полюсу. Образуется амфибластула.

Неполное дискоидальное дробление характерно для телолецитальных яиц с большим содержанием желтка, например, для рептилий, птиц. Дробление идет только на анимальном полюсе. Первая и вторая борозды дробления проходят по меридиану перпендикулярно друг другу. Третья борозда смещена к анимальному полюсу, в результате чего образуется зародышевый диск. Бластоцель располагается под слоем бластодермы в виде щели. Бластула называется дискобластулой (рис. 98).

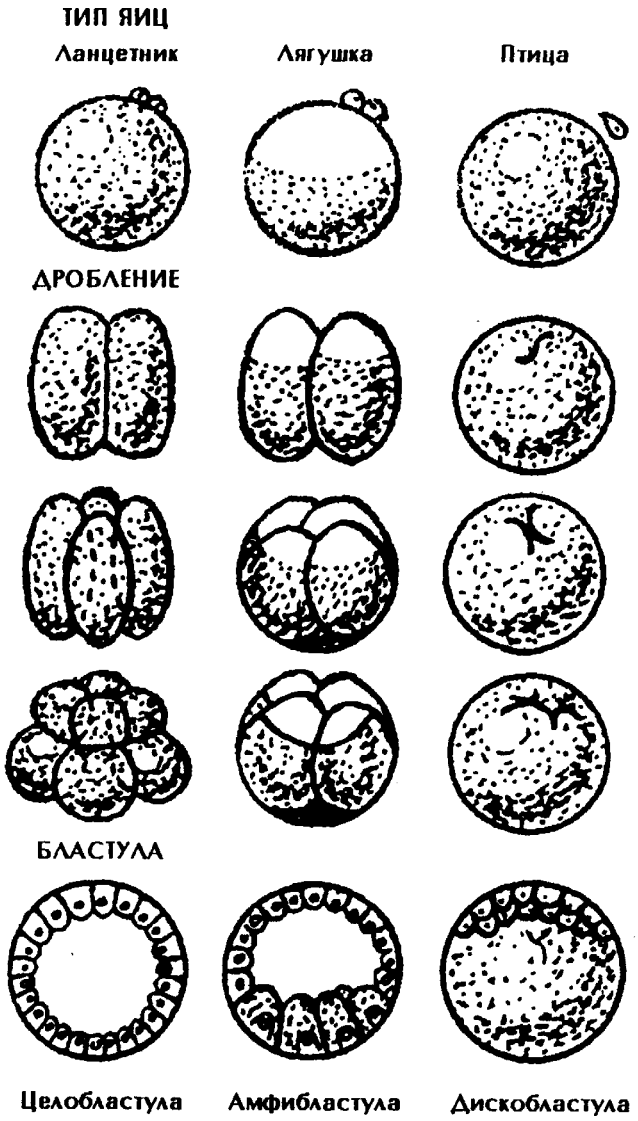


Рис. 98. **Типы яиц и соответствующие им типы дробления.**

Неполное поверхностное дробление характерно для центролецитальных яиц, например, для членистоногих. Ядра центролецитальных яиц многократно делятся и перемещаются к периферии, где в цитоплазме нет желтка. Образуются бластомеры. Бластула имеет один слой бластомеров. Бластоцель заполнена желтком. Такая бластула называется перибластулой.

4.2.1.1.2. ГАСТРУЛЯЦИЯ

По окончании периода дробления у многоклеточных животных начинается период образования зародышевых листков - гаструляция. Гаструляция связана с перемещением эмбрионального материала. Сначала образуется ранняя гаструла, имеющая два зародышевых листка (эктодерму и энтодерму), затем поздняя гаструла, когда формируется третий зародышевый листок - мезодерма. Образующийся зародыш называют гаструлой (рис. 99).

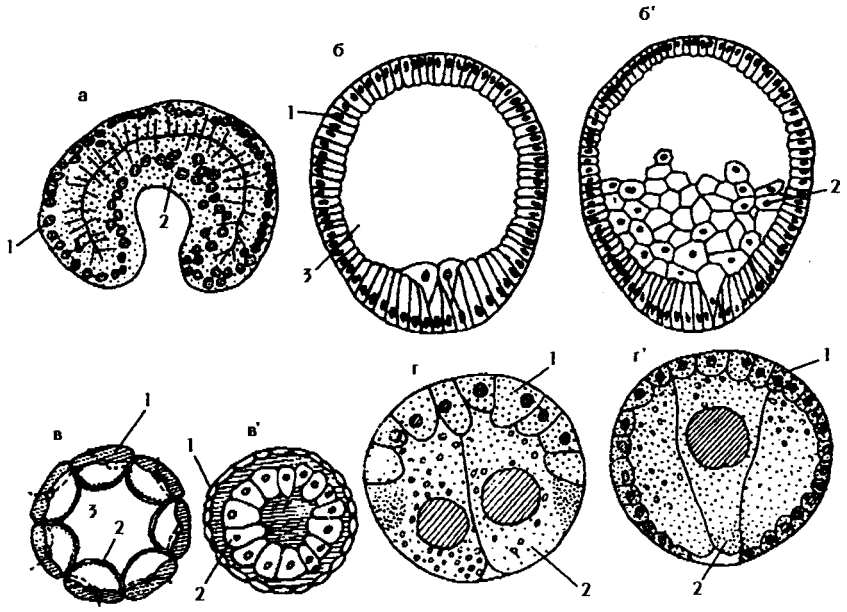


Рис. 99. **Типы гаструл: *а* - инвагинационная гаструла *Phoronis, б* и *б'* - две стадии развития иммиграционной гаструлы медузы *Octorchis gegenbauri, в и в'*- две стадии развития деляминационной гаструлы *Geryonid, г* и *г'* - две стадии развития эпиболической гаструлы *Bonellia. 1* - эктодерма, *2* - энтодерма, *3* - бластоцель.**

Образование ранней гаструлы происходит следующим образом:

• иммиграцией (выселением клеток), как у кишечнополостных;

• инвагинацией (впячиванием), как у ланцетника;

• эпиболией (обрастанием), как у лягушки;

• деляминацией (расщеплением), как у некоторых кишечнополостных.

При иммиграции (выселении) часть клеток бластодермы с поверхности зародыша уходит в бластоцель. Образуется наружный слой - эктодерма и внутренний - энтодерма. Бластоцель заполнена клетками. Такой способ образования гаструлы характерен для кишечнополостных.

Для ланцетника характерно образование гаструлы путем инвагинации (впячивания). При инвагинации определенный участок бластодермы (вегетативный полюс) прогибается внутрь и достигает анимального полюса. Образуется двухслойный зародыш - гаструла. Наружный слой клеток называют эктодермой, внутренний - энтодермой. Энтодерма выстилает полость первичной кишки (гастроцель). Отверстие, при помощи которого полость сообщается с внешней средой, называется первичным ртом - бластопором. У первичноротых животных (черви, моллюски, членистоногие) он превращается в ротовое отверстие. У вторичноротых - в анальное отверстие, а рот образуется на противоположном конце тела (хордовые).

Эпиболия (обрастание) характерна для животных, развивающихся из телолецитальных яиц. Образование гаструлы идет за счет быстрого деления микромеров, которые обрастают вегетативный полюс. Макромеры оказываются внутри зародыша. Образование бластопора не происходит и нет гастроцели.

Эпиболия характерна для амфибий.

Деляминация (расслоение) встречается у кишечнополостных, бластула которых похожа на морулу. Клетки бластодермы делятся на наружный и внутренний слои. Наружный слой образует эктодерму, внутренний - энтодерму.

У всех многоклеточных, кроме губок и кишечнополостных, образуется третий зародышевой листок - мезодерма. Формирование мезодермы происходит двумя способами (рис. 100):

1) Телобластическим;

2) Энтероцельным.

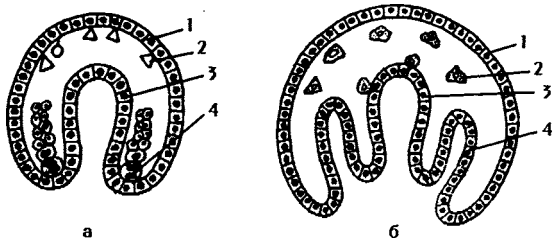


Рис. 100. **Схема образования мезодермы (по Шимкевичу, 1925, модифицировано): *а* - у первичноротых, б - у вторичноротых; *1* - эктодерма, 2 - мезенхима, *3* - энтодерма, *4* - телобласт *(а)* и целомическая мезодерма *(б).***

Телобластический способ характерен для первичноротых. На границе между эктодермой и энтодермой по бокам от бластопора клетки -- телобласты - начинают делиться и дают начало мезодерме.

Энтероцельный способ характерен для вторичноротых. Клетки, формирущие мезодерму, обособляются в виде карманов первичной кишки. Полости карманов превращаются в целом. Мезодерма делится на отдельные участки - сомиты, из которых образуются определенные ткани и органы.

4.2.1.1.3. ГИСТО- И ОРГАНОГЕНЕЗ

После образования мезодермы начинается процесс гисто- и органогенеза. Сначала формируются осевые органы - нервная трубка, хорда, затем все остальные.

У ланцетника из эктодермы на спинной стороне зародыша образуется нервная трубка (рис. 101). Остальная эктодерма формирует кожный эпителий и его производные. Из энто- и мезодермы под нервной трубкой формируется хорда. Под хордой находится кишечная трубка энтодермального происхождения. По бокам от хорды - мезодерма сомитов, которая дифференцирована следующим образом: наружная часть сомита, прилегающая к эктодерме, называется дермотомом. Из нее образуется соединительная ткань кожи. Внутренняя часть - склеротом - дает начало скелету. Между дермотомом и склеротомом находится миотом, дающий начало поперечно-полосатой мускулатуре. Под сомитами расположены его ножки (нефрогонотом), из которых формируется мочеполовая система. Целомические мешки образуются симметрично по бокам. Внутри целомических мешков находится

вторичная полость тела - целом, - заполненная жидкостью. Стенки целомических мешков, обращенные в сторону кишечника, называют спланхноплеврой, в сторону эктодермы - соматоплеврой. Эти листки участвуют в образовании сердечно-сосудистой системы, плевры, брюшины, перикарда.

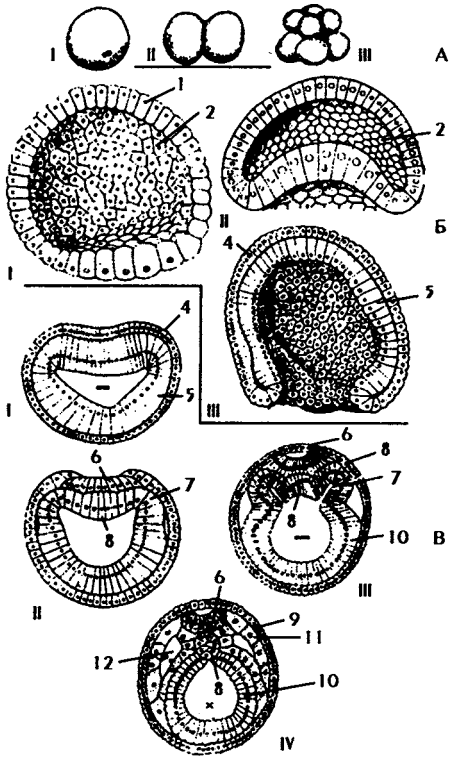


Рис. 101. **Эмбриональное развитие ланцетника. *А* - период дробления: *I* - зигота, *II* - двухбластомерная стадия, *III* - восьмибластомерная стадия. *Б* - бластула *(I),* ранняя *(II)* и более поздняя *(III)* стадии гаструляции: *I* - бластодерма, *2* - бластоцель (первичная полость тела), *3* - начало впячивания (инвагинации) вегетативной части бластулы, *4* - первичная эктодерма, *5* - первичная энтодерма. *В* - закладка осевых органов. Поперечные разрезы ранней *(I)* и более поздней (*II*) гаструл, ранней *(III)* и поздней *(IV)* нейрул: *6* - нервная пластинка, прогибающаяся затем в нервный желобок, 7 - мезодермальные пузыри, *8* - хорда, *9* - кожная эктодерма, *10* - кишечная энтодерма, *II* - первичный сегмент мезодермы, *12* - вторичная полость тела (целомическая). Знаком "-" показана полость первичной кишки (гастроцель), знаком "х" - полость кишечной трубки, в которую замкнулась кишечная энтодерма.**

Таким образом, из эктодермы формируются наружный эпителий, кожные железы, эмаль зубов, волосы, ногти, когти.

Из энтодермы образуются эпителий средней кишки, печень, поджелудочная железа, щитовидная железа, тимус, эпителий дыхательной системы.

Мезодерма участвует в образовании мышц, соединительной ткани, костной ткани, каналов выделительной системы, кровеносной системы, части ткани половых желез.

4.2.1.2. ПРОВИЗОРНЫЕ ОРГАНЫ

Эмбриональное развитие позвоночных с разным типом онтогенеза протекает в различных условиях. Для осуществления связи зародыша со средой появляются специальные временные (провизорные) органы. К провизорным органам относят

желточный мешок, амнион, аллантоис, хорион, плаценту и серозную оболочку (рис. 102). Назначение провизорных органов - обеспечение жизненных функций зародыша.

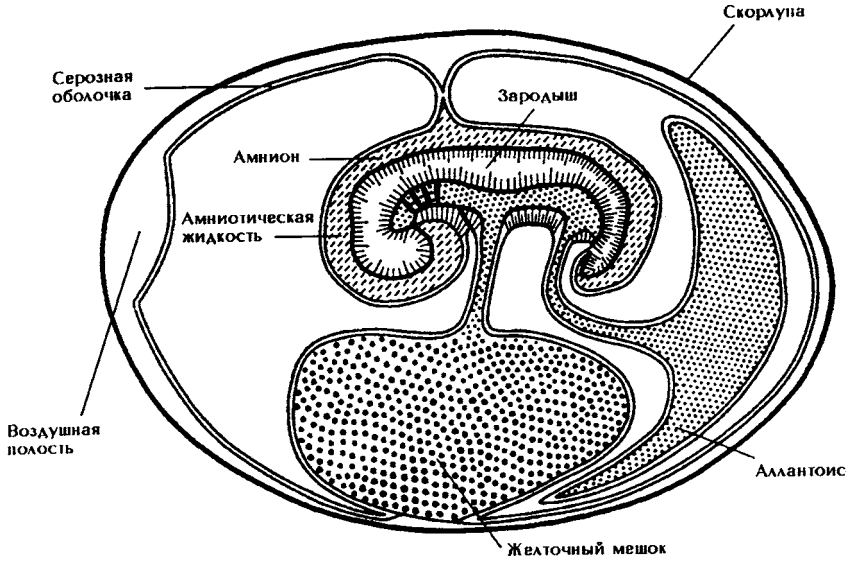


Рис. 102. **Провизорные органы амниот. Развитие зародыша птицы.**

Желточный мешок осуществляет функции питания, дыхания, выделения, кроветворения. У млекопитающих редуцированный желточный мешок входит в состав плаценты.

У высших позвоночных животных, потерявших связь с водной средой, зародыш развивается в специальных амниотических оболочках. Такой оболочкой может быть амнион, наполненный жидкостью. Амнион осуществляет функции обмена и защиты от высыхания и механических повреждений. Амниотическая жидкость, в которой находится эмбрион, представляет собой раствор белков, сахаров, минеральных солей, содержит мочевину и гормоны. В процессе развития состав среды изменяется. В акушерстве амниотическую жидкость, отходящую перед родами, называют водами.

У рептилий и птиц есть аллантоис и серозная оболочка. Аллантоис - провизорный орган, осуществляющий обменные функции. В аллантоисной жидкости скапливаются продукты диссимиляции зародыша (мочевина, мочевая кислота), через стенки аллантоиса происходит газообмен.

Наружная часть амниона - серозная оболочка - выполняет газо-обменную, защитную, трофическую функции. У рептилий и птиц она окружает белок и способствует его проникновению через кровеносные сосуды в зародыш. Снаружи серозная оболочка покрыта скорлупой.

У млекопитающих и человека яйцеклетка бедна желтком, поэтому провизорные органы имеют свои особенности. В связи с внутриутробным развитием внезародышевые органы формируются на более ранних стадиях, чем у рептилий и птиц.

4.2.1.3. ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА

Процесс внутриутробного развития зародыша человека продолжается в среднем 280 суток.

Эмбриональное развитие человека можно разделить на 3 периода:

1) начальный (1-я неделя развития);

2) зародышевый (2-8-я недели развития);

3) плодный (с 9-й недели развития до рождения ребенка). В процессе эмбрионального развития человека сохраняются общие закономерности развития и стадии, характерные для позвоночных животных, но есть и особенности (рис. 103, 110).

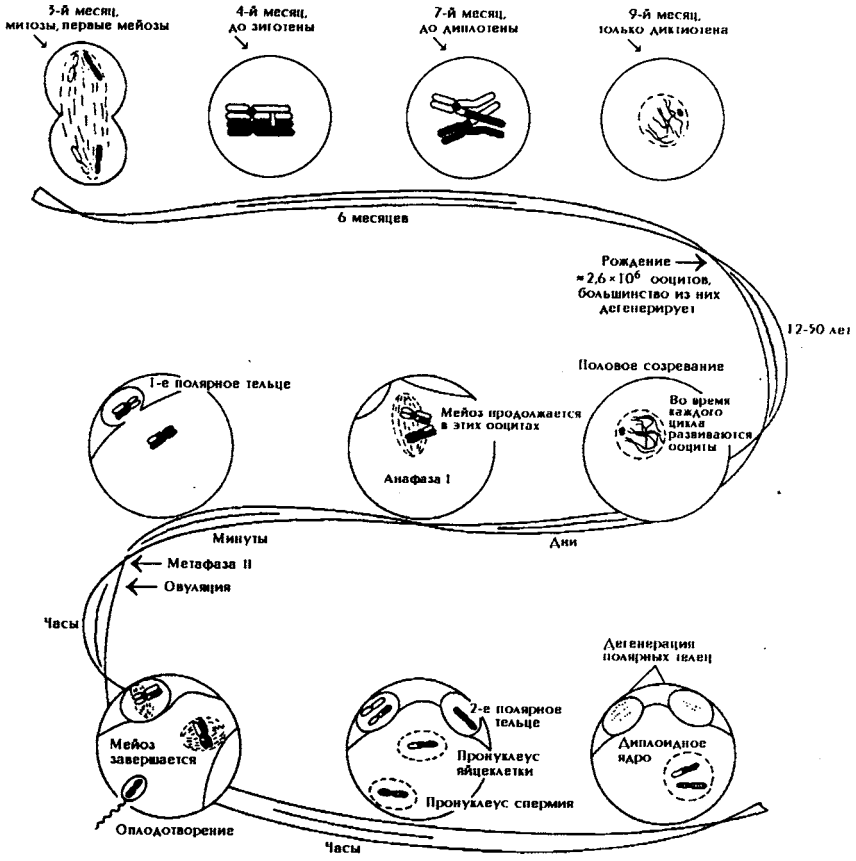


Рис. 103. **Мейоз у женщины (Bresch, Hausmann, Klassische und Milekulare Genetik, 1972).**

Мейоз начинается после трех месяцев пренатального развития. В детстве цитоплазма овоцита увеличивается в объеме, но ядро остается неизменным. Около 90% всех овоцитов дегенерирует к началу полового созревания. В первой половине каждого месяца лютеинизирующий гормон (LH) стимулирует мейоз, и он почти завершается (завершаются профаза, которая началась в эмбриональном периоде, метафаза I, анафаза I, телофаза I и в течение нескольких минут - профаза II и метафаза II). Затем мейоз снова останавливается. Овуляция индуцируется лютеинизирующим гормоном (Ш). Оплодотворение происходит в фаллопиевой трубе. После этого завершается второе мейотическое деление. Образуется ядерная

мембрана, окружающая материнские и отцовские хромосомы. Спустя несколько часов два "пронуклеуса" сливаются и начинается первое деление дробления.

Оплодотворение яйцеклетки происходит в яйцеводах. Путь яйцеклетки до матки занимает около 4 дней. За это время происходит полное неравномерное дробление и образовавшийся зародыш напоминает тутовую ягоду. Эта стадия называется морулой. Дробление продолжается. Получившиеся в результате дробления клетки называют бластомерами. Они располагаются по периферии, образуя стенку вокруг центральной полости - бластоцеля, наполненного жидкостью из яйцевода (рис. 104, 105, 106).

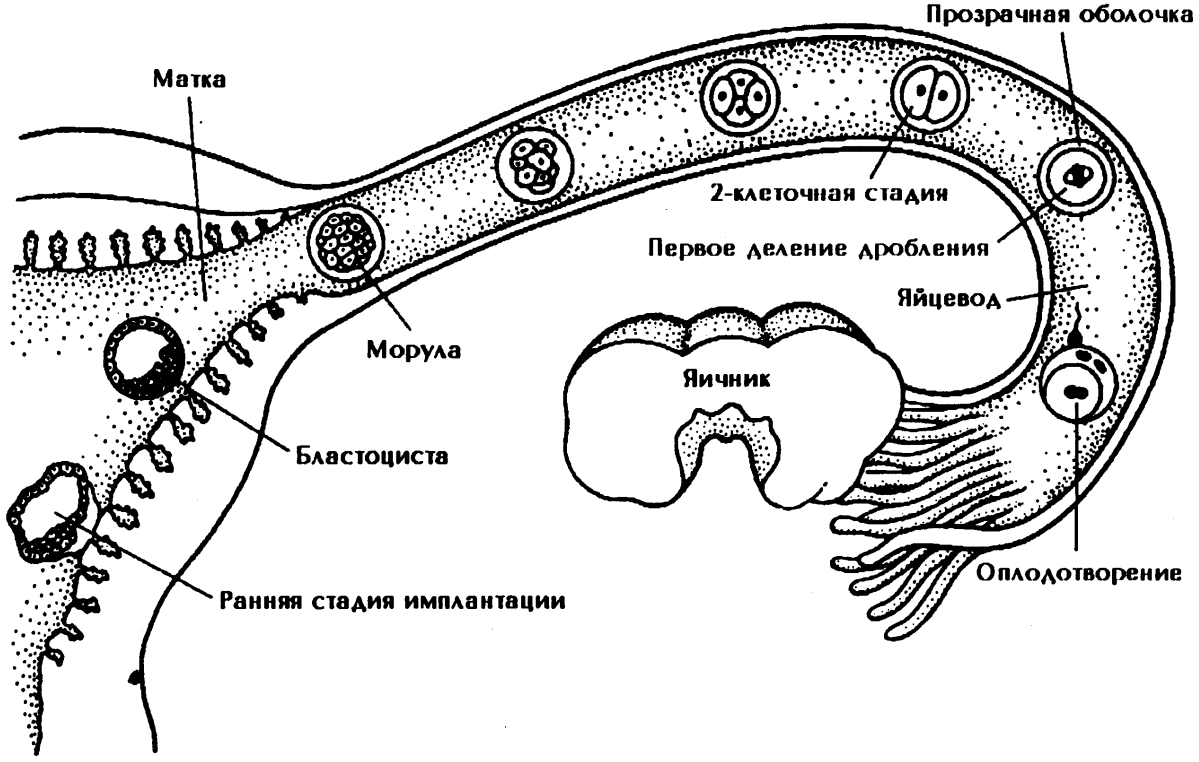


Рис. 104. **Развитие зародыша человека от оплодотворения до имплантации. Яйцо освобождается от прозрачной оболочки *(zona pellucida)* по достижении матки. Эта оболочка, вероятно, предотвращает прилипание делящихся клеток к стенке яйцевода и не тормозит продвижение зародыша к матке (По Tuchmann -Duplessis и соавт., 1972).**

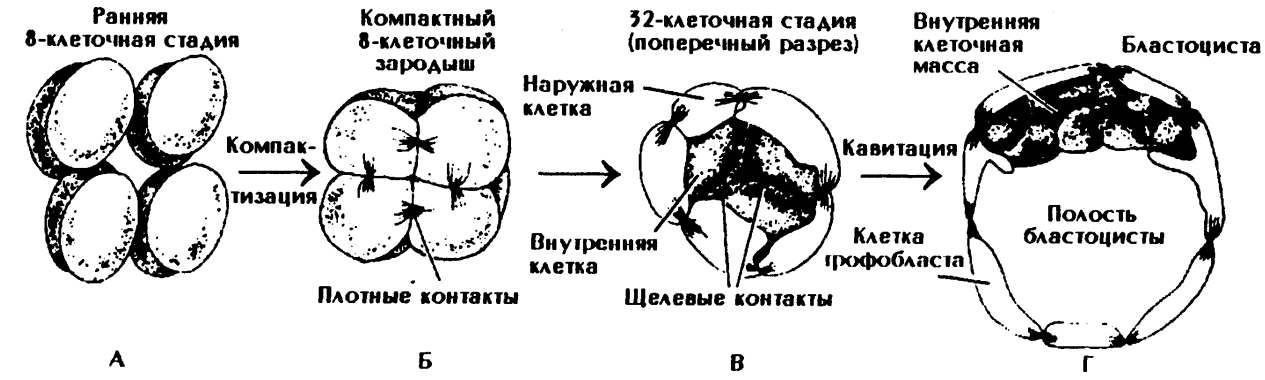


Рис. 105. **Схематический рисунок компактизации и образования бластоцисты. *А, Б* - 8-клеточный зародыш, *В* - морула, *Г* - бластоциста.**

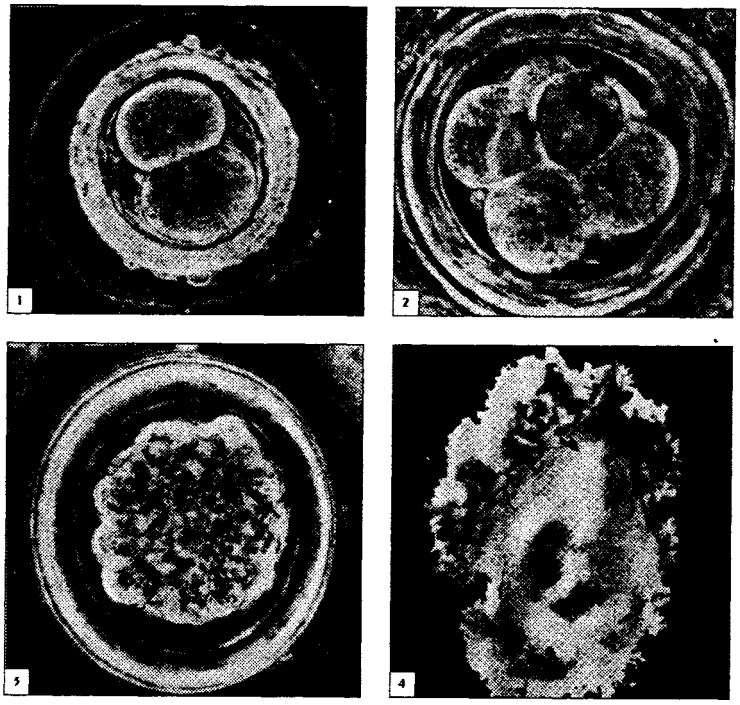


Рис. 106. **Прижизненные фотографии стадий зародышевого развития человека. *1* - стадия двух и *2* - четырех бластомеров, *3* - морула, *4* - детское место (плацента) .**

Наружный слой бластомеров, называемый трофобластом, в одном участке дифференцируется, образуя внутреннюю клеточную массу (эмбриобласт), из которой разовьется зародыш. Эта стадия развития, появляющаяся спустя 4-5 дней после овуляции, называется бластоцистой (рис. 107).

В течение 2-3 дней бластоциста находится в полости матки в свободном состоянии, а затем имплантируется в стенку матки. Это первый критический период развития зародыша. Имплантация происходит через неделю после оплодотворения. Гаструляция осуществляется в ходе имплантации путем деляминации (рис 107, 109)

Клетки трофобласта дифференцируются на два слоя. Из клеток наружного слоя образуются ворсинки трофобласта, врастающие в эндометрий. Трофобласт принимает участие в образовании плаценты.

Наружные клетки бластоцисты, из которых состоит трофобласт, растут, развиваются, образуя наружную оболочку, называемую хорионом. Хорион играет важную роль в питании развивающегося зародыша и удалении ненужных продуктов обмена.

Во внутренней клеточной массе появляются две полости: клетки, выстилающие эти полости, дают начало двум оболочкам - амниону и желточному мешку. Амнион - тонкая оболочка, которая покрывает и несет защитные функции, его клетки выделяют амниотическую жидкость, заполняющую амниотическую полость, расположенную между амнионом и зародышем. По мере роста зародыша амнион расширяется, так что он всегда бывает прижат к матке. Амниотическая жидкость поддерживает зародыша и защищает его от механических повреждений (рис. 108).

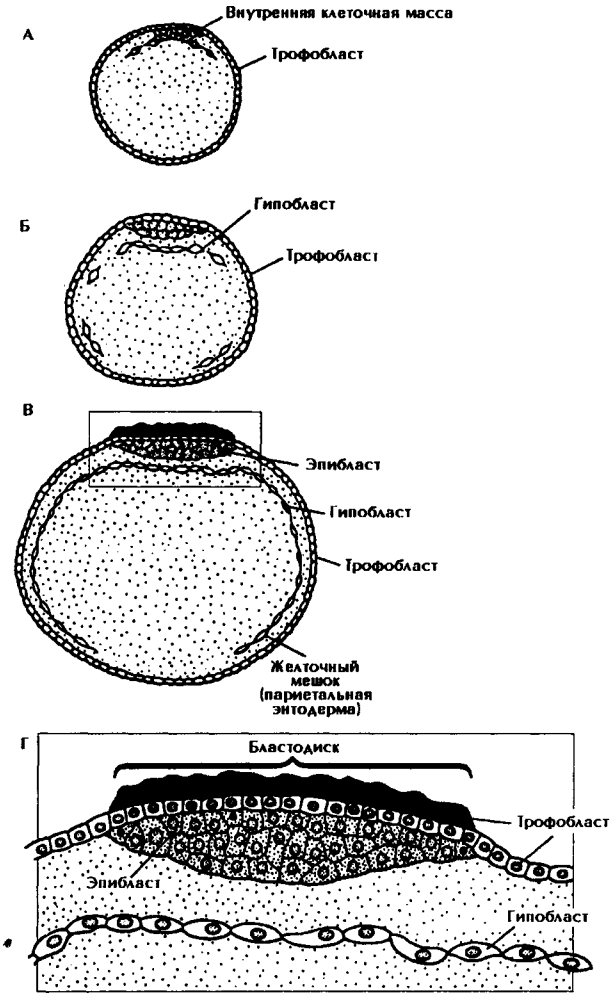


Рис. 107. **Бластоциста млекопитающих непосредственно перед началом гаструляции. Внутренняя клеточная масса расщепляется на клетки гипобласта, выстилающие трофобласт и образующие энтодерму желточного мешка *(А-В),* и на бластодиск СО, состоящий из двух слоев (эпибласта и гипобласта) (по Carlson, 1981).**

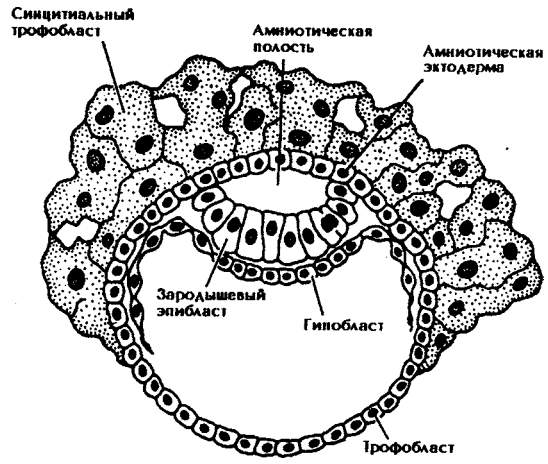


Рис. 108. **Формирование амниона у зародыша человека. Гипобласт находится вблизи внутренней клеточной массы, и его клетки делятся, формируя синцитиальный трофобласт, который внедряется в матку. Тем временем эпибласт расщепляется на амниотическую эктодерму и зародышевый эпибласт. Все последующее развитие зародыша будет**

осуществляться исключительно за счет зародышевого эпибласта (по Сайзоп, 1981).

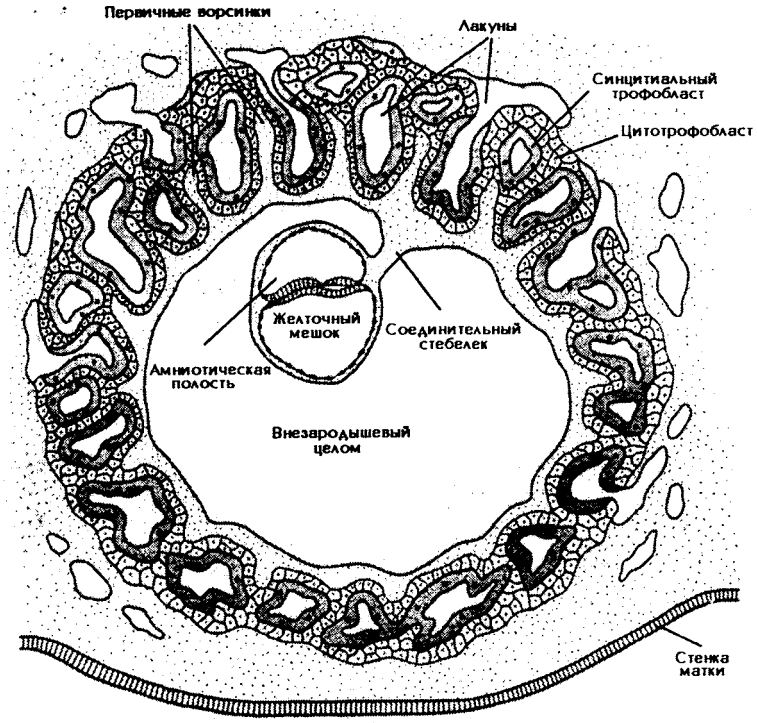


Рис. 109. **Схематическое изображение гаструлирующего зародыша человека к концу третьей недели беременности. Сформировались амниотическая полость (между амниотической эктодермой и зародышевым эпибластом) и желточный мешок (образованный гипобластом). В будущей передней области хорда приподнимает эпибласт, а клетки трофобласта, формирующие плаценту, приходят в контакт с кровеносными сосудами матки. Зародыш связан с трофобластом стебельком внезародышевой мезодермы (ножкой тела), в котором вскоре будут проходить кровеносные сосуды плода в плаценту (по Langman, 1981).**

Желточный мешок закладывается на ранних стадиях эмбриогенеза, выполняет функции питания, дыхания, кроветворения, но не развивается и постепенно редуцируется. В стенке желточного мешка формируются первичные половые клетки, затем мигрирующие в зачатки половых желез. Остатки желточного мешка обнаруживаются в пупочном канатике.

Клетки, составляющие внутреннюю клеточную массу и желточный мешок, образуют зародышевый диск. Клетки диска на ранней стадии дифференцируются на эктодерму и энтодерму, и на более поздней стадии образуется мезодерма, а затем происходит формирование тканей и органов.

Обмен веществ между зародышем и материнским организмом на ранних стадиях происходит через выросты трофобласта, но в дальнейшем из задней кишки зародыша образуется оболочка, называемая аллантоисом. Аллантоис растет в наружном направлении до тех пор, пока не соприкоснется с хорионом и не образует богатый кровеносными сосудами хориоаллантоис, участвующий в формировании плаценты (рис. 110).

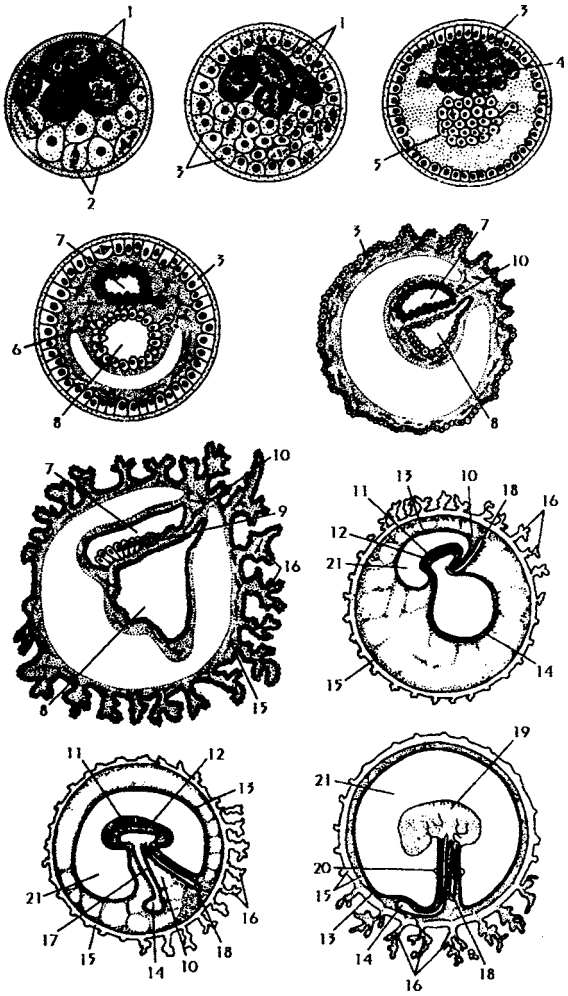


Рис. 110. **Ранние стадии развития зародыша: *1,2* - бластомеры (крупные и мелкие), *3* - трофобласт, *4,5* - эмбриобласт, *6* - выселяющиеся мезенхимные клетки, *7* - амниотический пузырек, *8* - желточные пузырек, *9* - зародышевый щиток, *10* - амниотическая ножка, *11* - эктодерма, *12* - энтодерма, *13* - амнион, *14* - желточный мешок, *15* - хорион, *16* - ворсинки хориона, *17* - желточный проток, *18* - аллантоис, *19* - зародыш, *20* - пупочный канатик, *21* - полость амниона.**

Функцию наружной зародышевой оболочки выполняет хорион, или ворсинчатая оболочка, имеющая на поверхности большое число выростов, ворсинок. Ворсинки хориона врастают в слизистую матки. Место наибольшего разветвления ворсинок хориона и наиболее тесного контакта их со слизистой оболочкой матки называют плацентой (детским местом).

Плацента - временный орган, имеющийся только у плацентарных. Этот орган состоит из клеток плода и матери. Часть плаценты, происходящая из плода, представлена ворсинками хориона. Материнская часть плаценты состоит из выростов поверхностных слоев эндометрия. Образование плаценты является вторым критическим периодом развития зародыша (рис. 111).

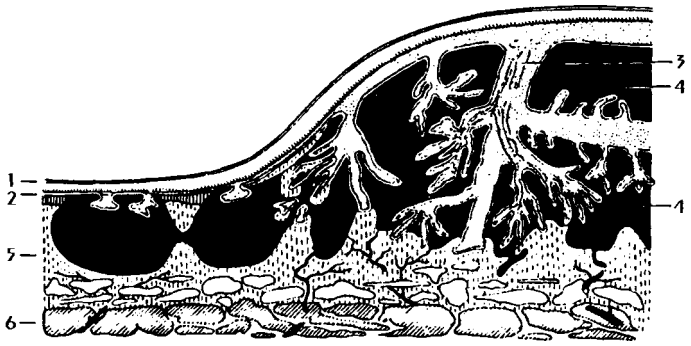


Рис. 111. **Схема строения плаценты человека. *1* - амнион, *2* - хорион, *3* - ворсины, *4* - лакуны, *5* - слизистая оболочка матки, *6* - мышечная оболочка матки.**

Связь тела зародыша с плацентой осуществляется через пуповину иди пупочный канатик, содержащий кровеносные сосуды. Сосуды образуются в аллантоисе, идут от плода к стенке матки, находясь в пуповине - плотном тяже 40 см длиной, покрытом клетками, происходящими из амниона и хориона.

Основные функции плаценты - трофическая, экскреторная, эндокринная, защитная.

Кровь матери и плода не смешивается. Между ними существует плацентарный барьер, состоящий из определенных тканей плода. Питательные вещества и кислород, растворенные в материнской крови, диффундируют через плацентарный барьер в кровь плода, обеспечивая жизнь и рост плода до его рождения. Конечные продукты обмена веществ плода проходят через плацентарный барьер в кровь матери и выводятся выделительной системой матери.

Через плацентарный барьер проникают антитела, гормоны, лекарства, наркотики, яды и другие вещества.

При родах плод некоторое время сохраняет связь с плацентой через пуповину (рис. 112). В момент рождения ребенка акушер перевязывает пуповину. После изгнания плода отторгается и рождается плацента. Роды являются третьим, критическим периодом в развитии организма.

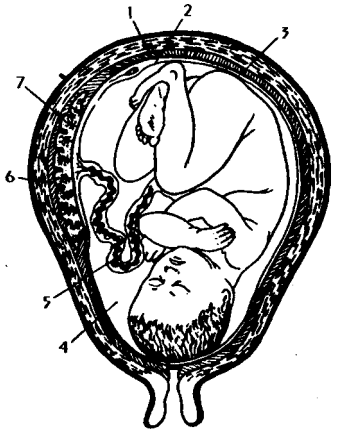


Рис. 112. **Расположение оболочек плода. *1* - хорион, *2* - амнион, *3* - децидуальная (отпадающая) оболочка, *4* - полость амниона, заполненная околоплодными водами, *5* - пупочный канатик, *6* - материнская часть плаценты, 7 - детская часть плаценты.**

К концу зародышевого периода заканчивается закладка основных эмбриональных зачатков тканей и органов, и зародыш приобретает основные черты, характерные для человека.

К 9-й неделе развития (начало 3-го месяца) длина зародыша достигает 40 мм, а масса около 5 г.

С начала 3-го месяца беременности человеческий зародыш называют плодом.

На 12-й неделе беременности у плода сформированы все основные органы, и остальное время занимает рост.

Развитие организма - это сложный комплекс процессов, таких как деление клеток, их миграция, взаимодействие, генная регуляция и дифференцировка (рис. 113, 114, 115).

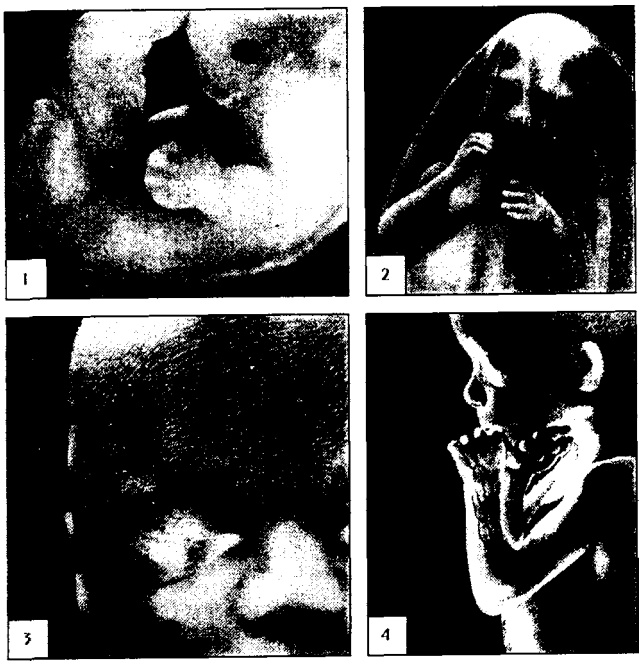


Рис. 113. **Развитие зародыша человека: *1* - 5-недельный, *2* - 4-месячный за-родыш, 3 - лицо 4-месячного зародыша, *4* - 5-месячный зародыш.**

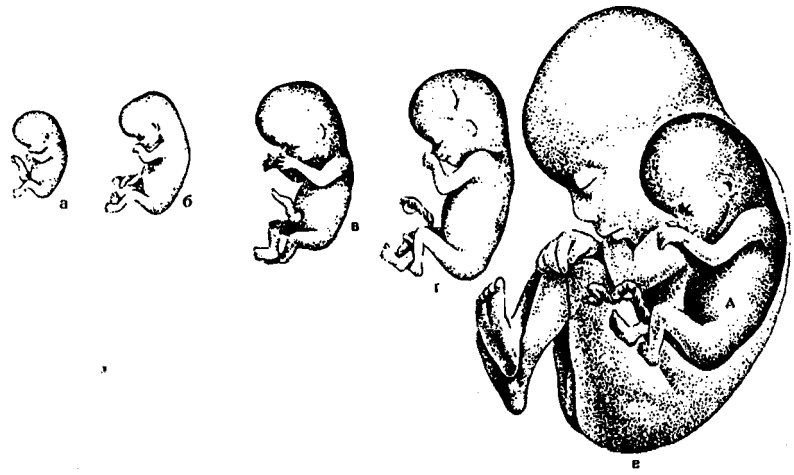


Рис. 114. **Плод человека: *а* - 8 недель, *б* - 9 недель, *в* - 10 недель, *г* - 11 недель, *д* - 12 недель, *е* - 16 недель.**

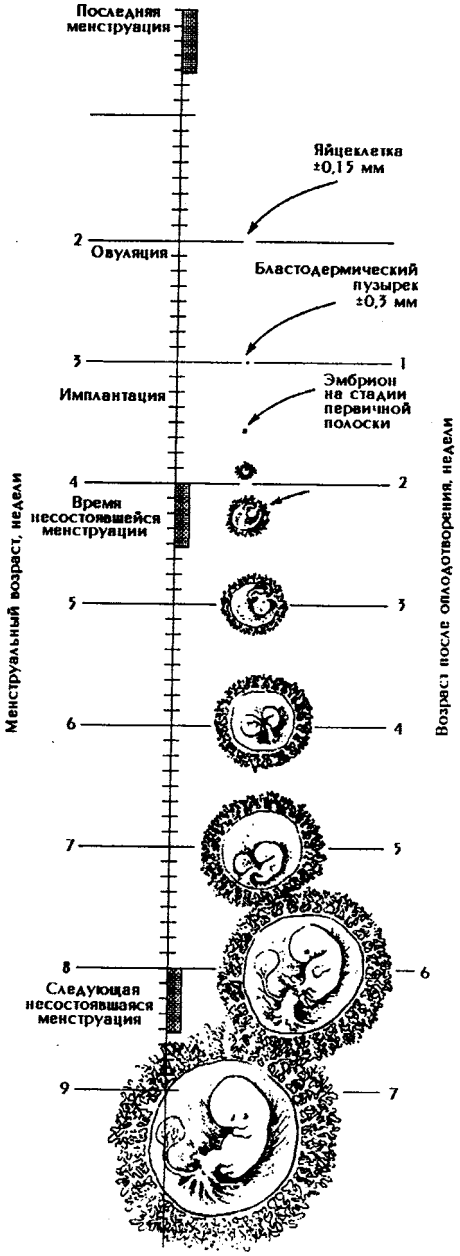


Рис. 115. **Истинные размеры эмбрионов человека в зависимости от сроков развития.**

На всех стадиях онтогенеза организм представляет собой единую целостную систему, все части которой находятся во взаимозависимости. В процессе эмбриогенеза одни части зародыша влияют на характер развития других. Части зародыша, направляющие развитие связанных с ними структур, называют индукторами, а процесс влияния одних частей зародыша на характер развития других - эмбриональной индукцией. Большое влияние на развитие зародыша оказывает среда, в которой формируется организм.

4.2.1.3.1. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ХОД ЭМБРИОГЕНЕЗА

Любое воздействие, нарушающее нормальный ход эмбриогенеза, может вызвать пороки развития зародыша. Примерно половина всего числа зародышей не

доживает до рождения. У большинства обнаруживаются аномалии на очень ранних стадиях, и такие зародыши не могут имплантироваться в стенку матки. Другие имплантируются, но не могут укрепиться в стенке матки настолько, чтобы беременность была успешной. Почти 90% эмбрионов, абортированных до месячного возраста, были аномальными. Развитие многих зародышей человека нарушается рано. Примерно 5% всех родившихся детей имеют явные уродства. Одни из них не опасны для жизни, другие представляют собой тяжелые отклонения от нормы.

Наука о врожденных аномалиях называется тератологией. Агенты, которые вызывают аномалии, называются тератогенами.

Тератогены действуют в течение определенных критических периодов. Для любого органа наиболее критическим периодом является время его роста и образования специфических структур. Разные органы имеют различные критические периоды. Сердце формируется между 3-й и 4-й неделями. Мозг и скелет чувствительны к вредным воздействиям постоянно, начиная с 3-й недели после зачатия до конца беременности.

Существует очень много тератогенов. Одни факторы вызывают генные мутации. Ионизирующая радиация, лекарственные препараты приводят к разрыву хромосом и изменению структуры ДНК. Врожденные уродства, такие как ахондропластическая карликовость (вызываемая аутосомным доминантным геном, отвечающим за развитие укороченных конечностей при нормальном туловище), это пример генной мутации, наследуемой по законам Менделя. Другие врожденные заболевания обусловлены наличием лишних хромосом. Например, синдром Клайнфельтера (наличие лишней Х - хромосомы у мужчин, приводящей к недоразвитию семенников, стерильности и небольшой задержке умственного развития).

К тератогенам можно отнести некоторые вирусы. У женщин, перенесших краснуху в первой трети беременности, в каждом из шести случаев рождались дети с катарактой, пороками сердца и глухотой. Чем раньше вирус краснухи поражает беременную женщину, тем больше риск, что пострадает зародыш.

Тератогенным действием обладают простейшие из класса Споровиков - *токсоплазма гонди.* Если мать больна токсоплазмозом, то через плаценту токсоплазмы могут проникнуть в зародыш и вызвать поражения мозга и глаз. Многие лекарства способны вызывать уродства. Например, хинин может вызывать глухоту. Очень слабый транквилизатор талидомид широко применялся в 60-х годах. Он способен вызывать уродства, при которых длинные кости конечностей либо отсутствуют, либо резко деформированы, в результате чего образовывались конечности, напоминающие плавники тюленя. У женщин, принимавших талидомид, родилось свыше 7000 уродливых детей (рис. 116, 117). Талидомид способствовал развитию пороков сердца, отсутствию ушных раковин, появлению деформированного кишечника.

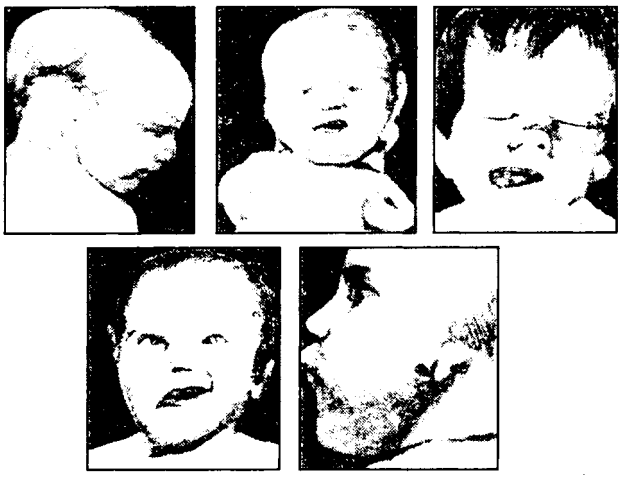


Рис. 116. **Талидомидный синдром. Нарушения развития наружного уха и поражение некоторых черепно-мозговых нервов (Видеманн, 1964).**

Рис. 117. **Уродство как следствие влияния экзогенного фактора на беременную мать (употребление талидомида).**

Было установлено, что талидомид проявляет тератогенный эффект в период от 20 до 36 суток после зачатия. При применении между 34-ми и 38-ми сутками он не индуцирует развитие дефектных конечностей, но может приводить к редукции или отсутствию компонентов уха. Аномалии верхних конечностей наблюдались при более раннем приеме талидомида, чем аномалии нижних, поскольку в процессе развития руки формируются несколько раньше ног.

Большой вред на развивающийся эмбрион оказывает алкоголь и курение. При употреблении алкоголя в количестве, большем 50-85 г в сутки, у детей наблюдается отставание в физическом и умственном развитии. У женщин - злостных курильщиц (20 и более сигарет в день) часто рождаются дети с меньшей массой, чем у некурящих. Курение значительно понижает количество и подвижность сперматозоидов в семенниках у мужчин, которые выкуривают по меньшей мере 4 сигареты в день.

Многие искусственно созданные вещества, применяемые в хозяйстве человеком, также обладают тератогенным действием.

Например, пестициды и органические вещества, содержащие ртуть, вызывают нарушения неврологического характера и аномалии в поведении у детей, матери которых во время беременности ели пищу, содержащую эти вещества.

В 1965 г. одна из японских фирм сбросила ртуть в озеро. Ртуть попала в рыбу, которой питались жители деревни Минамата, в том числе и беременные женщины. Родились дети слепые, с поражениями головного мозга. Эти врожденные уродства были названы болезнью Минамата.

Большое влияние на развивающийся эмбрион оказывает здоровье матери.

Одной из причин врожденных пороков можно считать гипоксию. Гипоксия в период органогенеза тормозит плацентацию, развитие зародыша и в ряде случаев приводит к развитию врожденных пороков и гибели плода.

Неполноценное питание матери, дефицит микроэлементов, например, цинка, приводит к развитию пороков ЦНС, гидроцефалии, микроанофтальмии, искривлению позвоночника, порокам сердца и др.

Эндокринные заболевания у беременной женщины нередко приводят к самопроизвольным абортам или нарушениям морфологической и функциональной дифференциации органов плода, определяющим высокую раннюю детскую смертность. Тератогенный эффект доказан для сахарного диабета.

Диабетическая эмбрионопатия проявляется комплексом врожденных пороков, из которых 37% приходится на пороки костно-мышечной системы, 24% - на пороки сердца и сосудов, 14% - на пороки ЦНС. Пороки развития детей при сахарном диабете матери наблюдаются не более чем в 6% случаев.

Зависимость состояния здоровья детей от возраста родителей известна. Например, врожденные пороки опорно-двигательной и дыхательной систем несколько чаще наблюдаются у юных матерей, чем у матерей 22-35 лет. У матерей в возрасте старше 35 лет увеличивается число детей с множественными пороками и пороками ЦНС.

Наиболее четкая зависимость возраста матери прослеживается в случае рождения детей с трисомиями по 13-й, 18-й, 21-й парам. В возрасте 35-39 лет 1 случай на 185, в возрасте 40-44 - 1 случай на 63, а в возрасте старше 45 лет - 1 случай на 24.

Установлено, что появление у плода расщелин губ, неба, ахондроплазии зависит от возраста отца (рис. 118).

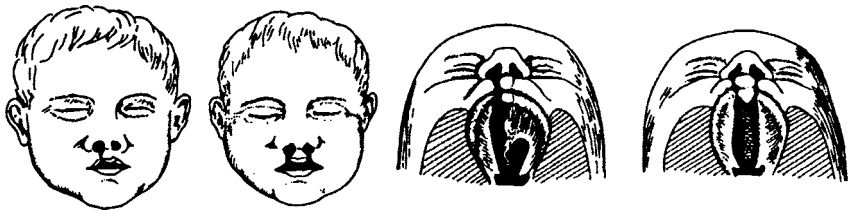


Рис. 118. **Случаи заячьей губы (слева) и волчьего неба (Пэттен, 1959).**

Таким образом, на всех этапах эмбрионального развития под влиянием различных факторов могут возникнуть отклонения от нормы, от незначительных до тяжелых пороков развития.

К числу сравнительно частых отклонений от нормы относится рождение близнецов.

Различают однояйцевых и разнояйцевых близнецов. Если полное раздвоение зародыша произошло на стадии двух бластомеров или на стадии гаструлы, то рождаются нормальные однояйцевые близнецы. Они родились из одной зиготы и имеют одинаковый генотип, пол и похожи друг на друга. Реже наблюдается расщепление зародыша не на две, а на большее число частей (полиэмбриония).

Разнояйцевые близнецы образуются в результате одновременного созревания двух или большего числа яйцеклеток и почти одновременного оплодотворения. Они могут быть разного пола и похожи друг на друга не больше, чем дети в одной семье.

Иногда рождаются сросшиеся близнецы (рис. 119). Их называют сиамскими по названию местности в Юго-Восточной Азии, где в 1811 г. родились два сросшихся брата. Они были соединены друг с другом в области груди и бедер (рис. 120). Известны и другие случаи сращения близнецов (одно туловище с двумя головами и одна голова с двумя туловищами). Иногда один из близнецов является лишь придатком другого (рис. 121, 122, 123).

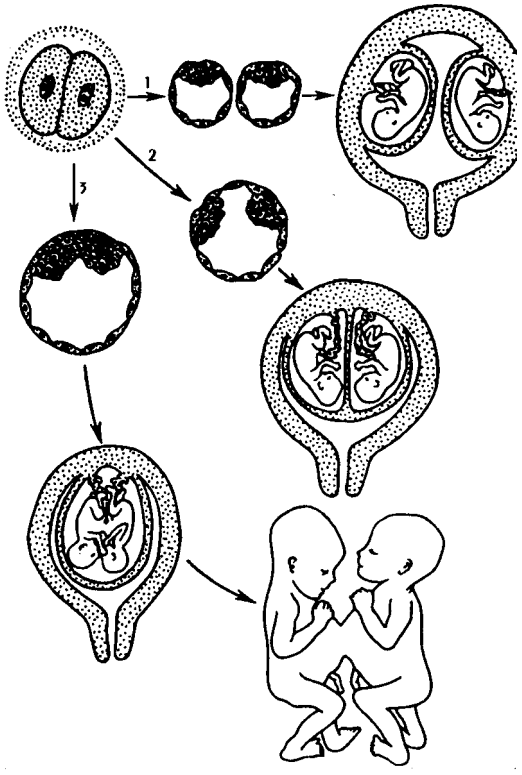


Рис. 119. **Образование сросшихся близнецов (Карлсон, 1983).**

Рис. 120**. Сиамские близнецы -Чанг и Энг Бункер.**

Рис. 121. **Сестры Блажек (Груздев, 1914).**

Рис. 122. **Ребенок с двумя головами и одним туловищем (Фридрих, 1985).**

Рис. 123. **Индус Лалоо (Груздев, 1914).**

Соединенные близнецы всегда однояйцевые. Образование их может происходить путем неполного раздвоения зародыша и путем срастания двух и более однояйцевых близнецов на ранних стадиях развития (рис. 124, 125, 126, 127, 128).

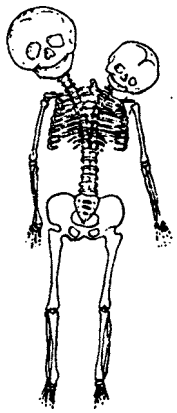


Рис. 124. **Скелет близнецов, сросшихся нижней половиной туловища (Ранке, 1903).**

Рис. 125. **Вид спереди и сзади близнецов, сросшихся в области головы и груди (Груздев, 1914).**

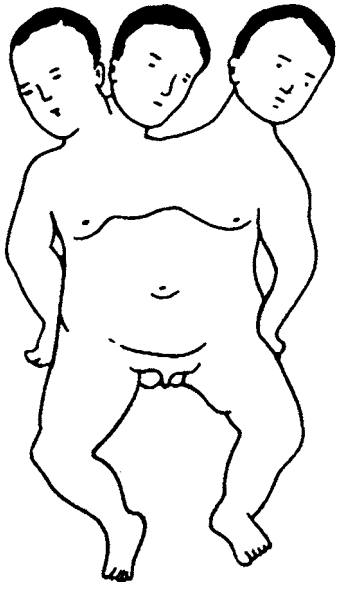


Рис. 126. **Трехголовый ребенок (Коршельт, 1914).**

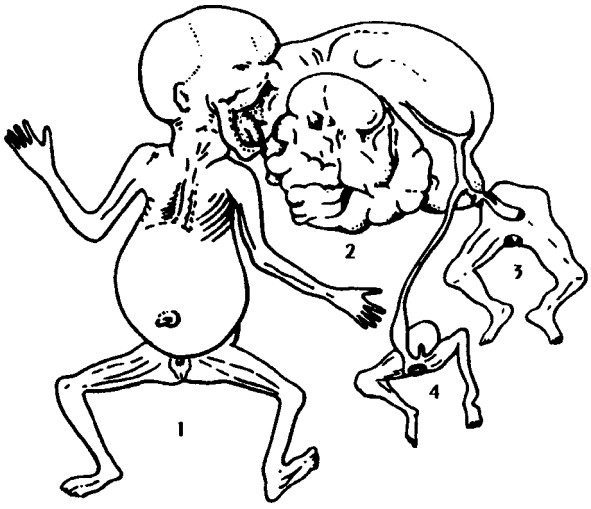


Рис. 127. **Сросшаяся четверня (Швальбе, 1906-1909).**

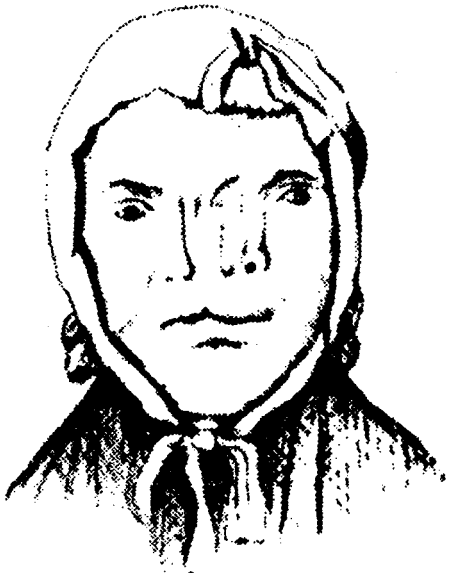


Рис. 128. **Женщина 53 лет с двумя носами и рудиментарным третьим глазом посередине лица (Канаев, 1959).**

Если происходит слияние одноименных зачатков, возникает срастание пальцев - синдактилия. При слиянии зачатков нижних конечностей рождаются сиреновидные уроды. Если сливаются зачатки глаз - то "циклопы" (одноглазые).

К аномалиям развития у человека можно отнести атавизмы, т.е. проявление признаков далеких животных предков - чрезмерное оволосение, сохранение удлиненного копчика (хвоста) и т.д.

Расщепление отдельных эмбриональных зачатков приводит к появлению дополнительных элементов в органах - увеличению числа пальцев (полидактилия) (рис. 129).

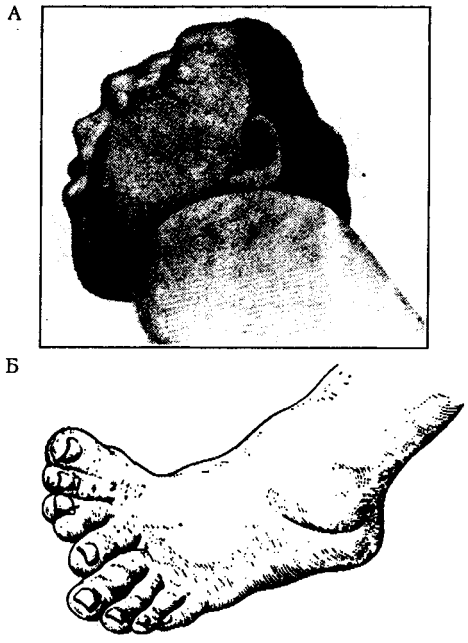


Рис. 129. **Аномалии развития человека. *А* - анэнцефалия (отсутствие головного мозга), *Б* - полидактилия (многопалость).**

Изучение эмбрионального и постэмбрионального развития животных дало возможность ученым найти общие черты в этих процессах. Карл Бэр сформулировал закон сходства зародышей. Эмбрионы имеют общее сходство в пределах типа, начиная с самых ранних стадий развития. Э.Геккель и Ф.Мюллер открыли биогенетический закон, согласно которому "онтогенез каждой особи есть краткое повторение филогенеза вида, к которому относится данный организм".

4.2.1.4. ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ

После окончания эмбрионального периода начинается постэмбриональный.

При внутриутробном онтогенезе он начинается с рождения, при неличиночном - с выходом из зародышевых оболочек, при личиночном -- с выходом из яйцевых оболочек.

Постэмбриональный онтогенез можно разделить на следующие периоды:

1) ювенильный (до полового созревания);

2) зрелый (взрослое половозрелое состояние);

3) период старости, заканчивающийся естественной смертью.

4.2.1.4.1. ЮВЕНИЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Ювенильный период зависит от типа онтогенеза. Развитие может быть прямым и непрямым (с метаморфозом).

Метаморфоз, характерный для личиночного онтогенеза, бывает полным и неполным.

При полном метаморфозе у насекомых из яйца выходит личинка, отличающаяся от взрослой особи наличием специальных органов. Она питается, растет, линяет и превращается в куколку (у большинства - неподвижная стадия). Органы личинки растворяются, сохраняется только нервная система, зачатки половых желез и имагинальные диски, за счет которых формируются органы взрослого насекомого. Из куколки образуется взрослая особь. Полный метаморфоз характерен для жуков, мух, комаров, блох и др.

При неполном метаморфозе из яйца насекомых выходит личинка, похожая на взрослую особь, но меньших размеров. Личинка растет, но хитинизированный покров препятствует увеличению размеров и объема. Происходят линьки. После нескольких линек личинка превращается во взрослую форму (имаго). Неполный метаморфоз характерен для кузнечиков, тараканов, вшей. Процесс линьки регулируется гормонами (рис. 130).

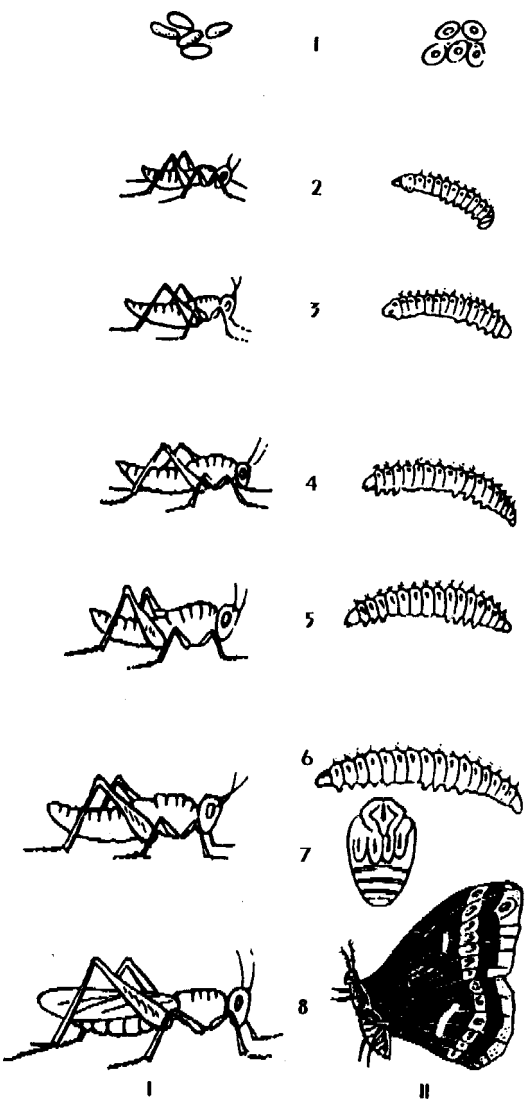


Рис. 130. **Развитие насекомых с неполным (I) и полным (II) превращением: 1 - яйца, 2, 3, 4, 5, 6 - личинки, 7 - куколка, 8 - взрослая форма.**

В процессе метаморфоза у лягушек перестраиваются все системы органов: появляются конечности, рассасываются жабры и хвост, укорачивается кишечник, изменяется строение всего черепа, жаберное дыхание заменяется легочным, появляется второй круг кровообращения. Эти процессы регулируются гормонами.

Личинки земноводных - головастики - обитатели воды: имеют приспособления для жизни в этих условиях. К этим приспособлениям можно отнести:

• присоску - специальный аппарат на нижней стороне головного конца, служащий для прикрепления к подводным предметам;

• более длинный, чем у лягушек, кишечник, что связано с растительноядностью головастика.

Головастик имеет рыбообразную форму с длинным хвостом, плавником, парусные жабры, один круг кровообращения и двухкамерное сердце (рис. 131).

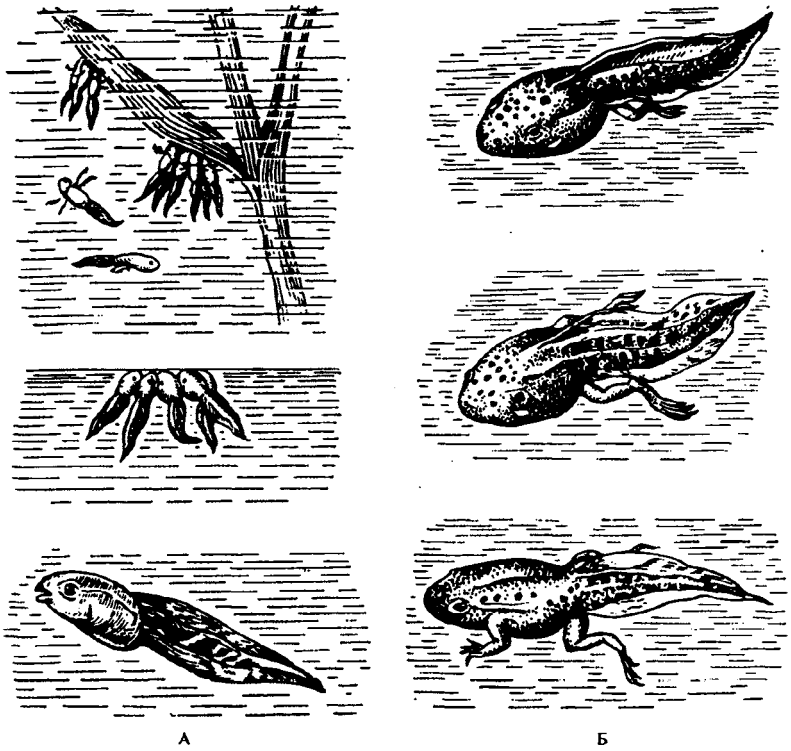


Рис. 131. **Последовательные стадии развития головастика лягушки.**

При неличиночном и внутриутробном онтогенезе развитие прямое, т.к. новорожденное животное похоже на взрослое, но меньших размеров и плохо развита половая система. Развитие связано с ростом, достижением половой зрелости.

4.2.1.4.2. РОСТ И РАЗВИТИЕ

Рост организма сопровождается увеличением клеток и накоплением массы тела. Различают определенный и неопределенный рост.

Неопределенный рост характерен для моллюсков, ракообразных, рыб, земноводных, рептилий и других животных, не прекращающих расти в течение всей жизни.

Определенный рост свойственен организмам, которые растут лишь ограниченное время жизни, например, насекомые, птицы и млекопитающие. У человека интенсивный рост прекращается в возрасте 13-15 лет, соответствующем периоду полового созревания.

Рост и развитие организма контролируется генетически, а также зависит от условий среды, в которой идет развитие.

Несмотря на изменения условий внешней среды, живые организмы сохраняют постоянство своего строения, функциональную активность. Свойство живых систем - поддерживать постоянство своей внутренней среды, а также основные черты присущей им организации, несмотря на непрерывную изменчивость окружающей среды, называется гомеостазом (от греч. *гомос* - равный, *стазис* - состояние).

Деятельность регуляторных систем обеспечивает согласованность биохимических реакций и такой их уровень, который наиболее полно соответствует условиям существования.

Рост регулируется обменом веществ. На рост и развитие оказывают большое влияние полноценное питание, наличие в пище витаминов, белков, жиров, углеводов, минеральных веществ.

Рост и развитие находятся под контролем нейрорегуляторных факторов. Важна роль гормонов, вырабатываемых гипофизом, щитовидной железой, эпифизом, надпочечниками, половыми железами.

Гипофиз состоит из передней, средней и задней долей. В передней доле вырабатываются соматотропный, гонадотропный, адренокортикотропный и тиреотропный гормоны. При избытке соматотропного гормона в период роста возникает гигантизм, при недостатке гормона в детском и подростковом возрасте - гипофизарная карликовость. Пропорции тела при этих нарушениях сохраняются (рис. 132). Если этот гормон выделяется в избытке после наступления половой зрелости, то наблюдается патологический рост костей кисти, стопы, лица, возникает акромегалия.

Рис. 132. **Взрослый гигант и карлик.**

Гонадотропный гормон необходим для полового созревания и нормального функционирования половых желез у взрослых организмов.

Тиреотропный гормон регулирует работу щитовидной железы.

Адренокортикотропный гормон оказывает влияние на деятельность надпочечников.

Гормон эпифиза тормозит преждевременное половое созревание.

В зрелом возрасте с гормонами эпифиза связана сезонная периодичность

активности половых желез и размножения у животных. Свет тормозит гормональную функцию эпифиза. Весной в связи с увеличением светового дня повышается активность передней доли гипофиза, что сказывается на усилении деятельности половых желез.

Гормоны щитовидной железы влияют на рост, развитие, обменные процессы, на метаморфоз насекомых и земноводных.

У ребенка при гипофункции щитовидной железы задерживается рост, окостенение скелета, наблюдается умственная отсталость, не наступает половое созревание - возникает заболевание - кретинизм (рис. 133).

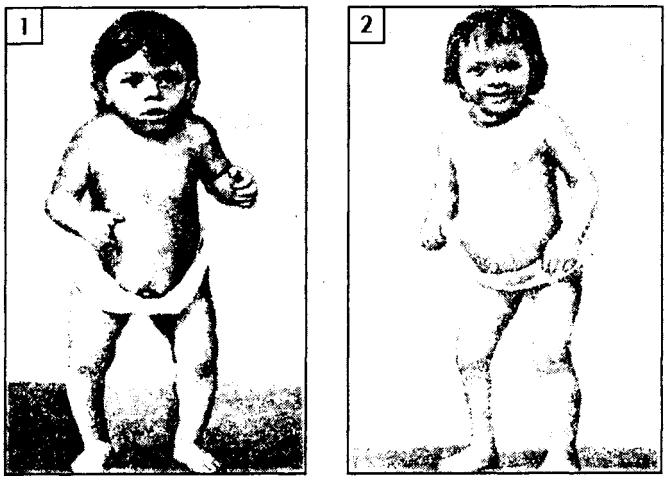


Рис. 133. **Ребенок с недостаточностью щитовидной железы. *1* - до лечения, *2* - после лечения.**

Гормоны надпочечников оказывают влияние на рост, обмен веществ, дифференциацию клеток. Кора надпочечников вырабатывает в небольшом количестве половые гормоны.

Ко времени полового созревания гипофиз начинает выделять гонадотропный гормон, стимулирующий рост семенников и яичников. Половые железы вырабатывают половые гормоны, обусловливающие развитие вторичных половых признаков. Вторичными половыми признаками называются внешние особенности, отличающие самцов от самок, мужчину от женщины.

4.2.1.4.3. ПЕРИОД ЗРЕЛОСТИ

После ювенильного периода наступает период зрелости (период взрослого половозрелого состояния). Он связан с возможностью к самовоспроизведению, размножению. Характеризуется наибольшей самостоятельной активностью в окружающей среде.

Когда организм достигает своих окончательных размеров, рост клеток не прекращается. Утрата или повреждение клеток и тканей в результате старения, заболевания, несчастных случаев или нападения других организмов, может стимулировать деление и дифференцировку клеток, что приводит к заживлению ран, восстановлению или замещению поврежденных или недостающих органов.

4.2.1.4.4. РЕНЕГЕРАЦИЯ

Во всех периодах онтогенеза организмы способны к восстановлению утраченных или поврежденных частей тела. Процессы, направленные на восстановление разрушенных биологических структур, называются регенерацией (рис. 134). Регенерация может быть физиологической и репаративной.

Рис. 134. **Регенерация морской звезды: *а* - образование целой звезды из оторванного луча, *б* - образование звезды на конце поврежденного луча.**

Физиологическая регенерация свойственна всем организмам. Она связана с восстановлением утраченных структур в процессе жизнедеятельности организма. Регенерация может осуществляться на клеточном, тканевом, органном уровнях. Например, у членистоногих физиологическая регенерация связана с линькой. У млекопитающих и человека систематически слущивается кожный эпителий, быстро происходит смена эритроцитов и др. тканей.

Репаративная регенерация - это восстановление части тела организма, отторгнутой насильственным путем.

Способность к регенерации выражена по-разному. Одни животные способны восстанавливать целостный организм из отдельных клеток.

Хорошо выражена репаративная регенерация у кишечнополостных (гидра), ресничных червей (планария).

Другие животные восстанавливают только нарушенные органы. Ракообразные способны восстанавливать утраченные конечности, антенны. Хвостатые амфибии и личинки бесхвостых восстанавливают конечности, хвост.

Некоторые животные могут восстанавливать внутренние органы. При этом восстанавливается не форма, а масса органа. Сначала заживляется рана, а затем происходит увеличение оставшейся части органа за счет размножения клеток. Например, так регенерирует печень.

Иногда регенерация сводится лишь к рубцеванию ран.

У человека может регенерировать эпителиальная, мышечная, соединительная, кожные ткани, периферические нервы. Чаще всего регенерация у

млекопитающих приводит к заживлению ран, что препятствует проникновению болезнетворных микробов в организм.

При повышении физиологической нагрузки иногда происходит увеличение органов и тканей. Возникает гипертрофия органов, например, гипертрофия желудочков сердца, или при удалении одной почки, вторая почка может увеличиться в размерах.

Процессы, происходящие при регенерации, регулируются нервной системой и гуморально. Знание процессов регенерации необходимо в хирургической практике.

4.2.1.4.5. ПЕРИОД СТАРОСТИ

Период старости - старение - представляет собой закономерную стадию индивидуального развития, свойственную всем живым организмам.

Наука о старости - геронтология (греч. *geron* - старец, *logos* -наука) выясняет основные биологические и социальные закономерности старения и дает рекомендации о продлении жизни.

Гериатрия (греч. *Iatros* - врач) - учение о нормализации физиологических процессов в старости и лечении заболеваний, появляющихся преимущественно в старческом возрасте.

Изменения, возникающие при старении, происходят на всех функционально-структурных уровнях - молекулярном, субклеточном, клеточном, тканевом, органном, организменном.

Старость наступает в пострепродуктивном периоде онтогенеза и характеризуется внешними и внутренними признаками.

В молодом организме активно идут обменные процессы, рост органов, синтез РНК, ДНК, АТФ, белков.

В старости уменьшается интенсивность синтетических процессов, синтез АТФ падает, уменьшается содержание воды в цитоплазме, изменяются свойства цитоплазмы, происходит снижение активности ферментов. Органы перестают расти и подвергаются обратному развитию. Снижаются функциональные способности всех систем. Снижается невосприимчивость к инфекционным болезням, падает способность к регенерации. Изменяется походка, осанка, появляется седина, облысение, кожа теряет эластичность, заметны морщины, снижается работоспособность, слабеет память.

Различают физиологическую (биологическую) и преждевременную старость.

Физиологическая старость связана с календарным возрастом. Различают хронологический и биологический (физиологический) возраст. По современной классификации людей, достигших 60-76 лет, называют пожилыми, 75-89 - старыми, а свыше 90 лет - долгожителями.

Точное определение биологического возраста сложно, потому что отдельные признаки старости появляются в разном хронологическом возрасте и характеризуются различной скоростью нарастания. Суммарный результат

многочисленных частных проявлений старения на уровне целостного организма связан со снижением жизнеспособности особи в связи с возрастом, уменьшением эффективности адаптационных механизмов.

Скорость нарастания и выраженность изменений в процессе старения находятся под генетическим контролем. Максимальная продолжительность жизни - видовой признак. Условия жизни влияют на процесс старения. Преждевременное старение связано с влиянием социальных факторов и болезнями.

Средняя продолжительность жизни человека - непостоянная величина и зависит не столько от биологических факторов, сколько от социальных.

Средняя продолжительность жизни населения Земли обусловлена многими факторами: инфекционными болезнями, детской смертностью, войнами, экономическими катастрофами и др.

У людей, как правило, жизнь обрывается преждевременно в результате болезней, несчастных случаев и других причин.

Естественная продолжительность человеческой жизни может достигать 120-150 лет. В увеличении продолжительности жизни большая роль принадлежит профилактической медицине.

4.2.1.4.5.1. ТЕОРИИ СТАРЕНИЯ

Для выяснения причин наступления физиологической старости создано много теорий. Одна из них - эндокринная теория.

В конце прошлого века французский физиолог Ш.Броун - Секар (1818-1894) развил учение о том, что в процессе старения важную роль играют половые железы. Он пришел к выводу на основании опытов, показывавших, что жизненный тонус стареющих организмов повышается после инъекции вытяжек из семенников.

Сторонники эндокринной теории в 20-х годах XX века проводили операции по "омоложению". С.А.Воронцов пересаживал семенники от молодых животных старым, человеку он пересаживал семенники обезьяны. Эти операции временно стимулировали жизнедеятельность организма, и создавалось впечатление омоложения, однако старческие признаки появлялись вновь. Старость - процесс необратимый, а половые гормоны, стимулируя жизнедеятельность постаревшего организма, нарушали его физиологические функции, заставляли выполнять непосильную нагрузку, что ухудшало условия существования организма и ускоряло наступление смерти.

Согласно микробиологической теории И.И.Мечникова старость можно классифицировать на физиологическую и патологическую. И.И.Мечников сделал вывод, что старость у людей обычно наступает преждевременно, т.е. является патологической.

Он считал, что в организме под влиянием интоксикации прежде всего страдают нервные клетки. Главным источником интоксикации он считал толстый кишечник, в котором развиваются гнилостные процессы. Для прекращения

гнилостных процессов в кишечнике он рекомендовал употреблять в пищу кислое молоко, которое создавало бы неблагоприятную среду для гнилостных бактерий и они заменялись бы полезной для организма бактериальной флорой кишечника.

Теория старения И.И.Мечникова не рассматривала сущности явления старения, а выясняла лишь причины.

В 30-е годы широкое распространение получила теория о роли ЦНС И.П.Павлова. И.П.Павлов также выяснял причины старения и уделял большое внимание роли центральной нервной системы в этом процессе. Нервные потрясения и продолжительное нервное перенапряжение вызывают преждевременное старение. Состояние нервной системы имеет значение в профилактике преждевременной старости.

Он создал учение об охранительном торможении - нормальном физиологическом механизме. Это учение имеет непосредственное отношение к проблеме старения и долголетия.

Современные представления о механизмах старения связаны с накоплением мутационных генов, приводящих к синтезу дефектных белков. Изменения на молекулярном уровне приводят к функциональным нарушениям на более высоком уровне.

Согласно программным гипотезам, старение определено генетически. Эти гипотезы основываются на том, что в организме функционируют своеобразные "часы", в соответствии с которыми осуществляются возрастные изменения, механизм которых не ясен.

Хотя единой теории старения еще не создано, причина старения связана с возрастными изменениями в течение всей жизни на всех уровнях организации.

Биологический смысл старения в том, что оно делает неизбежной смерть. Без смерти не было бы смены поколений - одной из главных предпосылок эволюционного процесса.

Смерть - завершающий этап онтогенеза. У человека различают смерть клиническую и биологическую.

Клиническая смерть выражается в потере сознания, прекращении сердцебиения, дыхания. Но большинство клеток и органов остаются еще живыми. Клиническая смерть обратима, если она длится не более 6-7 минут. После этого начинаются необратимые процессы в коре головного мозга.

Биологическая смерть характеризуется тем, что она необратима и связана с прекращением самообновления, гибелью клеток. Первой погибает кора головного мозга, затем эпителий кишечника, легких, печени, клетки сердечной мышцы и т.д. Биологическая смерть - длительный процесс. Возможно изъятие органов для поддержания их жизнедеятельности вне организма.

4.3.3. ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ГЕНЕТИКИ

Наследственные свойства организма передаются в процессе размножения.

При половом размножении это происходит через половые клетки (яйцеклетки и сперматозоиды), при бесполом - через соматические клетки.

Материальными носителями генетической информации являются гены.

Ген - единица наследственности, определяющая развитие какого-либо признака организма. Гены находятся в определенных хромосомах и занимают определенное место.

Ген имеет ряд свойств:

• дискретность действия, т.е. развитие различных признаков контролируется разными генами, находящимися в различных локусах хромосом;

• стабильность (постоянство) - передача наследственной информации в неизменяющемся виде, при отсутствии мутаций;

• лабильность (неустойчивость) генов, связана с их способностью к мутациям;

• специфичность - каждый ген обусловливает развитие определенного признака или признаков;

• плейотропия - один ген может отвечать за несколько признаков;

• экспрессивность - степень выраженности признака;

• пенетрантность - частота проявления гена среди его носителей. Ген представляет собой участок молекулы ДНК, на котором закодирована информация о синтезе определенного белка.

Ген (участок молекулы ДНК) -> и-РНК -> синтез белка (фермента) ->

-> биохимическая реакция -> признак

↑

условия среды

Признак - любая особенность, которая передается от родителей детям.

Признаки организма формируются под действием генов. Это происходит в результате ряда биохимических реакций, протекающих в определенных условиях среды, обусловливающих характер обмена веществ и развитие определенных признаков.

Между большинством наблюдаемых признаков развивающегося человеческого организма и отдельными генами имеется сложная связь. Один ген, определяющий какой-то этап развития ткани или органа может влиять не на один, а на несколько признаков, проявляя плейотропное действие. Большинство признаков зависит от функции многих генов, т.е. наследуются полигенно.

Изменения, происходящие в одном гене, могут повлиять на данный признак.

Совокупность всех признаков организма называют генотипом.

Система взаимодействующих генов образует генотип особи. На реализацию генотипа оказывают влияние условия внешней среды.

Диапазон изменений, в пределах которого один и тот же генотип способен

дать различные фенотипы под влиянием условий среды, называют нормой реакции.

Признаки могут иметь узкую норму реакции (окраска глаз, группы крови). Они определены наследственными факторами, генотипом и не изменяются в течение жизни независимо от условий среды.

Признаки организма, имеющие широкую норму реакции, называют количественными (масса тела, пигментация кожи). Эти признаки могут изменяться в широких пределах, определенных генотипом. Большое влияние на проявление признаков оказывают также условия внешней среды.

Есть признаки:

• морфологические (цвет глаз, волос, форма носа и др.);

• физиологические (группы крови);

• биохимические (ферментные системы организма).

Признаки, наследуемые потомками, могут быть и патологическими. Среди патологических признаков есть морфологические, физиологические и биохимические. Проявление различных патологий у потомков зависит от типа наследования и от условий среды, в которых реализуется генетическая информация. К патологиям можно отнести аномалии развития, например, полидактилию (многопалость), ахондроплазию (низкий рост, укорочение верхних и нижних конечностей) и др. Если аномалии развития наследуются по законам генетики, то их проявление прослеживается в определенных семьях на протяжении ряда поколений. Но иногда сходные аномалии могут возникнуть в результате действия вредных факторов среды на плод в критические периоды развития того или иного органа. Такие копии наследственных пороков называют фенокопиями. Фенокопии не наследуются. Например, катаракта может быть генетически обусловлена или возникнуть вследствие нарушения эмбрионального развития (фенокопия).

Некоторые наследственные заболевания обнаруживаются при рождении ребенка. Например, гемофилия (кровоточивость), врожденная глухота, наследственные энзимопатии и др.

Существует большая группа наследственных заболеваний, признаки которых проявляются не при рождении ребенка, а в более зрелом возрасте. Например, атеросклероз, сахарный диабет, гипертоническая болезнь, ишемическая болезнь сердца, подагра и др. Возникновение этих заболеваний связано с наследственным предрасположением к ним. Предрасположение проявляется в изменении нормы реакции организма на действие факторов внешней среды. Например, у людей с наследственным предрасположением к диабету изменена норма реакции на сахар и крахмал. Эти вещества вызывают тяжелые нарушения углеводного обмена.

На проявление этих признаков оказывают большое влияние факторы внешней среды.

Закономерности наследования признаков установил Грегор Мендель (1865). Свои опыты по скрещиванию он проводил на горохе. Горох - самоопыляемое

растение. В эксперименте были использованы чистые линии гороха, не дающие расщепления по изучаемым признакам, имеющие максимально однородную наследственность.

Скрещивание двух организмов называют гибридизацией. Потомство от скрещивания двух особей с различной наследственностью называют гибридным, а отдельную особь - гибридом (от лат. *hibrida* - помесь).

Каждая соматическая клетка организма имеет диплоидный набор хромосом (2n) (рис. 136). Все хромосомы парны. Гены, влияющие на различное проявление одного и того же признака (желтые и зеленые семена) и расположенные в одинаковых локусах парных (гомологичных) хромосом, называют аллельными. Аллельные гены отвечают за развитие альтернативных (взаимоисключающих) признаков (желтый и зеленый цвет горошин).

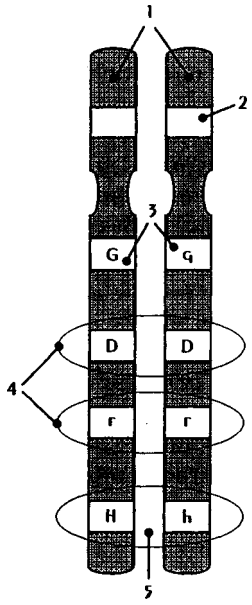


Рис. 136. В хромосомах находятся гены (участки ДНК, которые содержат информацию для создания специфического белка, необходимого для передачи наследственных признаков).

1. П а р а г о м о л о г и ч н ы х х р о м о с о м - это хромосомы, имеющие одинаковую длину, центромеры которых расположены в одинаковых позициях и которые переносят одни и те же гены. Одна из них *отцовская,* а другая *материнская.*

2. Л о к у с - местоположение конкретного гена в хромосоме. Оно постоянно, может меняться только в случае мутации типа *(транслокации* или *инверсии).*

***3.* А л л е л и (а л л е л о м о р ф ы) - альтернативные формы одного и того же гена. Хромосома может содержать только один аллель какого-либо гена. Некоторые гены могут иметь *множественные аллели,* например, гены, которые определяют группу крови человека.**

***4.* Г о м о з и г о т н о е с о с т о я н и е означает, что одни и те же аллели присутствуют в обеих хромосомах. Для многих генов один аллель является *доминантным* (проявляет большую *экспрессивность),* а другой *рецессивным.* Принято доминантные аллели обозначать прописными буквами (например, D*),* а рецессивные -строчными буквами (например, r). На рисунке представлены DD - *гомозиготное доминантное* состояние и rr - *гомозиготное рецессивное* состояние.**

5. Г е т е р о з и г о т н о е с о с т о я н и е - существование двух альтернативных аллелей одного и того же гена в двух хромосомах гомологичной пары. Когда один из аллелей доминирует над другим, только доминантная форма будет выражена в *фенотипе* (совокупность признаков индивидуума). *Два генотипа HH* и *Hh* будут давать один и тот же фенотип.

Скрещивание двух организмов, отличающихся по одной паре альтернативных признаков называют моногибридным, по двум - дигибридным, по многим парам - полигибридным.

При написании схемы скрещивания в генетике принято обозначать родительское поколение буквой Р (от лат. *parents* - родители). Знаком Х - обозначают скрещивание. Записывая схему, на первое место принято ставить женский пол, обозначая символом Е (зеркало Венеры), на второе - мужской пол G (щит и копье Марса).

Гаплоидные гаметы, в отличие от диплоидных организмов, обводят кружком.

В результате скрещивания получаются гибриды первого поколения (от лат. *fili* - потомство) с признаками одного из родителей. Признак, проявившийся в первом поколении, называют доминантным (от лат. *domine* - господин) -- пример - желтый горох. Признак, не проявившийся в первом поколении, называют рецессивным (от лат. *recessivus* - отступление) - пример - зеленый горох.

Гены доминантного признака (желтый горох) обозначают заглавной буквой - А.

Гены рецессивного признака (зеленый цвет горошин) обозначают строчной буквой - а.

В зиготе всегда есть две гомологичные хромосомы с двумя аллельными генами, и генотипическую формулу по любому признаку необходимо записывать двумя буквами: АА, Аа, аа.

Гены, относящиеся к аллельной паре, обозначают одними или теми же буквами: АА, аа, или Аа.

Если пара аллелей представлена двумя доминантными (АА) или двумя рецессивными (аа) генами, такой организм называют гомозиготным (от греч. *gomo* - равный, *zygota* - оплодотворенная яйцеклетка).

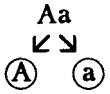
Если в одной и той же аллели один ген доминантный, а другой - рецессивный, то такой организм называют гетерозиготным (от греч. *getero* - разный) - Аа.

Рецессивный ген проявляет себя только в гомозиготном состоянии - аа (зеленый горох), а доминантный ген может проявлять свое действие как в гомозиготном - АА (желтый горох), так и в гетерозиготном состоянии - Аа (желтый горох).

При образовании гамет в результате мейоза, гомологичные хромосомы (и находящиеся в них аллельные гены) расходятся в разные гаметы. Гомозиготный (АА или аа) организм имеет два одинаковых аллельных гена, и все гаметы несут этот ген. Гомозиготные особи дают один тип гамет:

$$AA \rightarrow (A);\ aa \rightarrow (a)$$

Гетерозиготный организм имеет гены А и а и образует равное число гамет с доминантными и рецессивными генами. Гетерозиготная особь дает два типа гамет:



4.3.4. ЗАКОНОМЕРНОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ

4.3.4.1. ПЕРВЫЙ И ВТОРОЙ ЗАКОНЫ МЕНДЕЛЯ

В своих опытах по скрещиванию Мендель применял гибридологический метод. Используя этот метод, он изучал наследование по отдельным признакам, а не по всему комплексу, проводил точный количественный учет наследования каждого признака в ряду поколений, изучал характер потомства каждого гибрида в отдельности.

Первый закон Менделя - закон единообразия гибридов первого поколения.

При скрещивании гомозиготных особей, отличающихся по одной паре альтернативных (взаимоисключающих) признаков, все потомство в первом поколении единообразно как по фенотипу, так и по генотипу.

Мендель проводил моногибридное скрещивание чистых линий гороха, отличающихся по одной паре альтернативных признаков, например, по цвету горошин (желтые и зеленые).

В качестве материнского растения использовали горох с желтыми семенами (доминантный признак), а отцовского - горох с зелеными семенами (рецессивный признак).

В результате мейоза каждое растение давало один сорт гамет. При мейозе из каждой гомологичной пары хромосом в гаметы отходило по одной хромосоме с одним из аллельных генов (А или а).

В результате оплодотворения парность гомологичных хромосом восстановилась и образовались гибриды. Все растения имели семена только желтого цвета (по фенотипу) и были гетерозиготными по генотипу.

	желтый горох		зеленый горох
P	♀ AA	X	♂ aa
гаметы	(A)		(a)
F_1		Aa	
		желтый горох	

Гибрид 1-го поколения Аа имел один ген - А от одного родителя, а второй ген - а от другого родителя и проявлял доминантный признак, скрывая рецессивный.

По генотипу весь горох гетерозиготен.

Первое поколение единообразно и проявило признак одного из родителей.

Для записи скрещиваний применяют специальную таблицу, предложенную английским генетиком Пеннетом и называемую решеткой Пеннета. По горизонтали выписывают гаметы отцовской особи, по вертикали - материнской. В местах пересечений - вероятные генотипы потомков. В таблице число клеток зависит от числа типов гамет, образуемых скрещиваемыми особями.

♀	♂	
	a	a
A	Aa	Aa
A	Aa	Aa

Решеткой Пеннета удобно пользоваться при ди- и полигибридном скрещивании.

Далее Мендель скрестил гибриды между собой. Второй закон Менделя - закон расщепления гибридов. При скрещивании гибридов 1-го поколения между собой во втором поколении появляются особи как с доминантными, так и с рецессивными признаками, и происходит расщепление по генотипу в соотношении 3:1 и 1:2:1 по генотипу.

В результате скрещивания гибридов между собой получились особи, как с доминантными признаками, так и с рецессивными. Такое расщепление возможно при полном доминировании.

	желтый горох			желтый горох
P	♀ AA	×		♂ Aa
гаметы	Ⓐ Ⓐ			Ⓐ Ⓐ
F_1	AA	Aa	Aa	aa
	желтый	желтый	желтый	зеленый
фенотип		3	:	1
генотип	1	: 2 :		1
	доминантный гомозиготный	гетерозиготный		рецессивный гомозиготный

4.3.4.2. ГИПОТЕЗА "ЧИСТОТЫ" ГАМЕТ

Закон расщепления можно объяснить гипотезой "чистоты" гамет. Явление несмешивания аллелей, альтернативных признаков в гаметах гетерозиготного организма (гибрида) Мендель назвал гипотезой "чистоты" гамет (рис. 137).

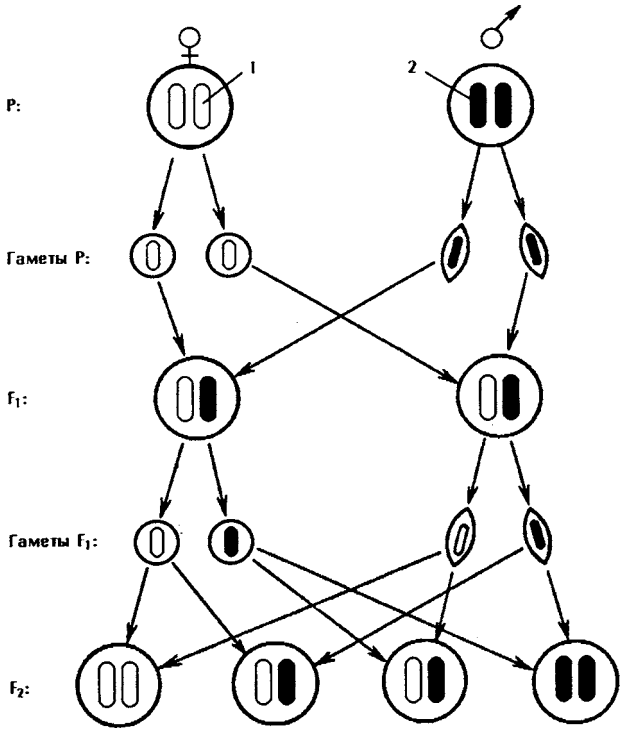


Рис. 137. **Цитологические остовы моногибридного скрещивания. Гаметы любого поколения несут либо "светлую", либо "темную" хромосому и соответственно только один из двух аллельных генов (гипотеза "чистоты" гамет). / - хромосомы, несущие ген доминантного**

признака, 2 - хромосомы, несущие ген рецессивного признака.

За каждый признак отвечает два аллельных гена. При образовании гибридов (гетерозиготных особей) аллельные гены не смешиваются, а остаются в неизменном виде. Гибриды - Аа - в результате мейоза образуют два типа гамет. В каждую гамету идет одна из пары гомологичных хромосом с доминантным аллельным геном А или с рецессивным аллельным геном а. Гаметы чисты от другого аллельного гена.

При оплодотворении мужские и женские гаметы, несущие доминантные и рецессивные аллели, свободно комбинируются. При этом восстанавливается гомологичность хромосом и аллельность генов. В результате взаимодействия генов и оплодотворения проявился рецессивный признак (зеленый цвет горошин), ген которого в гибридном организме не выявлял своего действия.

P	♀ Aa	×		♂ Aa
гаметы	Ⓐ ⓐ			Ⓐ ⓐ
F_1	AA	Aa	Aa	aa

Признаки, наследование которых происходит согласно закономерностям, установленым Менделем, называются менделирующими. Простые менделирующие признаки дискретны и контролируются моногенно - т.е. одним геном. У человека большое количество признаков наследуется по законам Менделя (табл. 7, 8).

Таблица 7

Доминантные и рецессивные признаки человека

Признаки	Доминантные	Рецессивные
Глаза	Большие	Маленькие
Цвет глаз	Карие	Голубые
Разрез глаз	Прямой	Косой
Тип глаз	Монголоидный	Европеоидный
Острота зрения	Близорукость	Нормальное
Верхнее веко	Нависающее (эпикант)	Нормальное
Ямочки на щеках	Есть	Нет
Уши	Широкие	Узкие
Подбородок	Длинный	Короткий
	Прямой	Отступающий назад
	Широкий	Узкий и острый
Выступающие зубы и челюсти	Имеются	Отсутствуют
Щель между резцами	Есть	Нет
Волосы	С мелкими завитками	Вьющиеся, волнистые
	Жесткие, прямые, "ежик"	Прямые, мягкие
	Вьющиеся	Волнистые или прямые
Поседение волос	В возрасте 25 лет	После 40 лет
Облысение	У мужчин	У женщин
Белая прядь волос над лбом	Имеется	Отсутствует
Рост волос по средней линии лба	Есть	Нет
Мохнатые брови	Есть	Нет
Нижняя губа	Толстая и отвисающая	Нормальная
Способность загибать язык назад	Есть	Нет

Способность свертывать язык трубочкой	Есть	Нет
Зубы при рождении	Имеются	Отсутствуют
Кожа	Толстая	Тонкая
Цвет кожи	Смуглый	Белый
Веснушки	Есть	Нет
Кисть	С 6 или 7 пальцами	С 5 пальцами
Преобладающая рука	Правая	Левая
Узоры на коже пальцев	Эллиптические	Циркулярные
Антигены системы АВО	А, В	0
Голос (у женщин)	Сопрано	Альт
Голос (у мужчин)	Бас	Тенор
Абсолютный музыкальный слух	Имеется	Отсутствует
Наследственная глухота	Отсутствует	Имеется

Таблица 8

Наследование некоторых не сцепленных с полом признаков и болезней человека

Признак	Доминантный	Рецессивный
Волосы	Темные Нерыжие Вьющиеся	Светлые Рыжие Прямые
Оволосение тела	Сильное	Слабое
Пигментация кожи и глаз	Нормальная	Альбинизм
Цвет глаз	Темные	Светлые
Величина глаз	Большие	Маленькие
Ресницы	Длинные	Короткие
Зрение	Близорукость	Нормальное
	Дальнозоркость	Нормальное
	Расстройство сумеречного зрения -гемералопия	Нормальное
	Астигматизм	Нормальное состояние
	Косоглазие	Нормальное состояние
	Глаукома	Нормальное состояние
	Катаракта	Нормальное состояние
	Врожденное смещение хрусталика	Нормальное состояние
Ушные мочки	Свободные	Приросшие
Слух и речь	Нормальные	Глухонемота
Губы	Толстые	Тонкие
Ноздри	Широкие	Узкие
Форма носа	"Римский"	Прямой
Рост	Низкий	Высокий
	Ахондропластическая карликовость	Нормальный рост
Число пальцев	Многопалость	Нормальное число
	Сращение некоторых пальцев	Нормальное состояние
Группы крови	II, III, IV	I
Резус-фактор	Положительный	Отрицательный
Свертывание крови	Нормальное	Ненормальное - афибриногенемия
Строение молекулы гемоглобина	Нормальное	Нарушение -

		серповидноклеточная анемия
Деятельность островковой ткани поджелудочной железы	Нормальное	Нарушение - сахарный диабет
Деятельность гипофиза	Нормальное	Нарушение - несахарный диабет
Деятельность печени	Нормальное	Нарушение - галактоземия
Деятельность нервной системы	Мигрень (головные боли)	Нормальное состояние

К доминантным признакам можно отнести карий цвет глаз, брадидактилию (короткие пальцы), полидактилию (многопалость, 6-7 пальцев), близорукость, способность синтезировать меланин. По законам Менделя по доминантному типу наследуются группа крови и резус-фактор, способность свертывать язык в трубочку (рис. 138).

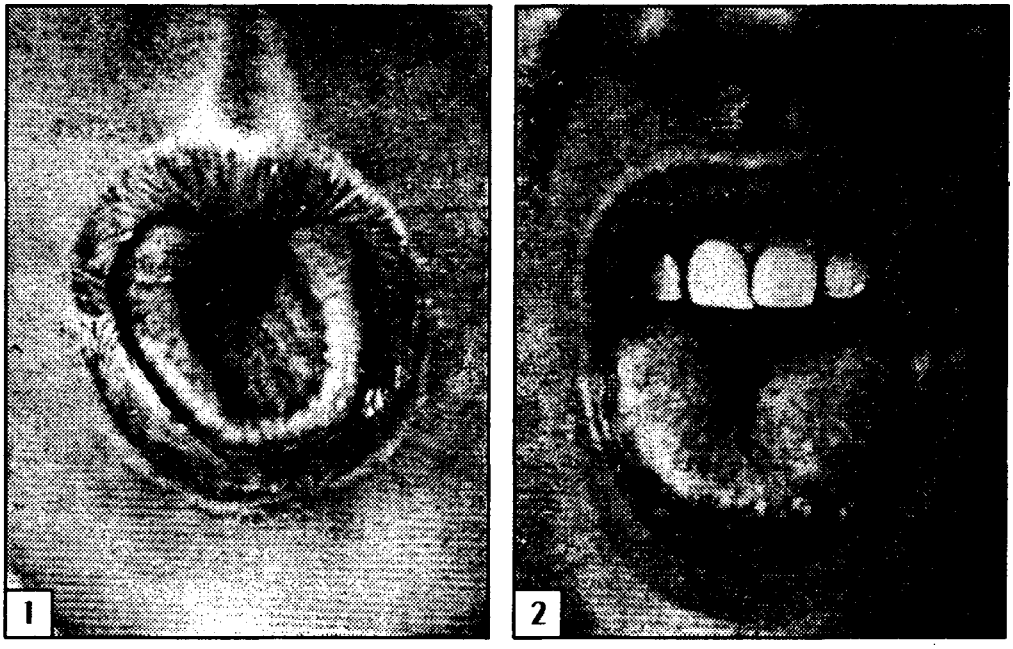


Рис. 138. **Доминантный признак - способность свертывать язык в трубочку (1) и его рецессивный аллель - отсутствие этой способности (2).**

К рецессивным признакам относят голубой цвет глаз, нормальное строение кисти руки, наличие 5 пальцев на руке, нормальное зрение, альбинизм (неспособность синтезировать меланин).

4.3.4.3. АНАЛИЗИРУЮЩЕЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Рецессивный признак (зеленый горох) проявляется только в гомозиготном состоянии. Гомозиготные (желтый горох) и гетерозиготные (желтый горох) особи с доминантными признаками по генотипу не отличаются друг от друга. Для установления генотипа производят анализирующее скрещивание. Для этого необходимо особь, генотип которой неясен, скрестить с рецессивной формой, генотип которой известен. Если в результате скрещивания все потомство будет единообразным - исследуемая особь гомозиготна.

Способность свертывать язык трубочкой	Есть	Нет
Зубы при рождении	Имеются	Отсутствуют
Кожа	Толстая	Тонкая
Цвет кожи	Смуглый	Белый
Веснушки	Есть	Нет
Кисть	С 6 или 7 пальцами	С 5 пальцами
Преобладающая рука	Правая	Левая
Узоры на коже пальцев	Эллиптические	Циркулярные
Антигены системы АВО	А, В	0
Голос (у женщин)	Сопрано	Альт
Голос (у мужчин)	Бас	Тенор
Абсолютный музыкальный слух	Имеется	Отсутствует
Наследственная глухота	Отсутствует	Имеется

Таблица 8

Наследование некоторых не сцепленных с полом признаков и болезней человека

Признак	Доминантный	Рецессивный
Волосы	Темные Нерыжие Вьющиеся	Светлые Рыжие Прямые
Оволосение тела	Сильное	Слабое
Пигментация кожи и глаз	Нормальная	Альбинизм
Цвет глаз	Темные	Светлые
Величина глаз	Большие	Маленькие
Ресницы	Длинные	Короткие
Зрение	Близорукость	Нормальное
	Дальнозоркость	Нормальное
	Расстройство сумеречного зрения -гемералопия	Нормальное
	Астигматизм	Нормальное состояние
	Косоглазие	Нормальное состояние
	Глаукома	Нормальное состояние
	Катаракта	Нормальное состояние
	Врожденное смещение хрусталика	Нормальное состояние
Ушные мочки	Свободные	Приросшие
Слух и речь	Нормальные	Глухонемота
Губы	Толстые	Тонкие
Ноздри	Широкие	Узкие
Форма носа	"Римский"	Прямой
Рост	Низкий	Высокий
	Ахондропластическая карликовость	Нормальный рост
Число пальцев	Многопалость	Нормальное число
	Сращение некоторых пальцев	Нормальное состояние
Группы крови	II, III, IV	I
Резус-фактор	Положительный	Отрицательный
Свертывание крови	Нормальное	Ненормальное - афибриногенемия
Строение молекулы гемоглобина	Нормальное	Нарушение -

Мендель описал наследование признаков при полном доминировании. Но есть еще и неполное доминирование, при котором гетерозиготные особи имеют собственный фенотип, т.е. признаки, промежуточные между двумя родительскими формами (рис. 140).

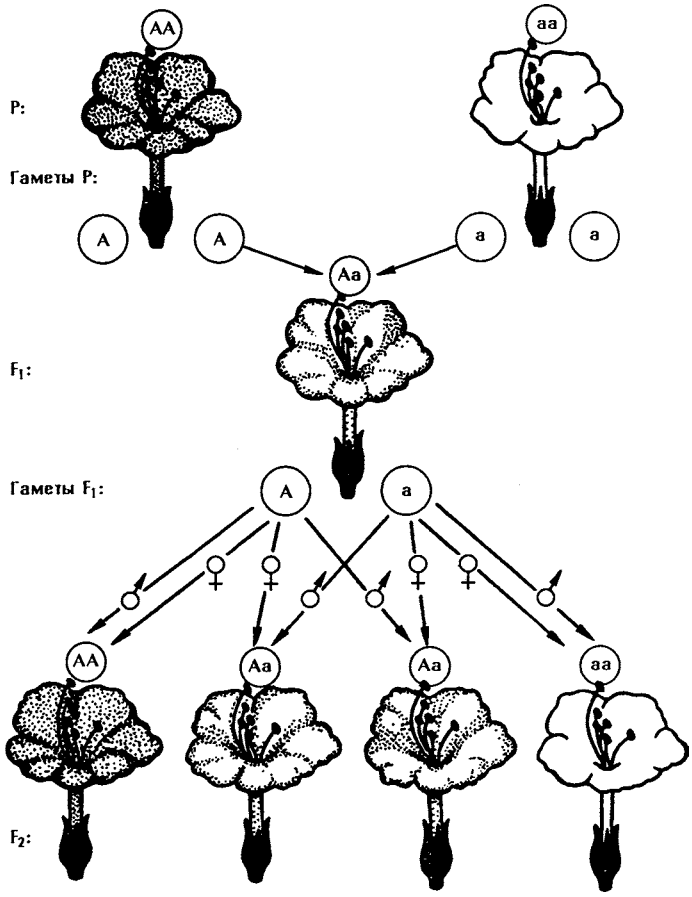


Рис. 140. **Наследование окраски цветов при неполном доминировании. АА - красная, Аа - розовая, аа - белая окраска.**

Например, при скрещивании цветов с красными и белыми цветами в первом поколении появляются особи с розовой окраской.

	красные цветы		белые цветы
P	♀ AA	×	♂ aa
гаметы	(A)		(a)
F_1		Aa	
		розовые цветы	

При скрещивании гибридов 1-го поколения (розовые цветы) расщепление в потомстве по генотипу и фенотипу происходит одинаково.

	розовые цветы				розовые цветы
P	♀ Aa		×		♂ Aa
гаметы	(A) (a)				(A) (a)
F_1	AA	Aa		Aa	aa
	красные	розовые		розовые	белые
фенотип	1	:	2	:	1
генотип	1	:	2	:	1

Свойством неполного доминирования обладает ряд генов, вызывающих

наследственные болезни человека, например, серповидно-клеточную анемию. У людей с генотипом АА - эритроциты имеют нормальную форму, с генотипом Аа - страдают серповидно-клеточной анемией. Дети, имеющие генотип аа, умирают в младенческом возрасте. Эти генотипы отличаются экспрессивностью, т.е. степенью выраженности признака.

4.3.4.5. МНОЖЕСТВЕННЫЙ АЛЛЕЛИЗМ

Многие гены у разных организмов существуют более чем в двух аллельных состояниях. Они возникают вследствие мутаций, замены или утраты нуклеотида в молекуле ДНК.

В генотипе диплоидных организмов могут находиться только два гена из серии аллелей. Остальные аллели данного гена в разных сочетаниях входят в генотипы других особей данного вида. Множественные аллели характеризуют разнообразие генофонда вида. Это видовой признак, а не индивидуальный.

Все аллельные состояния одного и того же гена обозначают одной буквой с разными индексами (рис. 141).

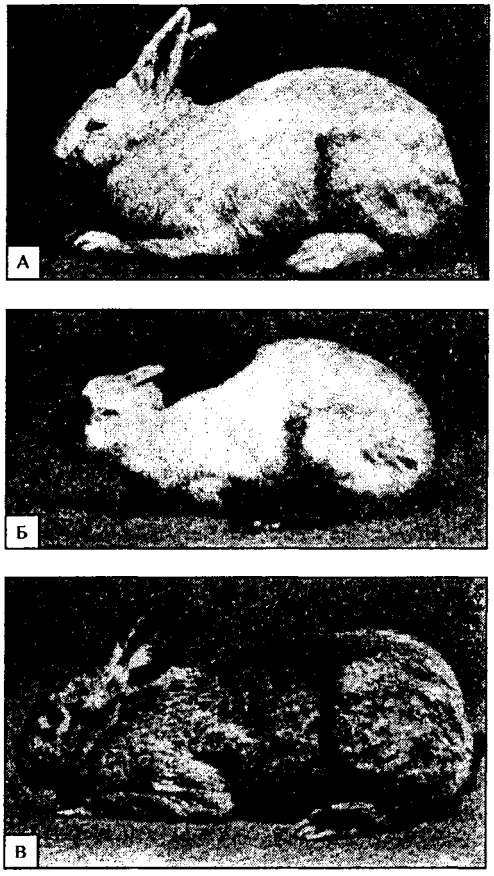


Рис. 141. **Множественные аллели у кроликов. А-альбинос, Б - гималайский, В - темная окраска.**

Примером множественных аллелей у человека могут быть гены, отвечающие за развитие АВ0 групп крови: I^A, I^B, I0. Гены I^A и I^B доминантны по отношению к гену J^0. Проявление действия обоих аллельных генов при одновременном их присутствии называют кодоминантностью. Например, IV группа крови I^AI^B проявляется при

взаимодействии генов I^A и I^B. I^0I^0 определяют I группу крови, I^AI^A, I^AI^0 - II группу, I^BI^B, I^BI^0 - III группу.

Группы крови - это иммунологические признаки крови, обусловленные определенными специфическими антигенами, находящимися в эритроцитах, лейкоцитах, тромбоцитах, плазме крови, в тканях и биологических жидкостях человека. Система АВ0 у человека включает 4 основные группы.

I группа не содержит антигенов в эритроцитах, но есть (α- и β-антитела в плазме крови.

II группа в эритроцитах имеет антиген А, а в плазме крови антитела β.

III группа - антиген В, а антитела α.

IV группа имеет антигены А и В, а антител в плазме нет.

При взаимодействии одноименных антигенов и антител происходит агглютинация эритроцитов. Этим обусловлена несовместимость по группам крови. Идеально совместима для реципиента кровь той же самой группы. Кровь людей I группы универсальна для всех групп, т.к. в ней нет антигенов. Эти люди - универсальные доноры. Люди с IV группой крови могут быть универсальными реципиентами, т.к. им возможно переливание крови любой группы (табл. 9).

Таблица 9

Исключение отцовства на основании определения групп крови

Группа крови матери	Группа крови ребенка	Группы крови и их генотипы, не исключающие отцовства	Фенотипы по группам крови, исключающие отцовство
I(0)	**I**(0)	**I**(ii), **II**(I^a_i), **III**(I^B_i)	**IV**(AB)
I(0)	**II**(A)	**I**(ii), **II**(I^a_i), **III**(I^B_i)	**IV**(AB)
I(0)	**III**(B)	**I**(ii), **II**(I^a_i), **III**(I^B_i)	**IV**(AB)
II(A)	**I**(0)	**II**(I^AI^A,I^A_i), **IV**(AB)	**I**(0), **III**(B)
II(A)	**II**(A)	**I**(ii), **II**(I^A_i, I^AI^A), **III**(I^B_i), **IV**(AB)	—
II(A)	**III**(B)	**II**(I^A_i, I^AI^A), **IV**(AB)	**I**(0), **III**(B)
II(A)	**IV**(AB)	**I**(ii), **II**(I^B_i, I^AI^A), **III**(I^B_i), **IV**(I^AI^B)	—
III(B)	**I**(0)	**III**(I^B_i, I^BI^B), **IV**(AB)	**I**(0), **II**(A)
III(B)	**II**(A)	**III**(I^B_i, I^BI^B), **IV**(AB)	**I**(0), **II**(A)
III(B)	**III**(B)	**I**(ii), **II**(I^a_i), **III**(I^B_i, I^BI^B), **IV**(I^AI^B)	—
III(B)	**IV**(AB)	**I**(ii), **II**(I^a_i), **III**(I^B_i, I^AI^B), **IV**(I^AI^B)	—
IV(AB)	**II**(A)	**III**(I^B_i, I^BI^B), **IV**(I^{AI}B)	**I**(0), **II**(A)
IV(AB)	**III**(B)	**II**(I^A_i, I^AI^A), **IV**(I^{AI}B)	**I**(0), **III**(B)
IV(AB)	**IV**(AB)	**II**(I^A_i, I^AI^A), **III**(I^B_i, I^BI^B), **IV**(AB)	**I**(0)

Каждому антигену соответствует определенный ген, каждой группе крови - свой генотип.

Группа крови	Ген	Генотип

I группа	I^0	I^0I^0
II группа	I^A	I^AI^A, I^{AI0}
III группа	I^B	I^BI^B, I^BI^0
IV группа	I^AI^B	I^AI^B

Наследование групп крови происходит по законам Менделя.

4.3.4.6. ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ

Организмы отличаются друг от друга не по одному, а по нескольким признакам.

Скрещивание, при котором прослеживают наследование по двум парам альтернативных признаков, называют дигибридным, а по нескольким признакам ~ полигибридным.

Третий закон Менделя - закон независимого комбинирования признаков.

При скрещивании гомозиготных особей, отличающихся по двум парам альтернативных признаков, во втором поколении происходит независимое комбинирование признаков и появляются гибриды с признаками, не характерными для родительских и прародительских особей.

В результате дигибридного скрещивания все первое поколение единообразно (рис. 142).

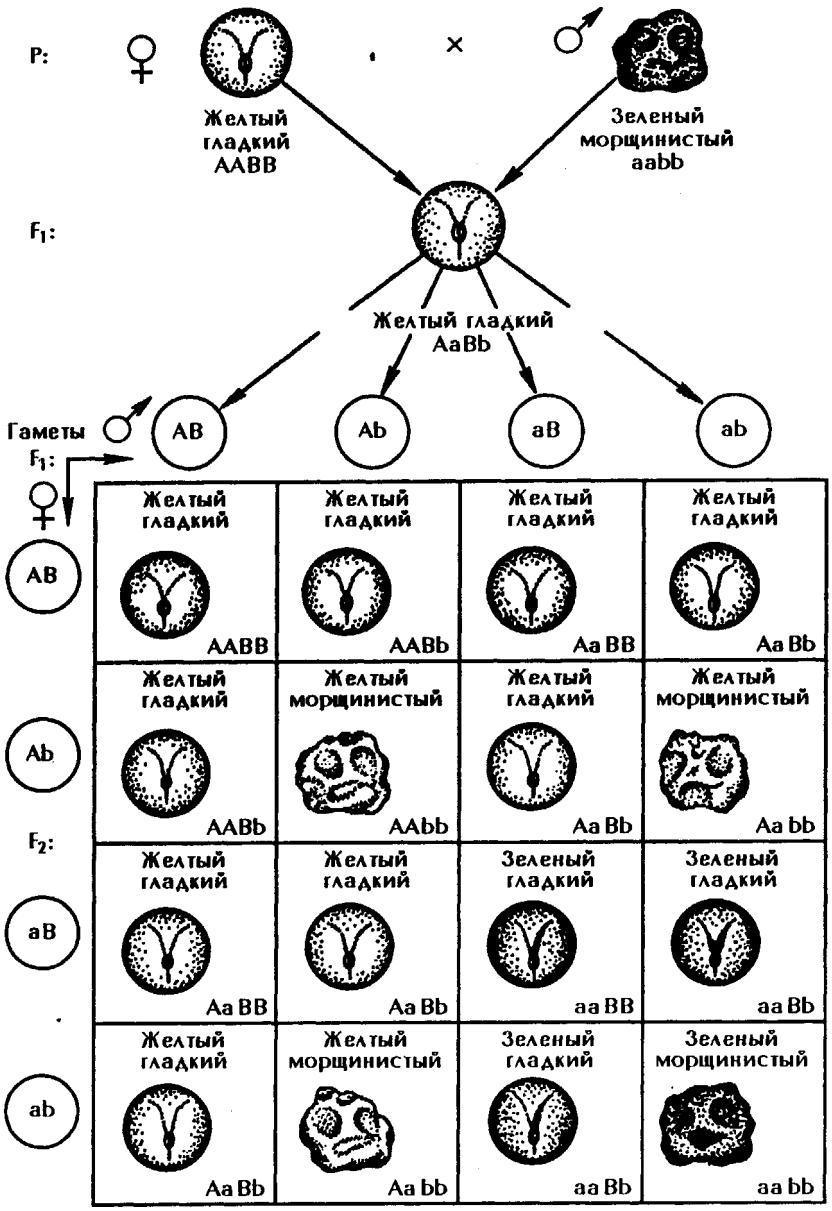


Рис. 142. **Наследование окраски и формы семян у гороха. *А* - желтая окраска семян, *а* - зеленая окраска семян, *В* - круглая форма семян, *в* - морщинистая форма семян.**

Во втором поколении происходит расщепление по генотипу 9:3:3:1.

Мендель скрещивал гомозиготные растения гороха, отличающиеся по двум парам альтернативных признаков: цвету (желтью и зеленые горошины) и форме горошин (гладкая и морщинистая). Доминантными признаками были желтый цвет горошин и гладкая их форма, рецессивными - семена зеленого цвета с морщинистой поверхностью.

Каждое растение давало один тип гамет. При слиянии гамет все первое поколение было единообразным (желтые и гладкие семена).

Для удобства подсчета особей, получающихся во втором поколении после скрещивания гибридов между собой, пользуются решеткой Пеннета (см. рис. 142).

Признак	Ген				
			желтые		зеленые
желтый цвет горошин	А		гладкие		морщинистые
зеленый цвет горошин	а	P	♀ ААВВ	×	♂ аавв
гладкая поверхность	В	гаметы	(АВ)		(ав)
морщинистая поверхность	в	F_1	АаВв		
			желтые гладкие		

При скрещивании гибридов во втором поколении появились особи с признаками, которых не было у исходных форм (желтые морщинистые и зеленые гладкие семена). Это произошло потому, что каждая пара аллельных генов распределялась у гибридов независимо от другой пары, поэтому аллели из различных пар могли комбинироваться в любых сочетаниях.

У дигетерозиготной особи AaBb в результате мейоза в каждую гамету попало по одному из аллельных генов из гомологичной пары хромосом. При формировании гамет аллель А мог оказаться в одной гамете с В или b. Аллель а мог попасть в одну гамету с В или b. Дигетерозиготная особь образовала четыре типа гамет: АВ, Ab, aB, ab.

При слиянии гамет возможно появление 16 комбинаций. Произошло расщепление в соотношении 9:3:3:1. 9 особей с двумя доминантными признаками (желтый, гладкий), 1 особь с двумя рецессивными признаками (зеленый, морщинистый), 3 особи с одним доминантным, а другим рецессивным признаками (желтый, морщинистый), 3 особи с другими доминантным и рецессивным признаками (зеленый, гладкий).

Появление особей с доминантным и рецессивным признаками возможно потому, что гены, отвечающие за цвет и форму горошин, находятся в различных негомологичных хромосомах. Каждая пара аллельных генов распределяется независимо от другой пары, и поэтому гены могут комбинироваться независимо.

Гетерозиготная особь по "n" парам генов образует 2" типов гамет и различных генотипов - (3+1)", где n - число признаков (неаллельных генов).

Независимое комбинирование признаков у человека может происходить при наследовании групп крови и резус-фактора.

У человека 4 группы крови и положительный или отрицательный резус-фактор (рис. 143).

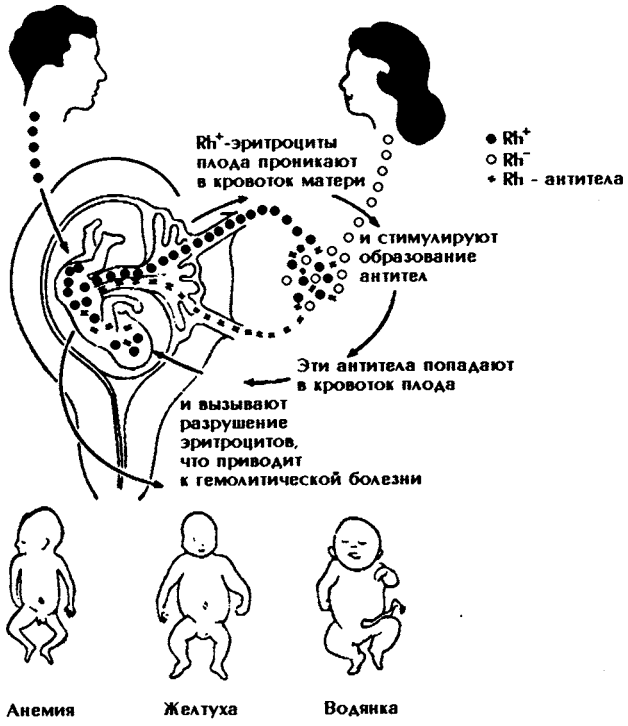


Рис. 143. **Механизм возникновения эритробластоза у плода. Отец Rh+, мать Rh-, ребенок Rh+.**

Резус-фактор - Rh-фактор - антиген, содержащийся в эритроцитах человека и обезьяны *(Maccacus rhesus* - макаки резус), был обнаружен К.Ландштейнером в 1940 г. в крови людей с помощью сыворотки животных, иммунизированных эритроцитами обезьяны.

Резус-фактор передается по наследству и не изменяется в течение жизни. 85% людей на Земном шаре имеют резус-положительную кровь, а 15% - резус-отрицательную. Синтез антигенов контролируется тремя парами аллельных доминантных генов: Cc, Dd, Ee. В эритроцитах они могут образовывать 27 генотипов. Наибольшее значение среди них имеет ген Dd.

Резус-фактор генетически детерминирован и наследуется по доминантному типу. Резус-положительный организм может иметь генотип DD или Dd, а резус-отрицательный – dd.

Если резус-отрицательная женщина выходит замуж за гомозиготного резус-положительного мужчину, то их ребенок будет иметь положительный резус-фактор.

P	♀ dd	→	♂ DD
гаметы	ⓓ		Ⓓ
F_1		Dd	

Резус-фактор развивающегося плода будет являться антигеном для организма матери и поэтому может возникнуть резус-конфликт. Но кровоток матери отделен от кровотока плода плацентарным барьером, через который эритроциты плода не могут проникнуть в кровеносное русло матери. Первая беременность, как правило, заканчивается благополучно. При родах эритроциты ребенка могут проникнуть в кровеносное русло матери. В результате этого в организме матери вырабатываются

антитела против антигена положительного резус-фактора. Эти антитела называют антирезус - антитела. Антирезус - антитела способны проникать через плацентарный барьер и при повторной беременности взаимодействовать с Rh-фактором плода. В результате может возникнуть иммунологический конфликт, произойдет гемолиз эритроцитов и разовьется гемолитическая анемия.

Состояние плода при резусконфликте тем тяжелее, чем более высок титр антител у матери.

Вторая беременность может закончиться выкидышем, или мертворождением, или родится ребенок с гемолитической болезнью. Для гемолитической болезни характерны гемолитическая желтуха, тяжелая анемия. Чтобы спасти ребенка, ему срочно переливают резус-отрицательную кровь, или вводят антирезус - антитела для предотвращения иммунизации матери.

Резус-отрицательным женщинам противопоказано переливание резус-положительной крови, чтобы не возникло бесплодия.

4.3.5. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Согласно закономерностям, установленным Менделем, гены способны к стабильному воспроизведению и фенотипическому проявлению. Гены проявляют свое действие независимо от других генов. Могут происходить мутации генов и возникать различные рекомбинации. Между геном и признаком - сложная связь. Действие генов специфично. Один ген может отвечать за один признак.

Ген → и–РНК → синтез белка (фермента) →
→ биохимическая реакция → признак
↑
условия среды

Продуктом функции генов является белок - фермент, катализирующий определенную биохимическую реакцию, играющую важную роль в формировании признака в определенных условиях среды.

-Один ген может отвечать за несколько признаков, проявляя плейотропное действие. Например, синдром Марфана. Это наследственное заболевание, развивающееся от присутствия в генотипе одного измененного гена. Заболевание проявляется следующими признаками: подвывихом хрусталика глаза, аневризмой аорты, изменением длины пальцев - появлением "паучьих пальцев", высоким сводом стопы. В основе лежит нарушение развития соединительной ткани.

Выраженность плейотропного действия гена зависит от биохимической реакции, которую катализирует фермент, синтезируемый под контролем данного гена.

Проявление признаков есть результат взаимодействия различных биохимических реакций. Эти взаимодействия могут быть связаны с аллельными и неаллельными генами.

Взаимодействие аллельных генов может происходить по типу:

• полного доминирования;

• неполного доминирования;

• кодоминирования;

• сверхдоминирования.

При полном доминировании действие одного гена (доминантного) полностью подавляет действие другого (рецессивного). При скрещивании в первом поколении проявляется доминантный признак (например, желтый цвет горошин).

Рецессивный аллель гена проявляется в результате мутации.

Доминантный аллель отвечает за активную форму фермента, кодирующего признак, а рецессивный аллель - за неактивную форму, или вообще не кодирует белок. У рецессивной особи, гомозиготной по данному аллелю, белок не образуется, и поэтому признак в первом поколении не проявляется.

При неполном доминировании действие рецессивного гена проявляется в первом поколении. Например, при скрещивании растений ночной красавицы с красными и белыми цветами появляются розовые. При этом один ген не обеспечивает достаточное количество белкового продукта для нормального проявления признака.

При кодоминировании проявляется действие обоих генов при одновременном их присутствии. Каждый из аллельных генов кодирует определенный белок. У гетерозиготного организма синтезируются оба белка, и в результате проявляется новый признак. Например, группы крови у человека определяются множественными аллелями I^A, I^B, I^0. Гены I^A и I^B доминантны, а ген I^0 - рецессивен. При взаимодействии генов I^A и I^B проявляется новый признак, обусловливающий появление IV группы крови I^AI^B у человека.

При сверхдоминировании у доминантного аллеля в гетерозиготном состоянии отмечается более сильное проявление признака, чем в гомозиготном. У мушки дрозофилы известна рецессивная летальная мутация. Гетерозиготные организмы обладают большей жизнеспособностью, чем доминантные гомозиготные мухи дикого типа.

4.3.6. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ НЕАЛЛЕЛЬНЫХ ГЕНОВ

Очень часто на один признак организма могут оказывать влияние несколько пар неаллельных генов. Это полигенное наследование. Примером полигенного наследования могут служить различные формы взаимодействия неаллельных генов.

Взаимодействие неаллельных генов происходит по типу комплементарности, эпистаза, полимерии.

Комплементарное действие проявляется при одновременном присутствии в генотипе организмов двух доминантных неаллельных генов. Каждый из доминантных генов может проявляться самостоятельно, если другой находится в рецессивном состоянии, но их совместное присутствие в зиготе обусловливает новое состояние признака (рис. 144).

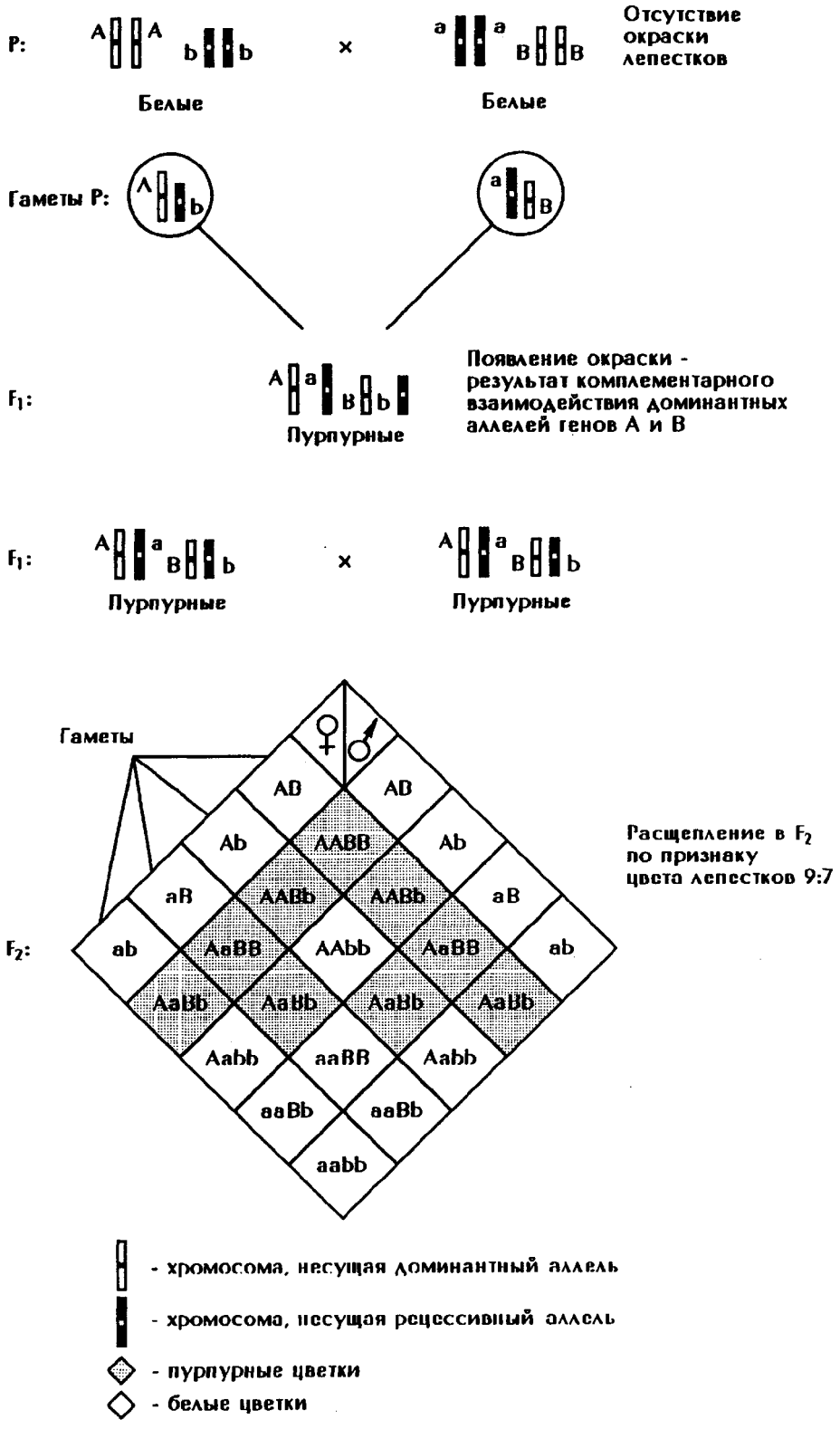


Рис. 144. **Комплементарное взаимодействие генов (наследование признака окраски лепестков у душистого горошка). *A* - аллель, отвечающий за синтез пропигмента (неактивной формы пигмента), *a* - аллель, не обеспечивающий синтез пропигмента, *B* - аллель, отвечающий за синтез фермента, который превращает пропигмента в пурпурный пигмента, *b* - аллель, не обеспечивающий синтез фермента.**

Например, скрещивали два сорта душистого горошка с белыми цветами. Гибриды 1-го поколения, полученные в результате скрещивания, имели красные цветы. Окраска цветов зависела от двух взаимодействующих генов.

Белки (ферменты), синтезируемые на основе генов А и В, катализировали биохимические реакции, которые привели к появлению нового признака.

Ген А обусловливал синтез бесцветного предшественника (пропигмента). Ген В определял синтез фермента, под действием которого из пропигмента образовывался пигмент, ответственный за окраску лепестков, а - аллель, не обеспечивающий синтез пропигмента, b - аллель, не обеспечивающий синтез фермента. Лепестки душистого горошка с генотипами ааВВ, ааВв, Аавв, аавв имели белый цвет. Во всех остальных генотипах присутствовали оба доминантных неаллельных гена, что обусловливало образование пропигмента и фермента, участвовавшего в образовании красного пигмента.

Признак	Ген	P	♀ ААвв	×	♂ ааВВ
Красные цветы	А		белые цветы		
Белые цветы	а	гаметы	(Ав)		(аВ)
Красные цветы	В	F_1	АаВв		
Белые цветы	в		розовые цветы		

При скрещивании гибридов между собой из 16 полученных особей расщепление по генотипу - 9:7. Девять особей имели доминантные гены А и В и были окрашены. Три особи имели доминантный ген А и рецессивный ген в и по фенотипу - белые. Три особи имели рецессивный ген а и доминантный ген В и были белыми. Одна особь, рецессивная по двум генам а и b , имела белую окраску цветов.

Эпистаз - взаимодействие, при котором один из доминантных или рецессивных неаллельных генов подавляет действие другого неаллельного гена. Ген, подавляющий действие другого, называют эпистатическим геном или супрессором. Подавляемый ген называют гипостатическим. Эпистаз бывает доминантным и рецессивным.

Примером доминантного эпистаза является наследование окраски оперения у кур. Доминантный ген С отвечает за развитие окраски оперения у кур. Доминантный неаллельный ген обладает супрессорным действием. В результате этого куры, содержащие в генотипе ген С, в присутствии гена I имеют белое оперение: IICC, IiCC, IiCc, Iicc. Белая окраска оперения обусловлена присутствием рецессивных генов пес или наличием гена - подавителя окраски I. Куры с генотипами iiCC, iiCc будут окрашены (рис. 145).

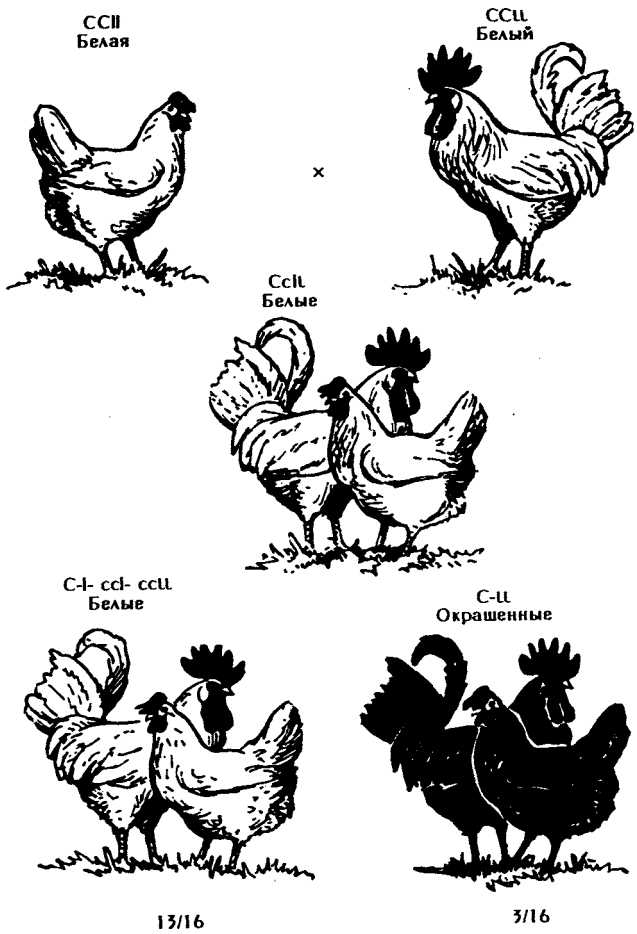


Рис. 145. **Эпистаз. Наследование окраски у кур при взаимодействии двух пар генов. Ген I подавляет окраску, i - не подавляет ее, C - наличие пигмента, c - отсутствие пигмента.**

В основе взаимодействия генов лежат биохимические связи между белками-ферментами, кодируемыми эпистатическими генами.

Эпистатическим действием рецессивного гена можно объяснить бомбейский феномен - необычное наследование антигенов системы групп крови AB0. Известны четыре группы крови.

В семье женщины с I группой крови (I^0I^0) от мужчины со II группой крови (I^AI^A) родился ребенок с IV группой крови (I^AI^B), что невозможно и требовало объяснений. При исследовании оказалось, что женщина унаследовала от матери ген I^B, а от отца ген I^0. Проявлял свое действие только ген I^0, и поэтому считалось, что женщина имеет I группу крови. Ген I^B был подавлен рецессивным геном x, находящимся в гомозиготном состоянии - xx.

P	♀ XxI^BI^B	→	♂ XxI^0I^0
гаметы	xI^B XI^B		XI^0 xI^0
F_1		xxI^BI^0	
P (F_1)	♀ xxI^BI^0	→	♂ XXI^AI^A
гаметы	xI^0 $x[I^B]$		XI^A
F_2		XxI^AI^B	

Подавленный ген I^B проявил свое действие, и ребенок имел IV группу крови.

Полимерное действие генов связано с тем, что несколько неаллельных генов могут отвечать за один и тот же признак, усиливая его проявление.

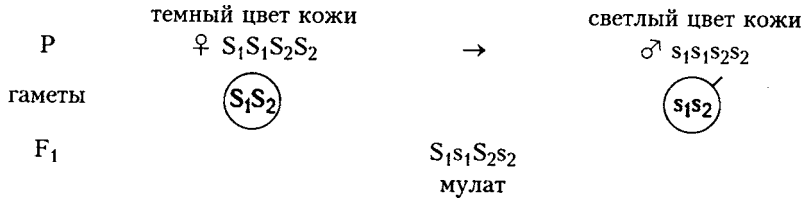
Признаки, зависящие от полимерных генов, относят к количественным. Гены, отвечающие за развитие количественных признаков, обладают суммарным эффектом.

Степень проявления признака зависит от числа доминантных аллелей. Чем больше доминантных генов, тем сильнее проявляется признак.

Неаллельные гены отвечают за реализацию одного и того же признака, и поэтому их обозначают одной и той же буквой, цифрами указывая число аллельных пар.

Например, за пигментацию кожи у человека отвечают полимерные неаллельные гены S_1 и S_2. В присутствии доминантных аллелей этих генов синтезируется много пигмента, рецессивных - мало. Интенсивность пигментации кожи зависит от количества пигмента и определяется количеством доминантных генов.

От брака между женщиной с черным цветом кожи и мужчиной с белой кожей родятся мулаты, имеющие промежуточную окраску кожи.



От брака между мулатами с генотипом $S_1S_1S_2S_2$ могут рождаться дети с пигментацией кожи от светлой до темной:

P ♀ $S_1S_1S_2S_2$ → ♂$S_1S_1S_2S_2$

Гаметы	♂			
♀	S_1S_2	S_1S_2	S_1S_2	S_1S_2
S_1S_2	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$
S_1S_2	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$
S_1S_2	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$
S_1S_2	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$	$S_1S_1S_2S_2$

Вероятность рождения ребенка с белым и черным цветом кожи равна 1/16.

Многие количественные признаки наследуются по принципу полимерии: рост, масса и другие.

4.3.7. СЦЕПЛЕНИЕ ГЕНОВ

При изучении закономерностей наследования, открытых Менделем, гены находились в различных парах гомологичных хромосом и наследовались независимо. Но для любого организма характерно видовое постоянство, парность и

индивидуальность хромосом в кариотипе. Признаков у организма намного больше, чем хромосом. У человека насчитывают 23 пары (46) хромосом. Генов от 100 тыс. до 1 млн. В каждой хромосоме находится много генов. Гены наследуются сцепленно с хромосомой. Гены, локализованные в одной хромосоме, образуют группу сцепления. В гомологичных хромосомах находятся одинаковые гены, и группу сцепления составляют две гомологичные хромосомы. Число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом. У человека 23 группы сцепления (46 хромосом) (рис. 146). У мухи дрозофилы 4 группы сцепления (8 хромосом) (рис. 147).

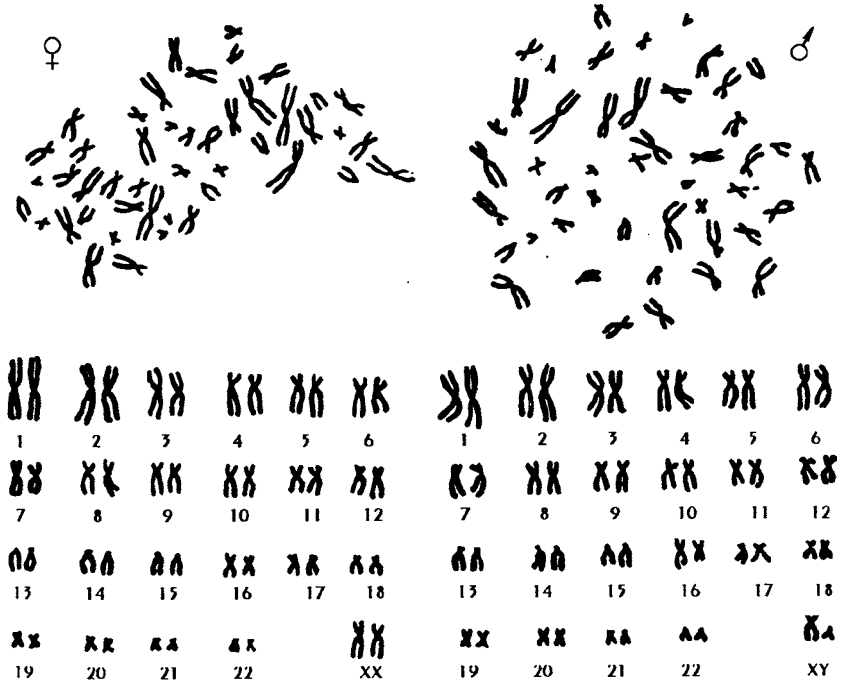


Рис. 146. **Кариотип человека. Слева - женщины, справа - мужчины, вверху - хромосомные комплексы, внизу - идиограммы. На идиограммах хромосомы расположены попарно в порядке убывающей величины. Особо выделены половые хромосомы: у женщин - XX, у мужчин - XV.**

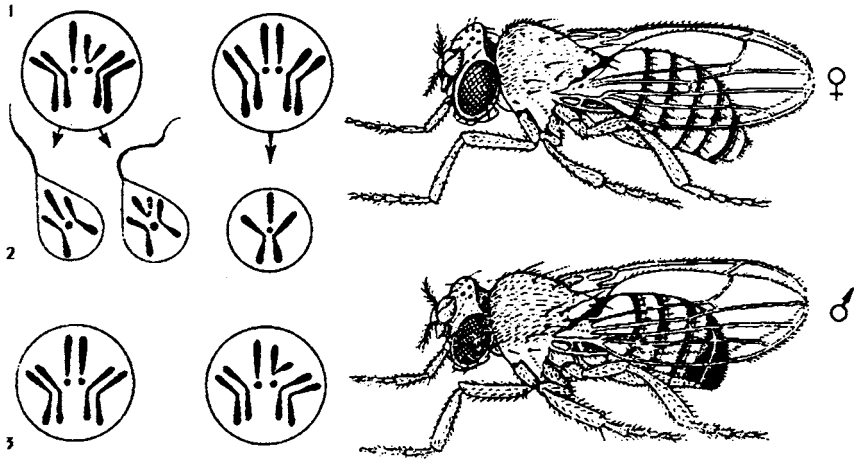


Рис. 147. **Хромосомный комплекс самки и самца дрозофилы. *1* - диплоидные родительские формы, *2* - гаплоидные гаметы, *3* - диплоидные зиготы, дающие начало женскому (вверху) и мужскому (внизу) организмам.**

Наследование генов, локализованных в одной хромосоме, называется сцепленным наследованием.

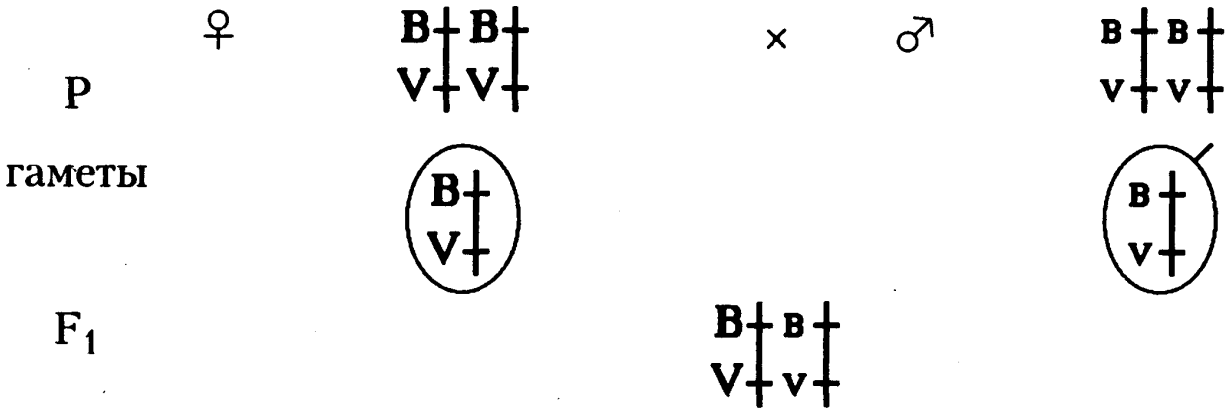
Закономерности сцепленного наследования были изучены в 20-х годах нашего столетия Томасом Морганом на мухах дрозофилах.

Гены, находящиеся в одной хромосоме, сцеплены не абсолютно. Во время мейоза при конъюгации гомологичные хромосомы обмениваются частями. Это явление называют кроссинговером. Кроссинговер может произойти в любом участке хромосомы. Чем дальше расположены друг от друга локусы в одной хромосоме, тем чаще между ними может происходить обмен участками.

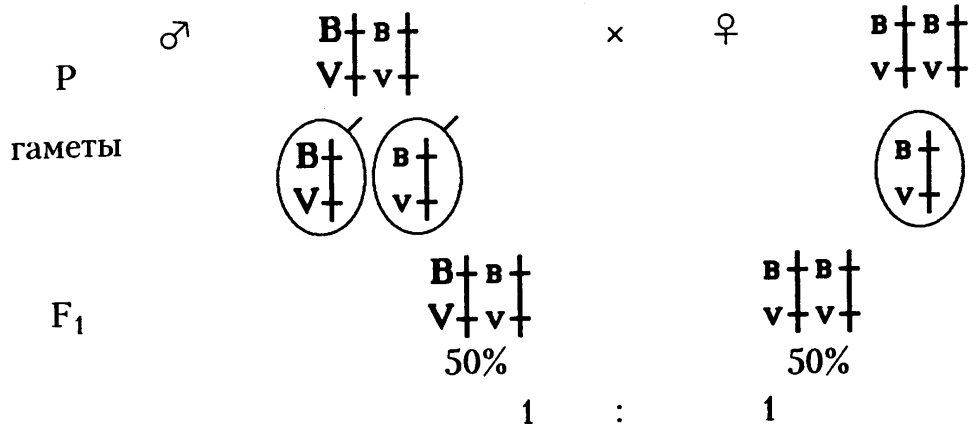
Наследование сцепленных генов прослеживали на мухах дрозофилах.

У мух дрозофил гены длины крыльев (V - нормальные и v - короткие) и окраски тела (B - серая и в - черная) находятся в одной паре гомологичных хромосом, т.е. относятся к одной группе сцепления.

При скрещивании мух, имеющих серый цвет тела и нормальные крылья, с мухами черного цвета и нормальными крыльями в первом поколении все мухи имели серый цвет тела и нормальные крылья.



Далее проводили анализирующее скрещивание с рецессивной гомозиготной особью. Если дигетерозиготным был самец, а гомозиготной рецессивной самка, то в результате скрещивания появлялись особи, похожие на родителей.



Это происходит потому, что гены, находящиеся в одной хромосоме, наследуются сцепленно. У самца мухи дрозофилы сцепление полное, и гены

наследуются совместно, кроссинговера не происходит (рис. 148).

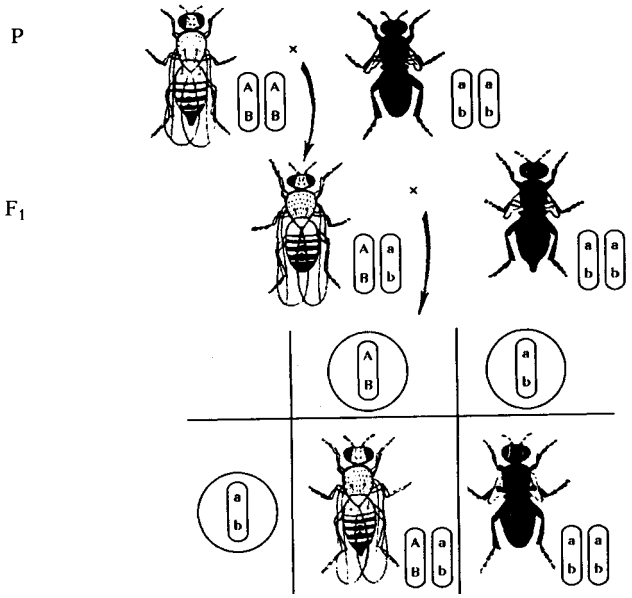
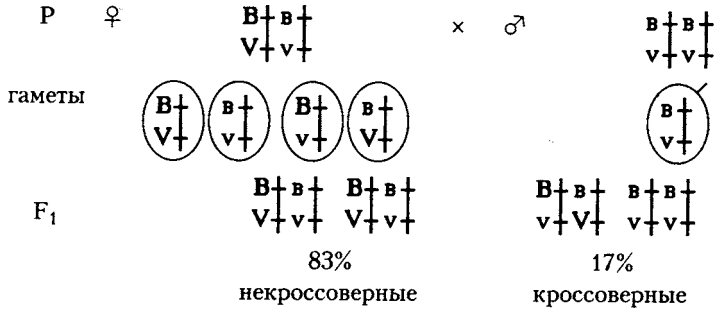


Рис. 148. **Наследование при полном сцеплении генов. Скрещивание линий Дрозофил, отличающихся по двум генам, расположенным в одной хромосоме.**

Если скрестить дигетерозиготную самку с гомозиготным самцом, то часть мух будет похожа на родителей, а у других особей произойдет перекомбинация признаков. Такое наследование имеет место для генов одной группы сцепления, между которыми возникает кроссинговер. Это характерно для неполного сцепления генов.



В результате анализирующего скрещивания дигетерозиготной самки с рецессивным гомозиготным самцом появилось четыре типа потомков (рис. 149):
41,5% серых с длинными крыльями:

41,5% черных с короткими крыльями:

8,5% серых с короткими крыльями:

8,5% черных с длинными крыльями:

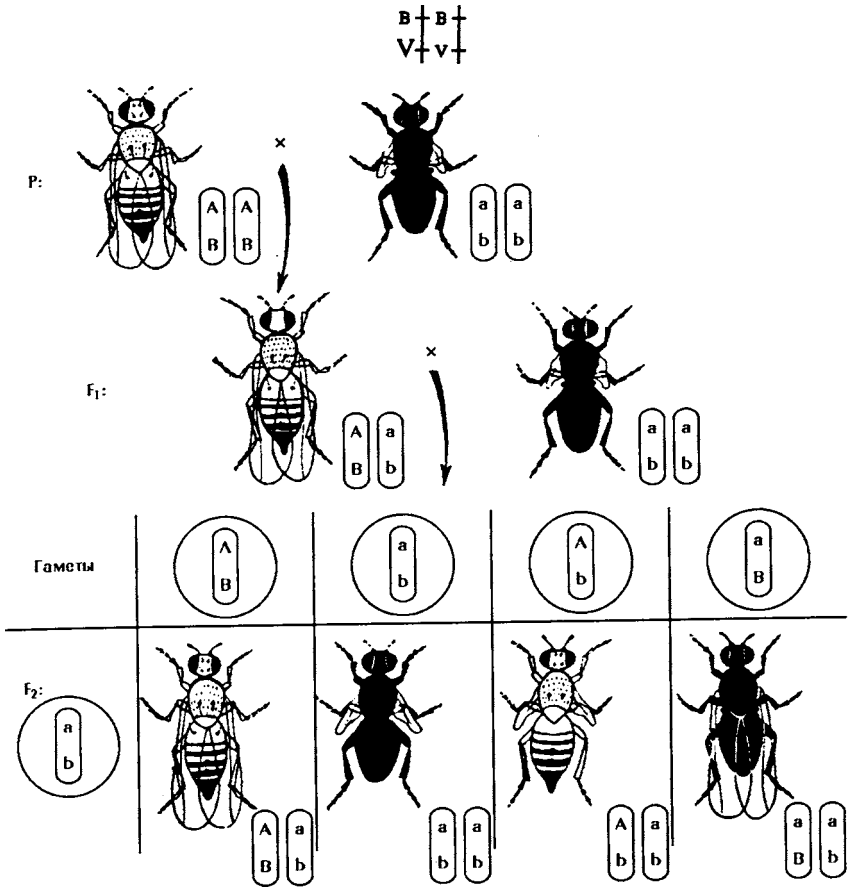
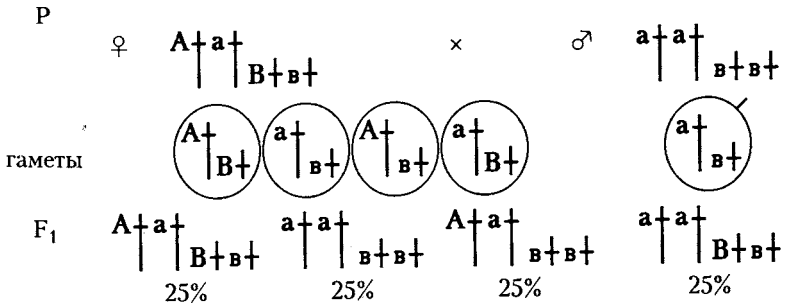


Рис. 149. **Наследование при неполном сцеплении генов.**

Если бы наследование шло независимо, как по третьему закону Менделя, и гены находились в разных парах гомологичных хромосом, то число особей каждого типа составляло бы 25%.



При сцепленном наследовании возникают отклонения от третьего закона Менделя. Гены B и V находятся в одной паре гомологичных хромосом. Во время мейоза при образовании гамет происходит кроссинговер, в результате которого образуются кроссоверные гаметы, сочетающие признаки обоих родителей. Их 17% (8,5% + 8,5%). 83% (41,5% + 41,5%) особей образовались из гамет, у которых не было кроссинговера, их называют некроссоверными.

Перекомбинации, возникающие при неполном сцеплении генов в хромосомах, имеют важное значение для эволюции органического мира, так как увеличивают возможности комбинативной изменчивости. Вследствие кроссинговера отбор в

процессе эволюции может идти не по целым группам сцепления, а по отдельным генам. Резерв наследственной изменчивости организмов увеличивается, и это дает материал для отбора.

Частота кроссинговера, выражаемая отношением числа кроссоверных особей к общему числу особей, характеризует расстояние между генами. Процент кроссинговера, отражающий степень сцепления двух генов, постоянен, и поэтому было предложено расстояние между генами измерять в морганидах.

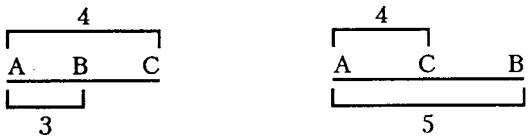
Морганида - единица расстояния между генами, равная 1% кроссинговера. При расстоянии в 50 морганид и более признаки наследуются независимо, несмотря на локализацию их в одной хромосоме.

В нашем примере при 17% кроссинговера расстояние между генами B и V равно 17 морганидам.

Морган и его сотрудники показали, что установив группу сцепления, можно построить генетические карты и указать порядок расположения генов.

Генетической картой хромосом называют схему взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления. Определение группы сцепления осуществляется гибридологическим методом, т.е. при изучении результатов скрещивания. Хромосомы исследуют цитологическим методом, препараты смотрят под микроскопом.

Если известно, что расстояние между двумя генами одной группы сцепления A и C составляло 4% и необходимо установить место третьего гена B в той же хромосоме, то необходимо выяснить % кроссинговера между геном B и генами A и C. Если % кроссинговера между генами A и B равен 3%, то ген B расположен между A и C. Если % кроссинговера между A и B составил 5%, то ген B находится на одном из концов хромосомы.



Основные положения хромосомной теории сформулировали Морган и его сотрудники.

Преемственность свойств организмов в ряду поколений определяется преемственностью их хромосом. Было установлено, что:

- гены находятся в хромосомах;
- каждый ген занимает определенное место в хромосоме;
- гены в хромосомах расположены в линейном порядке;
- каждая хромосома представляет собой группу сцепления;
- число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом;
- между гомологичными хромосомами происходит обмен аллельными генами;
- расстояние между генами пропорционально % кроссинговера между ними.

4.3.8. ХРОМОСОМНЫЙ МЕХАНИЗМ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛА

Фенотипические различия между особями разного пола обусловлены генотипом. Есть правила индивидуальности, постоянства и парности хромосом. Гены находятся в хромосомах. Диплоидный набор хромосом называют кариотипом. В женском и мужском кариотипе 23 пары (46) хромосом. 22 пары хромосом одинаковы. Их называют аутосомами. 23-я пара хромосом - половые хромосомы. В женском кариотипе одинаковые XX-половые хромосомы. В мужском организме XY-половые хромосомы. Y - хромосома очень мала и содержит мало генов.

Пол наследуется как менделирующий признак (по законам Менделя).

Сочетание половых хромосом в зиготе определяет пол будущего организма (рис. 150).

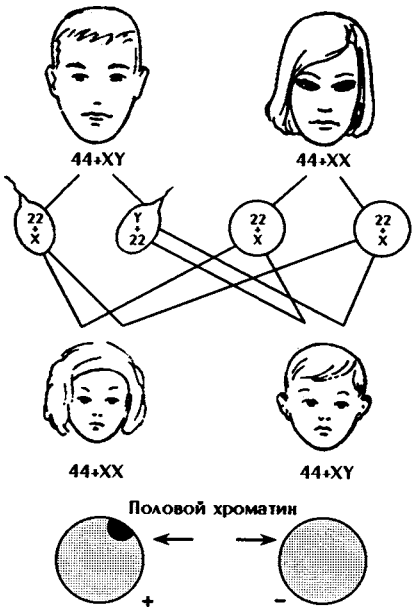
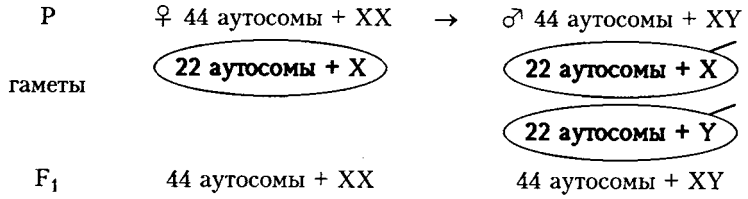


Рис. 150. **Схема определения пола у человека. Половой хроматин у женщин.**

При созревании половых клеток в результате мейоза гаметы получают гаплоидный набор хромосом. В каждой яйцеклетке есть 22 аутосомы + X-хромосома. Пол, который образуют гаметы, одинаковые по половой хромосоме, называют гомогаметным.

Сперматозоиды дают гаметы двух видов: половина содержит 22 аутосомы + X - половую хромосому, и половина содержит 22 аутосомы + Y - половую хромосому. Пол, образующий разные гаметы, называют гетерогаметным. Пол будущего ребенка определяется в момент оплодотворения и зависит от того, каким сперматозоидом будет оплодотворена данная яйцеклетка. Если яйцеклетка оплодотворена сперматозоидом, имеющим X - хромосому, развивается женский организм, если Y - хромосому - мужской.



Теоретически вероятность рождения мальчика и девочки равна 1:1 или 50%:50%. Однако, рождается больше мальчиков, но т.к. мужской организм имеет всего одну X - хромосому, и все гены (доминантные и рецессивные) проявляют свое действие, то мужской организм менее жизнеспособен.

Такое определение пола характерно для человека и млекопитающих.

У некоторых насекомых (кузнечики, тараканы) нет Y - хромосомы. Самец имеет одну X - хромосому, а самка две XX. У пчел самки имеют 2n набор хромосом (32 хромосомы), а самцы - n (16) хромосом. Самки развиваются из оплодотворенных яиц, а самцы из неоплодотворенных. У птиц и бабочек самки гетерогаметны и имеют ZW половые хромосомы, а самцы гомогаметны и имеют ZZ половые хромосомы (рис. 151).

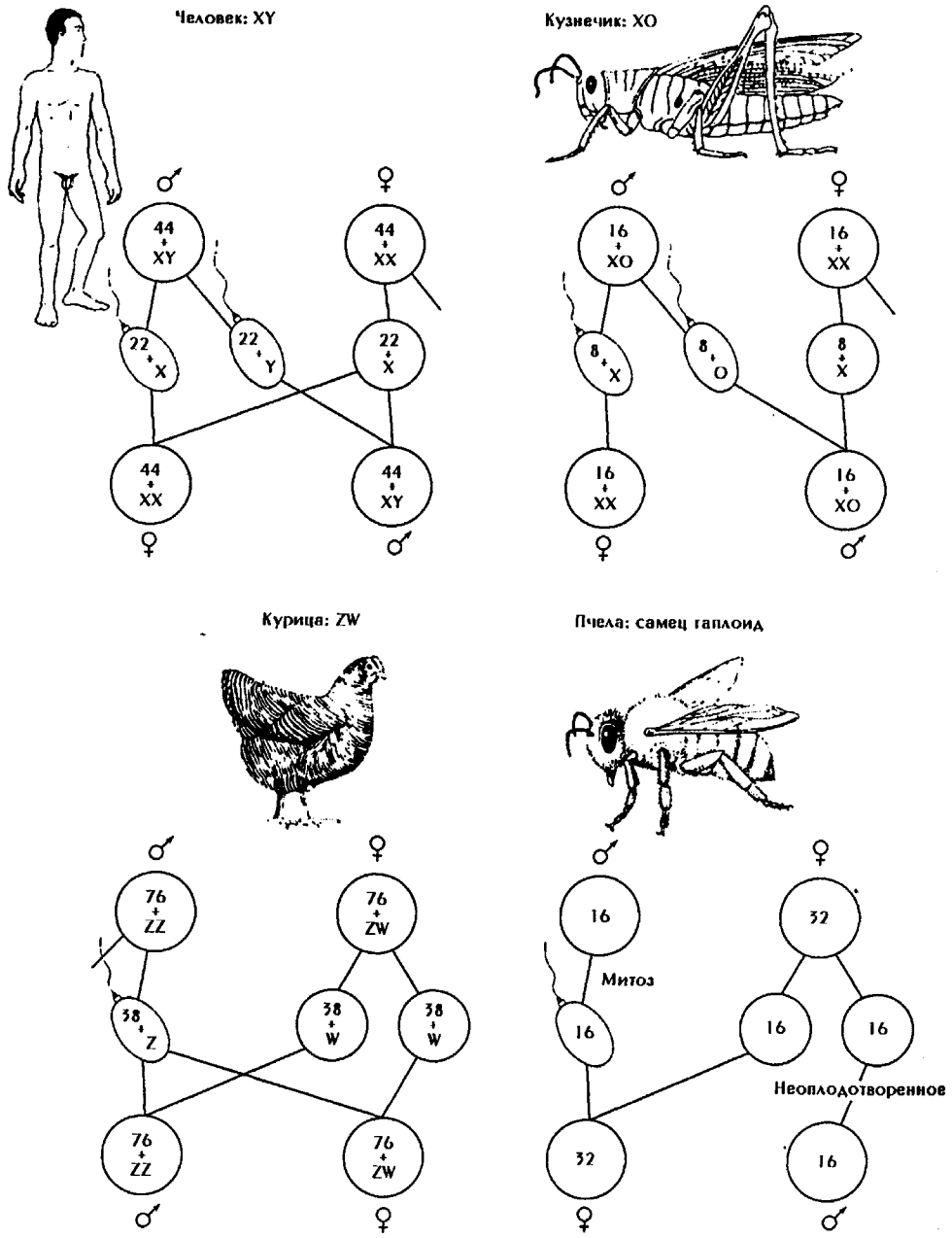


Рис. 151. **Четыре типа определения пола.**

У женщин в соматических клетках, кроме аутосом, присутствуют две половые XX - хромосомы. Одна из них выявляется, образуя глыбку хроматина, заметную в интерфазных ядрах при обработке красителями. Это Х - хроматин или тельце Барра. Эта хромосома спирализована и неактивна. Вторая хромосома сохраняет свою активность. В клетках мужского и женского организмов содержится по одной активной Х - хромосоме.

У мужчин тельце Барра не выявляется. Если при мейозе произойдет нерасхождение хромосом, то в одну яйцеклетку попадут две XX - хромосомы. При оплодотворении такой яйцеклетки сперматозоидом, зигота будет иметь большее

число хромосом.

P	♀ XX	→	♂ XY
гаметы	(XX) (O)		(X) (Y)
F_1	XXX XXY		XO YO

Клетки, содержащие больше двух Х - хромосом, имеют большее число телец Барра, потому что активна всегда только одна Х - хромосома.

Например, ХХХ (трисомия по Х - хромосоме) по фенотипу девочка. У нее в ядрах соматических клеток выявляются два тельца Барра. При этом синдроме недоразвиты половые железы, снижен интеллект (рис. 152).

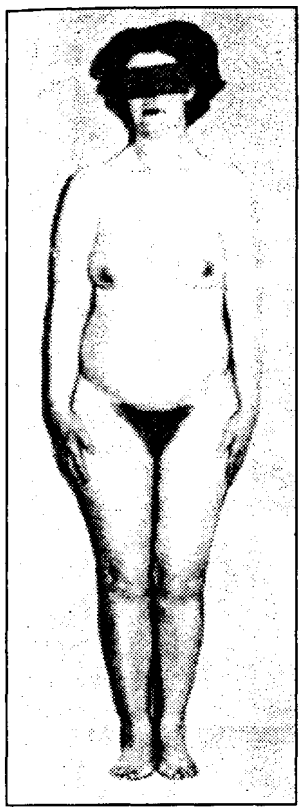


Рис. 152. **Фенотип ХХХ женщины (Miller, 1965).**

XXY - синдром Клайнфельтера - по фенотипу мальчик. У него выявляется тельце Барра, недоразвиты семенники, наблюдается умственная отсталость (рис. 153).

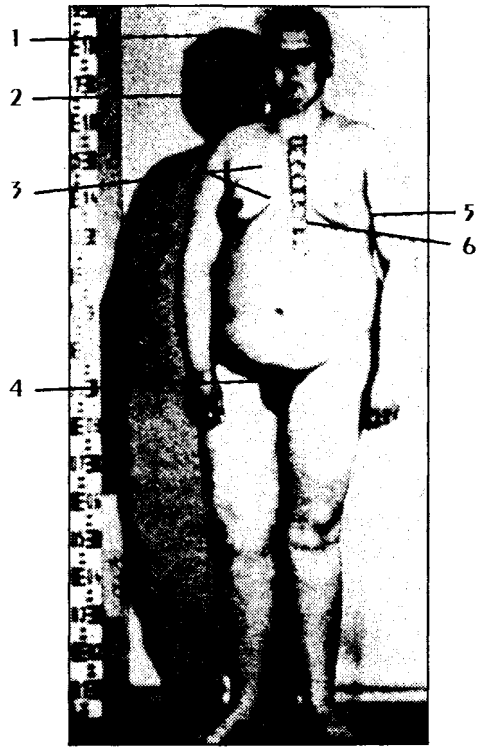


Рис. 153. **Основные клинические симптомы синдрома Клайнфельтера: 1 - высокий рост, отсутствие залысин на лбу, *2* - плохой рост бороды, *3* - тенденция к выпадению волос на груди, *4* - женский тип оволосения лобка, *5* - гинекомастия, *6* - остеопороз; евнухоидный и слегка феминизированный габитус, слегка снижен IQ; атрофия тестикул (тубулярный склероз, гиперплазия клеток Лейдига); моча: повышение гонадотропинов и снижение 17-кетостсроидов.**

ХО - моносомия по Х - хромосоме - синдром Шерешевского - Тернера. Это девочка. У нее недоразвиты половые железы, малый рост, тельце Барра отсутствует (рис. 154).

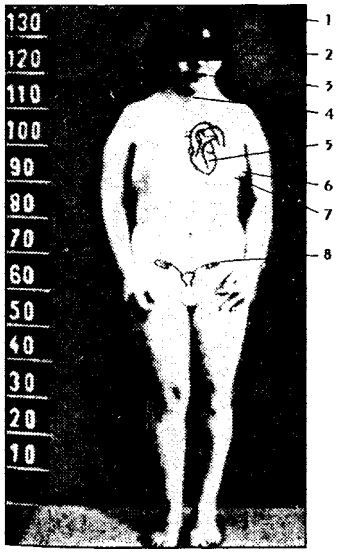


Рис. 154. Основные клинические симптомы синдрома Тсрнера. *1* - низкий рост, *2* - лицо "сфинкса", *3* - рыбий рот, *4* - крыловидная складка на шее, 5 - коарктация аорты, *6* - широко расставленные соски, 7 -слабое развитие молочных желез, *8* - рудиментарные яичника. Моча: повышение гонадотропинов и снижение 17-кетостероидов и эстрогенов.

YO - не жизнеспособен.

Признаки, гены которых находятся в половых хромосомах наследуются сцепленно с полом (рис. 155). Наследование признай ков, гены которых находятся в X и Y - хромосомах, называют наследованием, сцепленным с полом. Распределение генов в потомстве должно соответствовать распределению половых хромосом в мейозе и их сочетанию при оплодотворении (рис. 156).

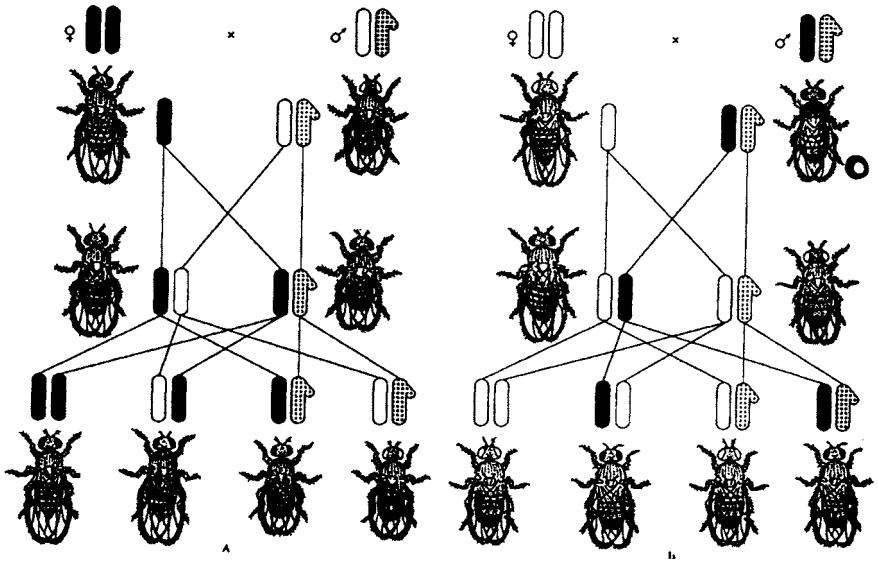


Рис. 155. **Наследование признаков, сцепленных с полом, у дрозофилы. *А* - скрещивание нормальной красноглазой самки с белоглазым самцом (ген *white*). *Б* - скрещивание белоглазой самки с нормальным красноглазым самцом.**

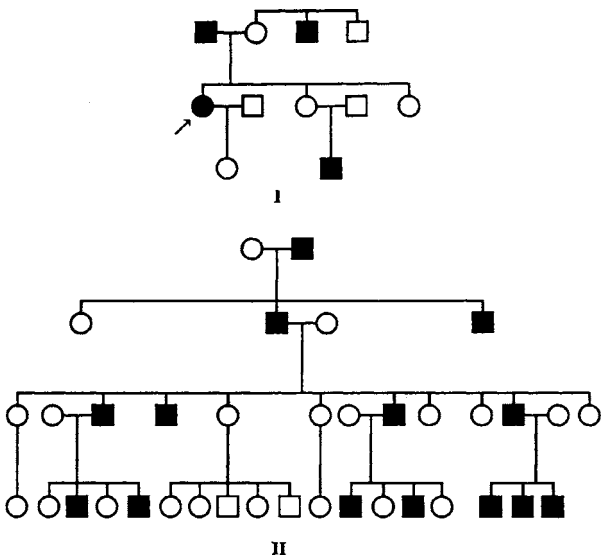


Рис. 156. **Родословные по признакам, сцепленным с половыми хромосомами. *1* - родословная, в которой имеется женщина, гомозиготная по гену гемофилии, *2* - родословная семьи с аномалией, передающейся через Y - хромосому (перепонки между пальцами).**

В Y - хромосоме есть ген, определяющий развитие мужского пола, необходимый для дифференцировки семенников. В X - хромосоме таких генов нет,

но есть много других генов. Y - хромосома очень мала и не содержит многих генов, которые есть в X - хромосоме.

У гетерогаметного пола (мужского) большинство генов, локализованных в X - хромосоме, находится в гемизиготном состоянии, т.е. не имеют аллельной пары. В мужских организмах любой рецессивный ген, локализованный в одном из негомологичных участков X - хромосомы, проявляется в фенотипе.

Y - хромосома содержит некоторое количество генов, гомологичных генам X - хромосомы, например, гены геморрагического диатеза, общей цветной слепоты и др. (рис. 157).

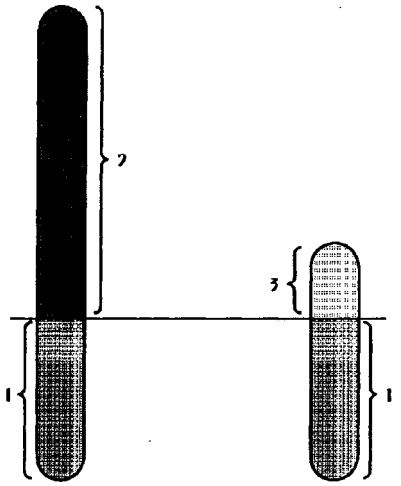


Рис. 157. **Карты X и Y-хромосом человека (грубая схема). *1* - гомологичные участки X- и Y - хромосом (содержат рецессивные гены, обусловливающие развитие общей цветной слепоты, пигментной ксеродермы, болезни Огути, спастической параплегии, эпидермального буллеза и, быть может, расщепленных губ и неба), *2* - негомологичный участок X-хромосомы (содержит рецессивные гены гемофилии, дальтонизма, мышечной дистрофии, гипогаммаглобулинемии, доминантного гена гипофосфатемического рахита), *3* - негомологичный участок Y-хромосомы (содержит гены, приводящие к развитию перепонок между пальцами и волосатых ушей).**

У человека известны рецессивные сцепленные с полом признаки, такие как гемофилия, дальтонизм, мышечная дистрофия и др. В X - хромосоме есть ген, определяющий признак свертывания крови. Рецессивный ген вызывает развитие гемофилии (рис. 158, 159).

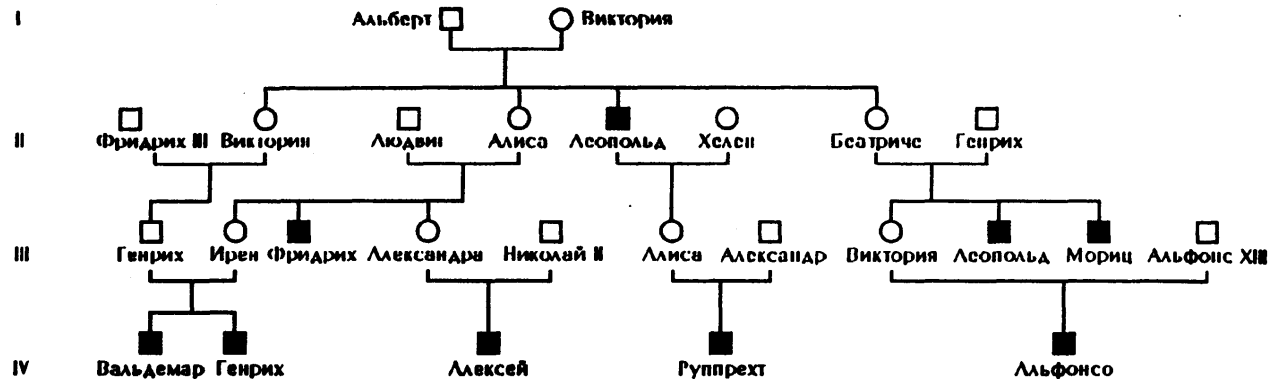


Рис. 158. **Родословная с X - сцепленной рецессивной гемофилией А в европейских королевских домах. Королева Виктория была гетерозиготной. Она передала мутантный ген одному сыну -**

гемофилику и трем дочерям.

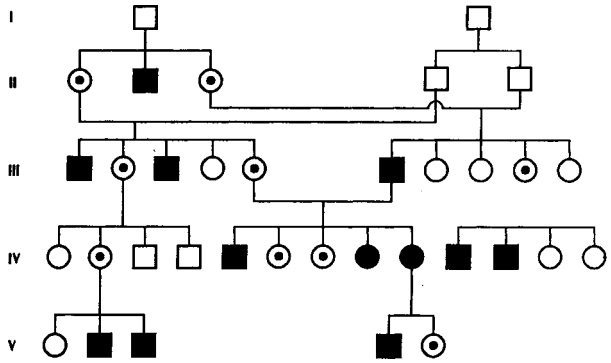


Рис. 159. **Родословная с двумя женщинами, гомозиготными по Х - сцепленной гемофилии. Родители - двойные двоюродные сибсы. ⊙ - облигатные гетерозиготы.**

У женщин две ХХ - хромосомы. Рецессивный признак (гемофилия) проявляется в том случае, если гены, отвечающие за него, находятся в двух Х - хромосомах: X^hX^h. Если организм гетерозиготен по этим генам, то гемофилия не проявится. В мужском организме одна Х - хромосома. Если в ней ген Н или h, то эти гены обязательно проявят свое действие, потому что Y - хромосома не несет данных генов.

P	♀ X^HX^H	→	♂ X^hY
гаметы	X^H		X^h Y
F_1	X^HX^h		X^HY

Все здоровы. Если мать - носительница гена:

P	♀ X^HX^h	→	♂ X^HY
гаметы	X^H X^h		X^H Y
F_1	X^HX^H X^HY		X^HX^h X^hY

Все девочки здоровы. Половина мальчиков больна гемофилией.

Женщина может быть гомозиготна или гетерозиготна по генам, локализованным в Х - хромосоме, но рецессивные гены проявляются только в гомозиготном состоянии.

Если гены находятся в Y - хромосоме (голандрическое наследование), то признаки, ими обусловленные, передаются от отца к сыну. Например, так наследуется волосатость ушей. Y - хромосома у человека контролирует дифференцировку семенников. У мужчин одна Х - хромосома. Все гены, находящиеся в ней, в том числе и рецессивные, проявляются в фенотипе. В этом заключается одна из причин повышенной смертности мужских особей по сравнению с женскими.

Признаки, проявление которых различно у представителей разных полов, или проявляющиеся у одного пола, относятся к признакам, ограниченным полом.

Эти признаки могут определяться генами, расположенными как в аутосомах, так и половых хромосомах. Возможность развития признака зависит от пола

организма. Например, тембры голоса баритон и бас характерны только для мужчин.

Проявление генов, ограниченных полом, связано с реализацией генотипа в условиях среды целостного организма. Помимо генов, ответственных за развитие вторичных половых признаков, которые в норме работают только у одного из полов, у другого они присутствуют, но "молчат". Функциональную активность целого ряда других генов определяет гормональная деятельность организма. Например, у быков есть гены, контролируйте продукцию молока и его качественные особенности (жирность, содержание белка и др.), но у быков они "молчат", а функционируют только у коров. Потенциальная способность быка давать высокомолочное потомство делает его ценным производителем молочного стада.

Есть признаки, зависимые от пола. Гены, степень проявления которых определяется уровнем половых гормонов, называются генами, зависимыми от пола. Эти гены могут находиться не только в половых хромосомах, но и в любых аутосомах.

Например, ген определяющий облысение, типичное для мужчин, локализован в аутосоме, и его проявление зависит от мужских половых гормонов. У мужчин этот ген действует как доминантный, а у женщин как рецессивный. Если у женщин этот ген в гетерозиготном состоянии, то признак не проявляется. Даже в гомозиготном состоянии у женщин этот признак слабее выражен, чем у мужчин.

4.3.9. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ

Общие законы наследственности одинаковы для всех организмов. Наследственность - это одно из основных свойств живого. Она проявляется у всех организмов, обеспечивает хранение и репродукцию наследственной информации, обеспечивает преемственность между поколениями. Наследственность реализуется в процессе наследования или воспроизведения в ряду поколений специфического характера обмена веществ и индивидуального развития в определенных условиях среды. Наследственность может реализоваться в организме в различных вариантах, в зависимости от особенностей генотипа и условий внешней среды.

Наследование - способ передачи наследственной информации, меняющийся в зависимости от форм размножения. При бесполом размножении наследование осуществляется через вегетативные клетки и споры, обеспечивая большое сходство между материнскими и дочерними поколениями.

При половом размножении - через половые клетки. Сходство между родителями и детьми меньше, но велика изменчивость и появляется богатый материал для отбора.

Наследование - способ распределения наследственной информации от родителей к детям.

В зависимости от локализации наследственного материала в клетке различают ядерное (гены находятся в хромосомах в ядре) и цитоплазматическое (гены находятся в ДНК органелл) наследование.

Цитоплазматическое наследование - воспроизведение в ряду поколений признаков, контролируемых нуклеиновыми кислотами клеточных органелл - митохондрий, хлоропластов и др. внехромосомыми элементами. Характерно для растений. У высших эукариот - образуются гаметы, и цитоплазма передается женскими половыми клетками. У этих организмов цитоплазматическое наследование характеризуется "материнским эффектом" - через цитоплазму передаются только признаки матери.

Совокупность наследственных задатков цитоплазмы называется плазмоном, а сами задатки - плазмагенами.

Гены митохондрий могут мутировать и вызывать некоторые пороки развития у человека. Например, сращение нижних конечностей, раздвоение позвоночного столба.

Выделяют несколько типов наследования признаков. Ядерное наследование может быть аутосомным (гены находятся в аутосомах) и сцепленным с полом (гены находятся в половых хромосомах).

Важное значение информация о механизмах наследования имеет в медико-генетическом консультировании при определении риска рождения ребенка с наследственной болезнью.

Качественные характеристики организма контролируются моногенно, т.е. одной парой аллельных генов.

Количественные признаки контролируются многими генами, находящимися в разных участках хромосом или в разных парах хромосом, т.е. полигенно.

Моногенное наследование бывает аутосомным (доминантным, рецессивным, кодоминантным) и сцепленным с полом (с X - хромосомой -- доминантное и рецессивное, и с Y - хромосомой - голандрическое наследование), и соответствует правилам наследования отдельно взятых менделирующих признаков.

Типы наследования и формы проявления генетических задатков многообразны, и для дифференциации между ними требуются специальные методы анализа (рис. 160).

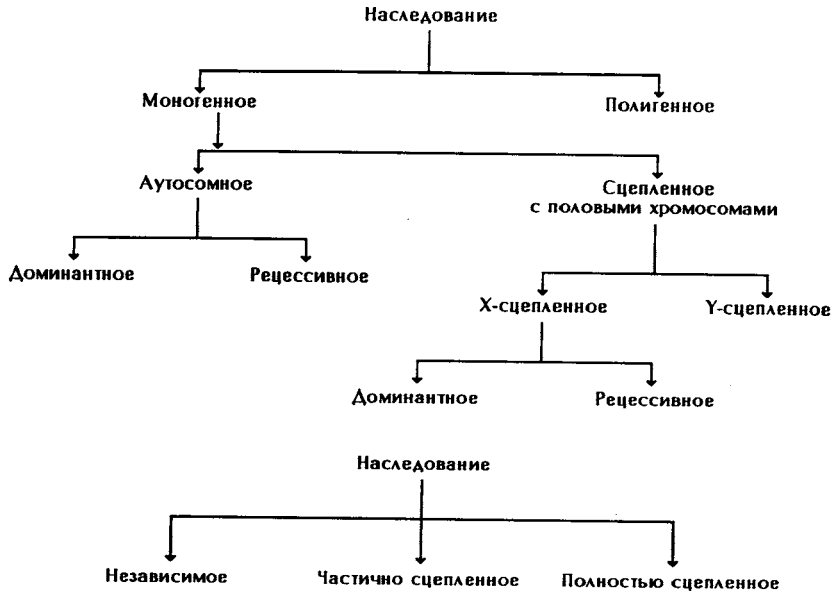


Рис. 160. **Типы наследования.**

Для анализа типа наследования используется генеалогический метод. Он заключается в анализе родословных и позволяет определить тип наследования (доминантный, рецессивный, аутосомный или сцепленный с полом). Для этого применяют определенные методики и обозначения.

Человек, с которого начинается исследование, называется пробандом, его братья и сестры - сибсы (рис. 161).

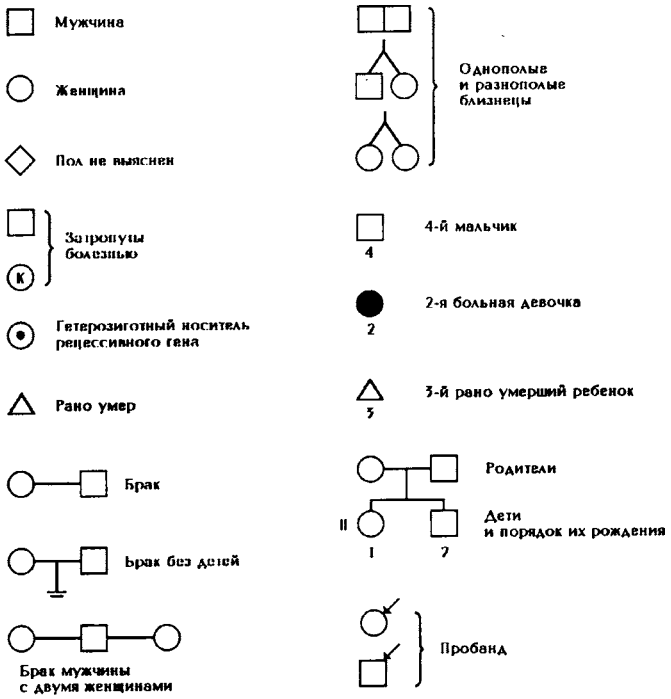


Рис. 161. **Обозначения, принятые в родословных схемах.**

Родословную составляют по одному или нескольким признакам. Важно знать точные родственные связи между пробандом и каждым членом родословной.

При аутосомном наследовании признак с одинаковой вероятностью проявляется у обоих полов. Есть аутосомно-доминантный и аутосомно-рецессивный типы наследования (рис. 162, 163).

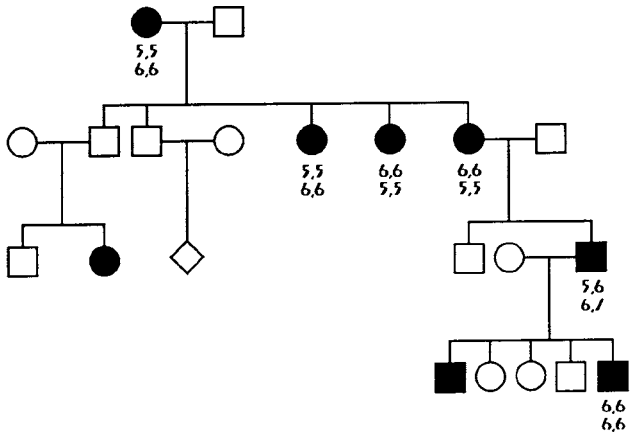


Рис. 162. **Родословная по аутосомно-доминантному признаку - полидактилия. Верхние цифры - число пальцев на руках, нижние цифры - число пальцев на ногах.**

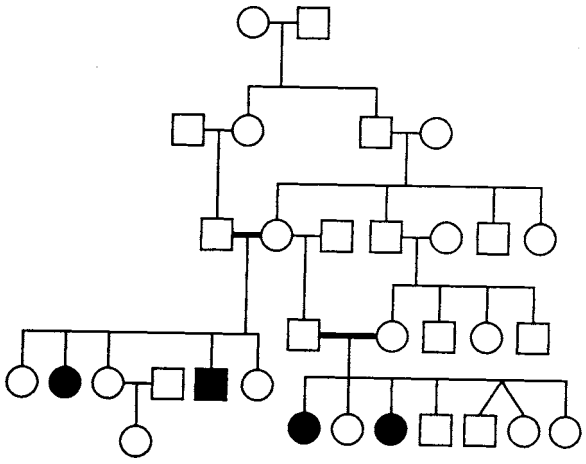


Рис. 163. **Родословная по аутосомно-рецессивному признаку - фенилкетонурия (показано проявление патологии у потомков двоюродных сибсов - этот брак выделен жирной линией).**

Аутосомно-доминантный тип наследования характеризуется тем, что:

1. Признак можно проследить в каждом поколении.

2. Редкий признак наследуется половиной детей - это наследование связано с неполной пенетрантностью и низкой экспрессивностью.

Пенетрантность - это количественный показатель фенотипиче-кого проявления гена. Пенетрантность характеризует процент особей, проявляющих в генотипе данный ген, по отношению к общему числу особей, у которых он мог бы проявиться. Если мутантный ген проявляется у всех особей - это 100% Пенетрантность. Если неполная Пенетрантность, то указывают процент особей, проявляющих ген (рис. 164).

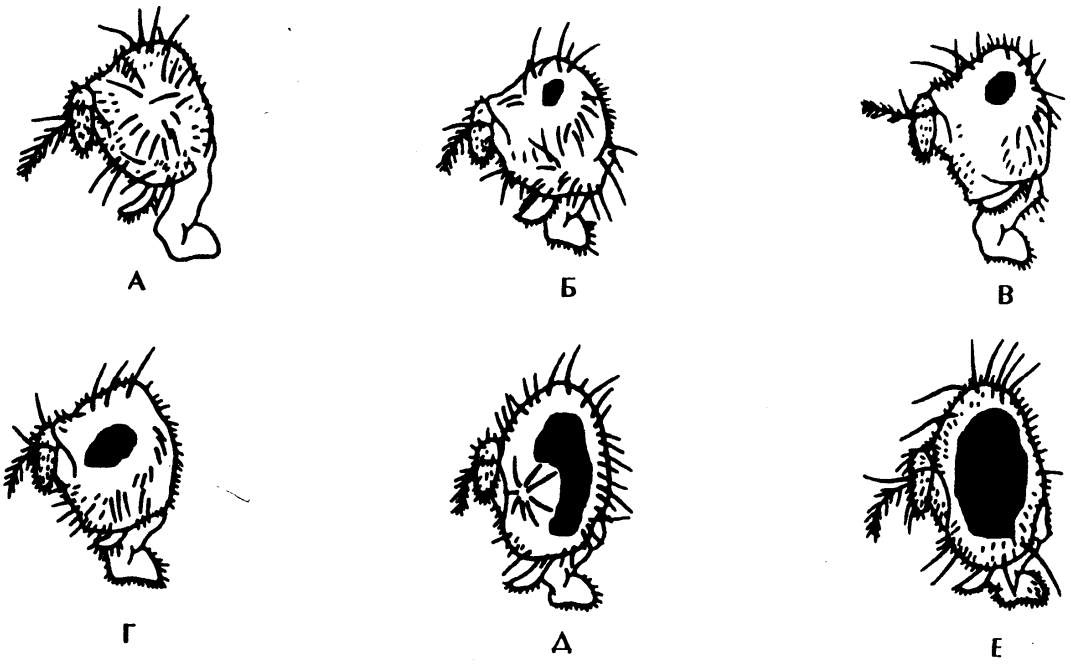


Рис. 164. **Пенетрантность и экспрессивность гена *Lobe* у *D. melanogaster.* Для этого доминантного гена характерна варьирующая экспрессивность: размер глава изменяется от нуля *(А)* до нормального *(Е).* Данный ген перетрантен только у 75% носителей (А-Д).**

Экспрессивность - степень выраженности признака при реализации генотипа в различных условиях среды. Эта выраженность фенотипического проявления гена связана с изменчивостью признака в пределах нормы реакции. Понятие экспрессивности аналогично тяжести заболевания (рис. 165).

Рис. 165. Различная экспрессивность полидактилии. Существует много форм полидактилии: дополнительный палец вырастает и рядом с большим пальцем, и рядом с мизинцем. В некоторых семьях полидактилия обусловлена наличием доминантного гена *(D),* контролирующего число лучистых костей, которые образуются в эмбриональных зачатках кистей рук и стоп ног. Экспрессивность генотипа Dd варьирует иногда даже у одного и того же человека, который может иметь на одной руке пять пальцев, а на другой шесть. В таких

случаях варьирующая экспрессивность определяется внутренней средой развивающегося организма.

3. Потомки мужского и женского пола наследуют признаки одинаково часто.

4. Оба родителя в равной мере передают признак детям.

При аутосомно-рецессивном типе наследования:

1. Признак может отсутствовать в поколении детей и может проявиться в поколении внуков.

2. Признак может развиваться у детей при отсутствии его у родителей. У детей признак обнаруживается в 25% случаев.

3. Признак наследуется всеми детьми, если оба родителя его имеют.

4. Признак развивается у 50% детей, если он есть у одного из супругов.

5. Признак наследуется потомками мужского и женского пола одинаково часто.

Если рецессивный признак редок, то родители носителей этого признака часто являются близкими родственниками. Объясняется это тем, что родственники чаще оказываются гетерозиготными по одному и тому же мутантному гену, и их брак приводит к рождению больного ребенка.

При аутосомно-доминантном типе наследования - неполном доминировании и кодоминировании - имеет место менее выраженное развитие признаков у потомков - гетерозигот, по сравнению с гомозиготами. Например, доминантный ген брахидактилии более проявляет свое действие у гомозигот, чем у гетерозигот.

Признаки, сцепленные с полом, встречаются у особей разного пола в зависимости от локализации соответствующего гена в X - или Y - хромосоме.

Доминантный и рецессивный типы наследования характерны для наследования, сцепленного с полом. Признаки, за развитие которых отвечают гены, локализованные в Y - хромосоме, передаются от отца сыновьям (голандрическое наследование). Примером может служить гипертрихоз - волосатость ушей у мужчин.

Специфичным для признаков, наследуемых сцепленно с X-хромосомой, является доминирование нормы. Поэтому женщины редко поражаются наследственными болезнями, контролируемыми генами X-хромосомы (только в случае, если отец болен, а мать гетерозиготна и является носительницей патологического гена).

При X - сцепленном доминантном типе наследования:

1. Женщины наследуют признак чаще, чем мужчины.

2. Если признак у женщины, то наследуют либо все дети (мать гомозиготна), либо половина детей, безотносительно к их полу (мать гетерозиготна).

3. Если признак есть у отца, то он наследуется всеми детьми женского пола.

Примером может служить наследование коричневой эмали зубов, рахита, не поддающегося лечению витамином (рис. 166).

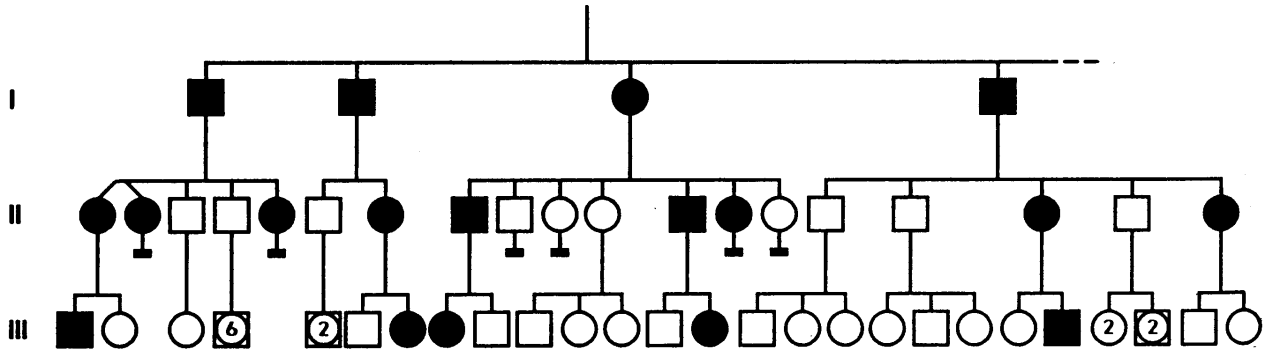


Рис. 166. **Наследование доминантного признака, сцепленного с Х - хромосомой (рахит, не поддающийся лечению витамином О).**

При Х - сцепленном рецессивном типе наследования:

1. Мужчины наследуют этот признак чаще, чем женщины.

2. Девочки наследуют признак от отца.

3. Если у родителей признак не выражен, то могут родиться дети, имеющие его, и 50% сыновей будут его наследовать.

4. Прослеживается тенденция к чередованию поколений с большим и меньшим числом мужчин, имеющих данный признак. Например, так наследуется гемофилия (рис. 167).

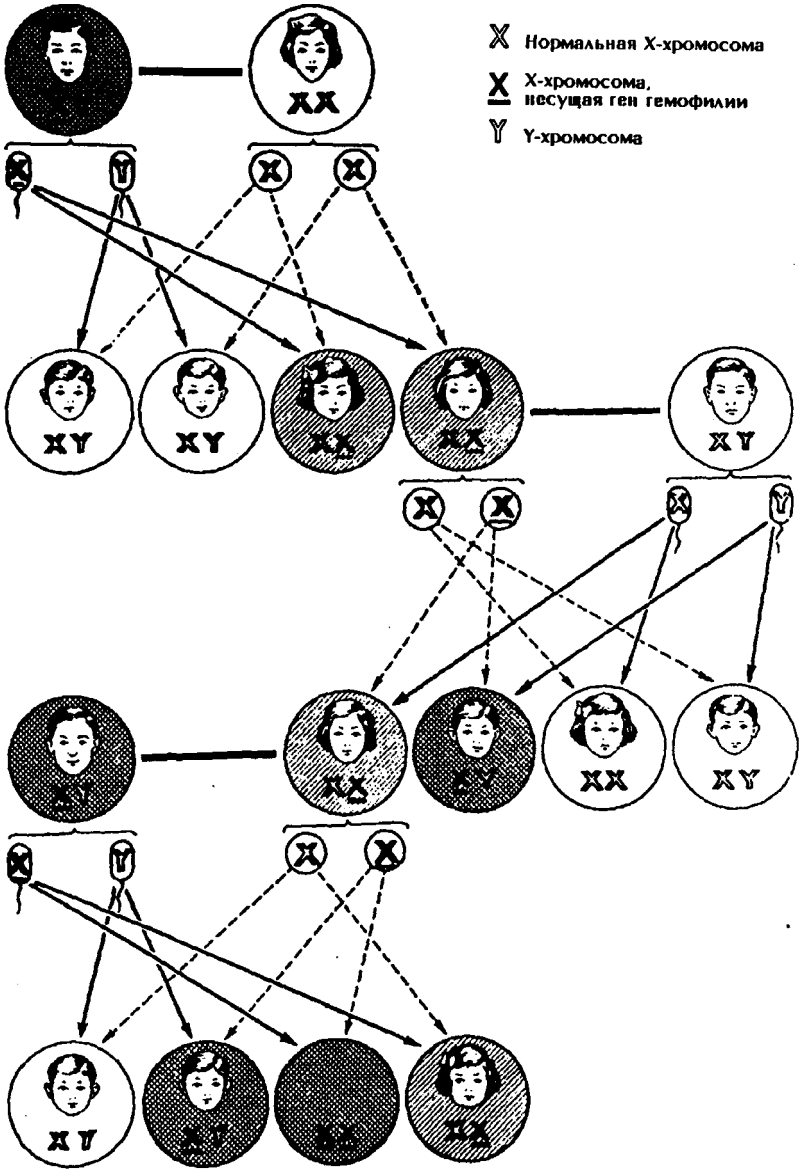


Рис. 167. **Наследование гемофилии. Родители и их потомки первого, второго и третьего поколения.**

Большие трудности в определении типа наследования представляют генокопии - это появление одних и тех же признаков, развивающихся под контролем неаллельных генов.

Например, у человека известно несколько форм рецессивной наследственной глухоты, вызываемых мутантными аллелями нескольких аутосомных генов и одного сцепленного с Х - хромосомой.

Для прогноза возможного проявления наследственных заболеваний у потомков, если родители имеют сходные болезни, важно знать тип наследования.

При соотносительном наследовании нескольких признаков тип наследования может быть независимым, частично сцепленным и сцепленным.

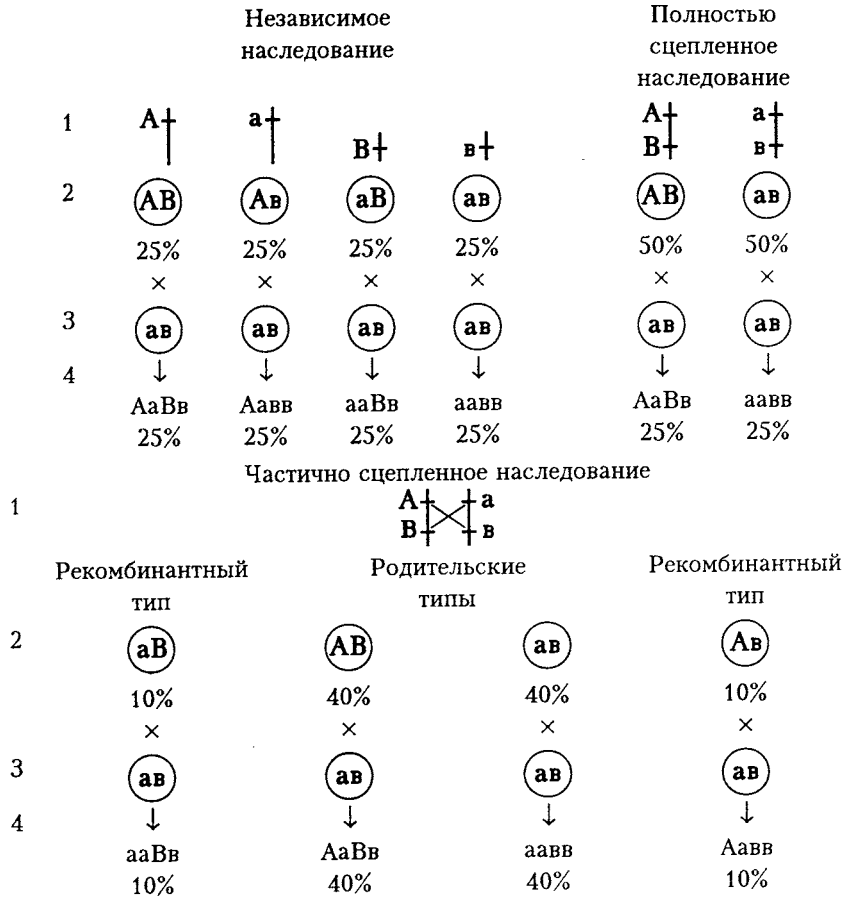
При независимом наследовании происходит случайное комбинирование признаков родителей у потомков. Оно свойственно признакам, гены которых

находятся в негомологичных хромосомах или в одной хромосоме на расстоянии более 50 морганид. У человека независимо наследуются способность ощущать вкус фенилтиомочевины и выделение в слюну эритроцитарных антигенов системы групп крови АВ0.

При полностью сцепленном наследовании гены, кодирующие признаки, передаются от родителя сцепленно с хромосомой, т.к. эти гены находятся очень близко друг от друга, и кроссинговер не происходит. Полное сцепление генов характерно для таких признаков, как синтез полипептидов (β- и γ-гемоглобина у человека.

При частично сцепленном наследовании у части потомков признаки родителей воспроизводятся совместно, а у другой части - независимо. Это происходит в случаях, когда гены в одной группе сцепления расположены на расстоянии, допускающем осуществление кроссинговера.

У человека гены, контролирующие выделение в слюну антигенов системы групп крови АВ0 и системы *Lutheran,* располагаются в одной хромосоме на расстоянии 15 морганид. Признаки наследуются по частично сцепленному типу.



1 - гены признаков А и В располагаются в негомологичных (а) хромосомах или на разном расстоянии в одной хромосоме (б, в);

2 - частота образования гамет с разным составом аллелей (в процентах);

3 - анализирующее скрещивание с особью, образующей один тип гамет;

4 - соотношение потомков с разными генотипами, рождающихся в результате

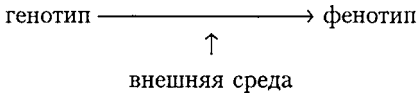
анализирующего скрещивания.

4.3.10. ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Изменчивость - способность живых организмов приобретать новые признаки и свойства. Изменчивость отражает взаимосвязь организмов с внешней средой. Различают ненаследственную и наследственную изменчивость.

4.3.10.1. НЕНАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Ненаследственная изменчивость связана с изменением фенотипа и не затрагивает генотип. Любое изменение фенотипа организма - результат взаимодействия генотипа с условиями внешней среды:



Фенотипические изменения, вызываемые известными факторами внешней среды, называют модификациями. Модификационная изменчивость отличается следующими особенностями:

• массовым характером изменений, затрагивающих большинство особей в популяции;

• адекватностью изменений воздействиям среды;

• кратковременностью большинства модификаций;

• модификации не наследуются.

Предел модификационной изменчивости, обусловленный генотипом, называют нормой реакции. Изменений самого генотипа не возникает. Модификации не передаются следующему поколению и исчезают после того, как прекратилось действие фактора, вызывающего их.

Факторы внешней среды (свет, температура, влажность) оказывают влияние на функцию генов и развитие организма (рис. 168, 169).

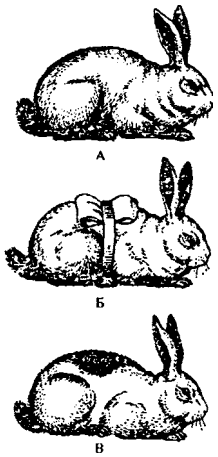


Рис. 168. **Фенотипическое изменение окраски шерсти гималайского кролика под влиянием различных температур. *А* - кролик, выращенный при обычной температуре (20°С), *Б* - кролик, у которого на спине выбрита часть шерсти и кожа охлаждается под специальной повязкой, *В* - кролик с пигментированной шерстью на участке тела, который подвергался охлаждению.**

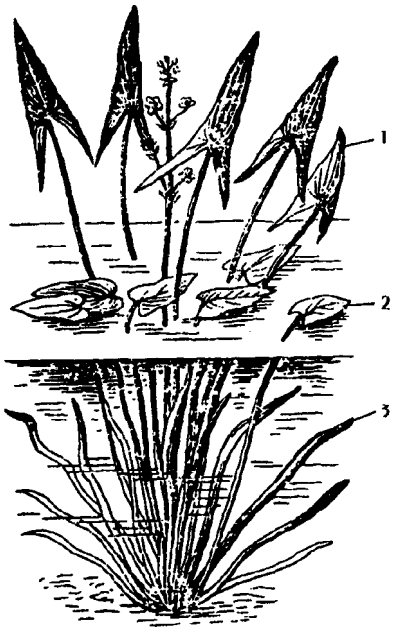


Рис. 169. **Стрелолист образует разные по форме листья при развитии растения на суше (*1*) и в воде (2 и *3*).**

Например, цветок примулы имеет в комнатных условиях (18-20°С) красную окраску цветов. Если увеличить влажность и повысить температуру до 30-35°С, то действие генов, отвечающих за окраску, подавляется и цветы будут белыми. Если растение вернуть в прежние нормальные условия (18-20°С), то примула будет иметь красные цветы. Семена, собранные от белых и красных растений, дадут потомство в зависимости от условий среды.

Количество эритроцитов в 1 мм^3 увеличивается почти вдвое у альпинистов, поднимающихся на высоту 4 тыс. метров, но когда они возвращаются в долину, число эритроцитов становится нормальным. Это связано с влиянием концентрации кислорода в воздухе, его дефицита в высокогорной местности.

Наследуется не признак, а тип биохимической реакции на условия внешней среды.

Возникновение модификации связано с воздействием условий среды на ферментативные реакции, протекающие в организме.

$$\text{Ген} \rightarrow \text{и–РНК} \rightarrow \text{синтез белка} \rightarrow$$
$$\rightarrow \text{биохимическая реакция} \rightarrow \text{признак}$$
$$\uparrow$$
$$\text{условия среды}$$

Признаки формируются под действием условий среды. Признаки бывают пластичными и непластичными. Степень выраженности пластичных признаков зависит от внешней среды. Для них характерна широкая норма реакции. Это количественные признаки (масса тела, окраска цветов). Количественные признаки можно измерить и построить вариационный ряд (рис. 170). Методы вариационной статистики позволяют изучить особенности изменчивости частей тела, органов и т.д.

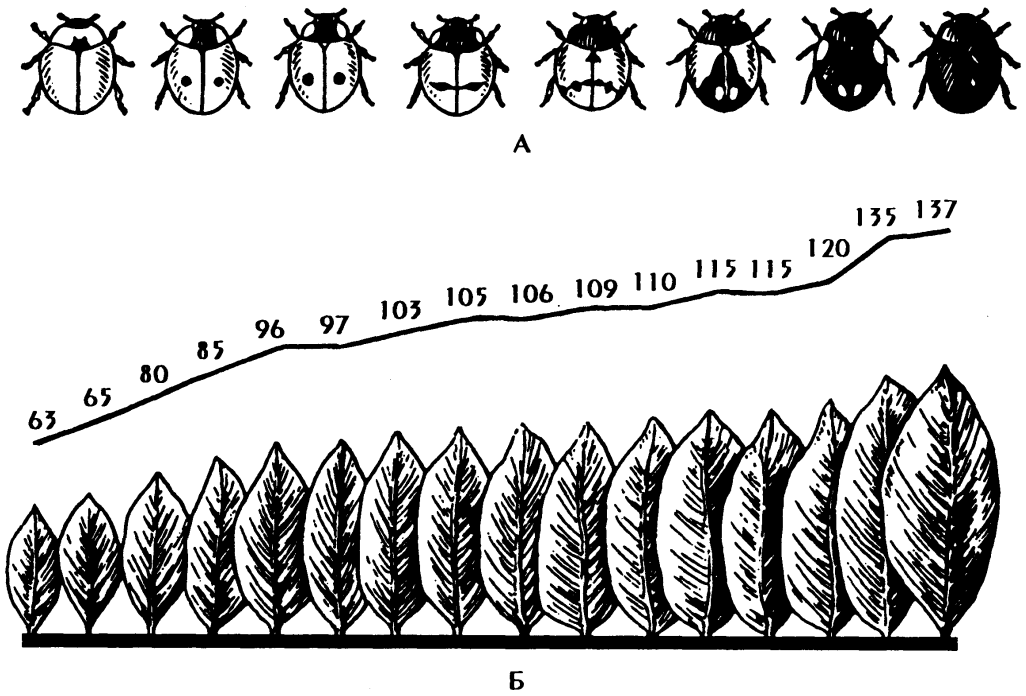


Рис. 170. **Изменчивость. *А* - рисунок надкрыльев божьей коровки, *Б* - размеры листьев лавровишни (цифрами обозначены размеры в мм).**

Непластические признаки остаются практически неизменными при любых условиях среды. Они характеризуются узкой нормой реакции (например, группы крови, окраска глаз).

Большинство модификаций имеет приспособительное значение для адаптации организма к изменяющимся условиям среды.

Многие модификации, особенно те, которые вызваны физическими или химическими факторами, например, мутагенами, резко изменяют фенотип особи, вызывая уродства. Такие модификации называют морфозами.

Возможны модификации, приводящие к появлению фенотипа, напоминающего то или иное аллельное состояние гена, т.е. возникают фенокопии. Возникающее под влиянием среды изменение генотипа как бы копирует тот фенотип, который определен генотипом. Например, катаракта в одних случаях вызвана специфическим геном, а в других - проявляется в результате действия на хрусталик каких-то факторов среды (действие ионизирующего излучения) - фенокопия. Фенокопии по наследству не передаются.

4.3.10.2. НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

При наследственной изменчивости возникают изменения признаков организма, которые определяются генотипом и сохраняются в ряду поколений. Генотипическая изменчивость может быть комбинативной и мутационной.

4.3.10.2.1. КОМБИНАТИВНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Комбинативная изменчивость широко распространена в природе. Она

является важнейшим источником большого наследственного разнообразия, наблюдаемого у животных организмов. Новые комбинации наследственной информации появляются в результате полового размножения.

Комбинативная изменчивость связана с получением новых сочетаний генов в генотипе, что приводит к появлению организмов с новым фенотипом. Это происходит в результате:

• независимого расхождения хромосом при мейозе;
• случайного сочетания при оплодотворении;
• рекомбинации генов в результате кроссинговера;
• взаимодействия генов.

Сами гены при этом не изменяются.

Отличие детей от родителей связано с комбинированием в генотипе детей генов их родителей.

Комбинативной изменчивостью у человека можно объяснить появление у детей II и III групп крови, в отличие от I и IV групп, характерных для их родителей.

	I группа		IV группа
P	♀ I^0I^0	→	♂ I^AI^B
гаметы	I^0		I^A I^B
F_1	I^AI^0		I^BI^0
	II группа		III группа

Селекционеры часто используют скрещивание отличающихся друг от друга пород и сортов для получения новых. У гибридов, возникших в результате скрещивания, проявились не только новые сочетания признаков, но и новые признаки. Например, при скрещивании кур с розовидным гребнем с породой, обладающей гороховидным гребнем закономерно появились особи с ореховидным гребнем.

С комбинативной изменчивостью связано явление гетерозиса - повышенной гибридной силы - которая наблюдается в 1-м поколении при гибридизации между разными сортами растений. У гибридов увеличивается рост, жизнеспособность, урожайность. Ярко выражен гетерозис у кукурузы.

Гетерозис можно объяснить тем, что:

1. У гибридов увеличивается число доминантных генов, влияющих на развитие признака. Например, если предположить, что на рост влияют гены А и В, то в результате брака представителей с генотипами ААвв и ааВВ ребенок с генотипом АаВв будет иметь более высокий рост:

P	♀ AAвв	→	♂ aaBB
гаметы	Ав		aB
F_1		АаВв	

В данном случае имеет место комплементарное действие генов. 2. Иногда гетерозисный организм имеет более выраженные признаки, чем доминантный гомозиготный.

4.3.10.2.2. МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Мутацией (лат. *mutatio* - перемена) называют внезапные наследственные изменения генетического материала, возникающие без видимых причин (спонтанно), или могут быть индуцированы внешним воздействием на организм. Процесс возникновения мутаций называют мутагенезом. Факторы, способные вызвать мутации - мутагенами. Организм, приобретший новый признак в результате мутации и изменивший свой фенотип, называют мутантом. Мутации имеют следующие свойства:

• они возникают внезапно, скачкообразно;

• наследственны, т.е. передаются из поколения в поколение;

• ненаправлены - может мутировать любой локус хромосом;

• одни и те же мутации могут возникать повторно;

• мутации могут быть полезными и вредными, доминантными и рецессивными.

Доминантные мутации проявляются в фенотипе в 1-м поколении. Если доминантные мутации вредные и проявляются и в гомозиготном, и в гетерозиготном организмах, то очень часто организмы оказываются нежизнеспособными и погибают на ранних этапах онтогенеза.

Большинство мутаций рецессивно, не проявляется у гетерозигот и способно накапливаться в генофонде видов, уклоняясь от действия естественного отбора. Мутации часто оказываются вредными, потому что способны нарушать ход биохимических реакций.

При изменении условий внешней среды некоторые ранее вредные рецессивные мутации могут оказаться полезными, и организмы, имеющие их, получат преимущества при естественном отборе.

Мутации, не совместимые с жизнью, называют летальными. Мутации, резко снижающие жизнеспособность, называются полулетальными. Например, ген гемофилии, ген серповидно - клеточной анемии, определяющие синтез аномального гемоглобина.

По месту возникновения мутации бывают генеративными (возникают в половых клетках и проявляются в следующих поколениях) и соматическими (возникают у данного организма, не передаются по наследству при половом размножении и передаются при бесполом).

Соматические мутации возникают часто и остаются незамеченными, но если в некоторых случаях при этом образуются клетки с повышенной скоростью роста и деления, то они могут дать начало опухолям (рис. 171).

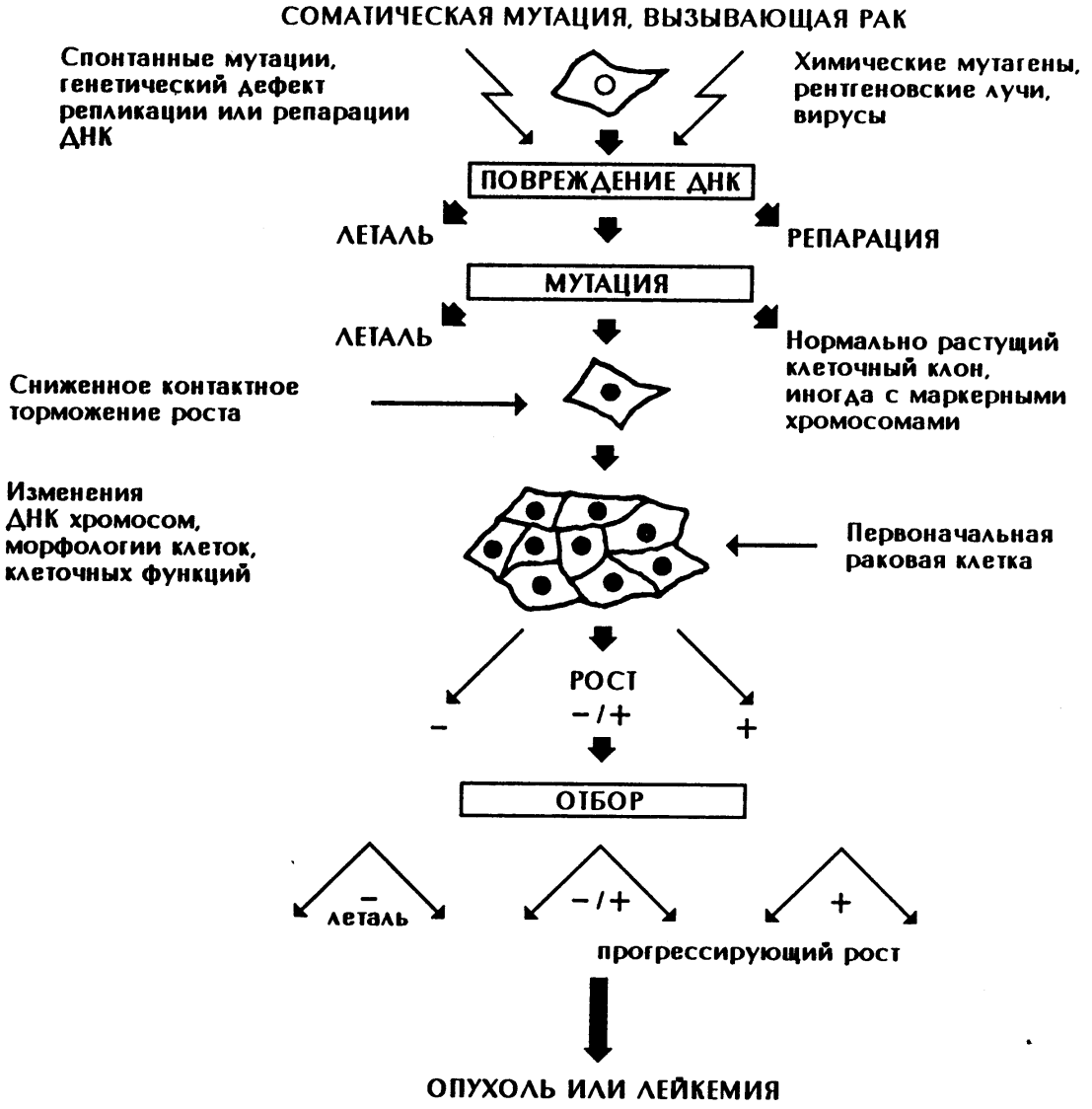


Рис. 171. **Развитие злокачественной опухоли. Соматическая мутация, например, хромосомный разрыв, может привести к образованию клона клеток, обладающих селективным преимуществом. Этот клон может постепенно развиться в злокачественную опухоль.**

По уровню возникновения мутации могут быть связаны с изменением:

- структуры гена - генные;
- структуры хромосом - хромосомные перестройки;
- числа хромосом (полиплоидия, гетероплоидия) - геномные.

4.3.10.2.2.1. ГЕННЫЕ МУТАЦИИ

Генные мутации образуются наиболее часто и затрагивают структуру гена. Ген - участок молекулы ДНК. Генные мутации возникают при изменении химической структуры гена. Это происходит в результате замены одной или нескольких пар азотистых оснований, или мутаций со сдвигом рамки считывания информации, связанных с выпадением или вставкой одного или нескольких азотистых оснований (рис. 172).

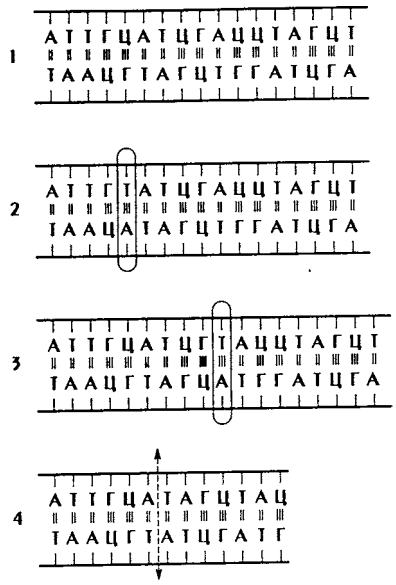


Рис. 172. **Главные классы генных мутаций. *1* - нормальная последовательность нуклеотидов, *2* - замена пары "Ц-Г" на пару "А-Т", *3* - вставка пары "Т-А", *4* - потеря блока из шести пар оснований.**

Мутации, затрагивающие одну пару оснований и приводящие к замене на другую, удвоению, делеции, называют точковыми. Происходит нарушение последовательности нуклеотидов в молекуле ДНК. Это приводит к изменению строения белка. Генные мутации возникают при замене, выпадении, вставке пар нуклеотидов. Большинство мутаций - генные. С ними связаны изменения морфологических, биохимических, физиологических признаков.

При замене одного пуринового основания на другое или одного пиримидинового на другое возникают транзиции: А<=>Г, Т<=>Ц. Возможны четыре типа транзиции. Транзиции возникают при репликации ДНК.

Могут также меняться пиримидиновые основания на пуриновые и наоборот. Такие замены называют трансверсиями. Их восемь типов: А<=>Т, А<=>Ц, Г<=>Ц, Г<=>Т.

Замены оснований приводят к появлению двух типов мутантных кодонов в и-РНК с измененным смыслом (миссенс - кодон) и бессмысленного (нонсенс - кодон). В результате миссенс - мутации может быть заменена одна аминокислота на другую. Это приводит, например, к появлению аномального гемоглобина при серповидно-клеточной анемии, когда в молекуле гемоглобина глутаминовая кислота заменена валином. В результате такого изменения гемоглобин 5 кристаллизуется при более низкой контцентрации кислорода. В венозной крови эритроциты с таким гемоглобином деформируются, становятся серповидными и быстро разрушаются. У человека развивается анемия. Снижается количество кислорода, переносимого кровью. Люди, гомозиготные по мутантному рецессивному аллелю, быстро погибают. У гетерозигот развивается анемия в слабой форме. Аномальный гемоглобин составляет 40%. Носители аллеля серповидно-клеточной анемии невосприимчивы к малярии.

В результате генных мутаций возникают новые аллели или целые серии мутаций и появляются множественные аллели.

Миссенс - мутации могут влиять на активность ферментов и приводить к синтезу менее активных ферментов или снижать их количество.

Генные мутации способны привести к появлению заболеваний, связанных с нарушением обмена веществ.

Например, заболевание фенилкетонурия возникает при рецессивной генной мутации, приводящей к отсутствию активности фермента фенилаланингидроксилазы. Фенилкетонурия наследуется аутосомно - рецессивно. Ген мутантного фермента находится в одной из аутосом, т.е. болеют и мальчики, и девочки. Заболевание проявляется только у гомозигот, имеющих ген фенилкетонурии в обеих гомологичных хромосомах.

Если родители гетерозиготны по гену фенилкетонурии, то может родиться больной ребенок. Заболевание встречается с частотой 1:7000 родившихся детей.

При фенилкетонурии в результате генетического дефекта фермента происходит накопление в организме большого количества фенилаланина и фенилпировиноградной кислоты. С помощью специальных химикатов у новорожденных детей можно обнаружить в моче фенилпировиноградную кислоту или повышенное содержание фенилаланина в крови.

При фенилкетонурии наблюдаются умственная отсталость и замедленное психическое развитие ребенка, поэтому необходима ранняя диагностика заболевания. Раннее выявление заболевания и исключение из питания продуктов, содержащих фенилаланин, спасают ребенка от тяжелых осложнений.

У человека известно не менее 120 заболеваний, связанных с генными мутациями. Обычно это врожденные дефекты различных ферментов, при участии которых протекают биохимические реакции в организме.

Фенилкетонурия - пример ферментопатии. К заболеваниям, связанным с нарушением обмена аминокислот, относят гистидинемию. При этом заболевании имеется врожденный дефект фермента гистидазы, расщепляющей гистидин. В организме накапливается большое количество гистидина и продуктов его распада.

Это заболевание сопровождается умственной отсталостью, неразборчивой речью, снижением пигментации кожи и волос.

Есть мутации генов ферментов углеводного обмена, приводящие к появлению заболеваний, именуемых гликогенозами. Эти заболевания развиваются в результате генетических дефектов различных ферментов, участвующих в распаде гликогена. При гликогенозах наблюдается избыточное отложение гликогена в скелетной мускулатуре, сердечной мышце или печени. При некоторых формах гликогенозов может развиваться умственная отсталость, мышечная слабость и печеночная недостаточность.

Генные мутации бывают причиной ненормального обмена жиров и жироподобных веществ. Заболевания, именуемые липидозами, сопровождаются

тяжелой умственной отсталостью, нарушением функций нервной системы.

Иногда встречаются наследственные дефекты обмена нуклеиновых кислот. При заболевании оротовой ацидурией происходит блокада в системе пиримидиновых нуклеотидов. Мутанты, гомозиготные по данному гену, гибнут внутриутробно, Дети с этим заболеванием умственно отсталы. В их органах и тканях есть отложения оротовой кислоты.

Генетический дефект синтеза пуриновых оснований - причина синдрома Леш - Найхана, который передается сцепленно с полом. Болеют только мальчики. При этом в почках и других тканях накапливается мочевая кислота и возникает подагра.

Нонсенс - мутации приводят к тому, что может появиться нонсенс - кодон не в конце структурного гена, а раньше, что приводит к обрыву полипептидной цепи.

Мутации со сдвигом рамки (фреймшифт), обусловленные вставками или выпадениями одного или нескольких нуклеотидов, напоминают нонсенс - мутации, т.к. приводят к образованию нонсенс - кодонов.

В результате генных мутаций может измениться смысл биологической информации, закодированной в генах. Если условия обитания меняются мало, то возникшие мутации обычно снижают выживаемость вида. Если условия обитания меняются, то наличие мутантных особей может быть полезным.

Появление мутаций связано с нарушением структуры молекулы ДНК. Процесс реконструкции поврежденной ДНК называют восстановлением или репарацией ДНК (рис. 173). Репарация наследственного материала заключается в ферментативном разрушении измененного участка молекулы ДНК с восстановлением на этом участке последовательности нуклеотидов, комплементарной фрагменту неповрежденной молекулы ДНК.

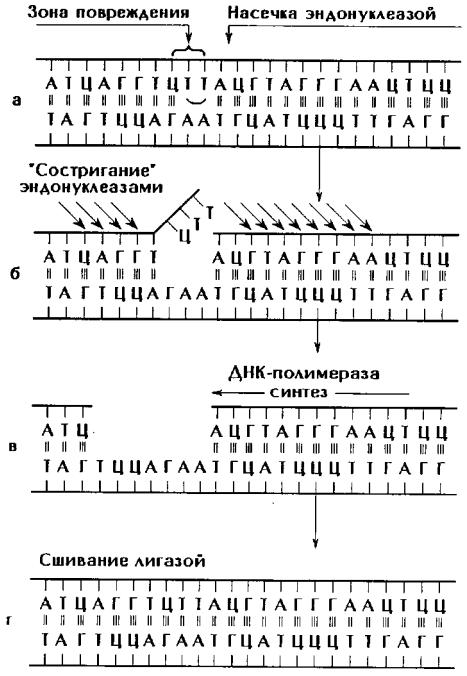


Рис. 173. **Этапы репарации ДНК путем вырезания.**

В некоторых случаях фермент может разрушить фрагмент нормальной молекулы ДНК, комплементарной измененному, в результате чего образуется мутантная двойная спираль.

Так как молекула ДНК - двойная спираль, то образование генной мутации происходит в два этапа. Сначала изменение затрагивает одну молекулу биоспирали. Это называется молекулярной гетерозиготностью или потенциальной мутацией. Если эти изменения затрагивают гомологичный локус комплементарной молекулы, то возникает истинная мутация и достигается состояние молекулярной гомозиготности. Мутация наследуется всеми потомками мутировавшей клетки. Переход в состояние молекулярной гомозиготности является результатом ошибок репарации.

Репарация или коррекция молекулярных нарушений структуры ДНК приводит к устранению из наследственного материала клетки измененного участка. Различают три основных механизма репарации ДНК (рис. 174).

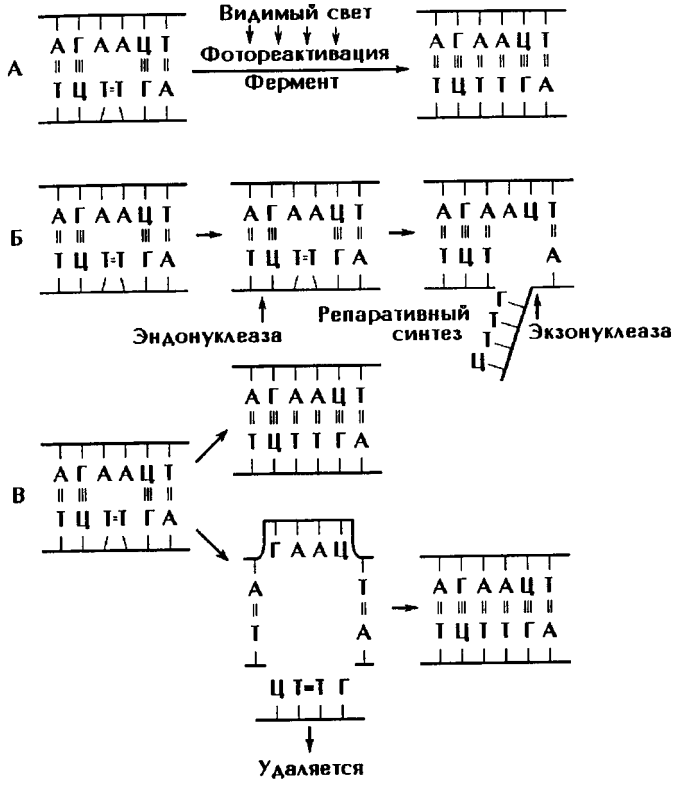
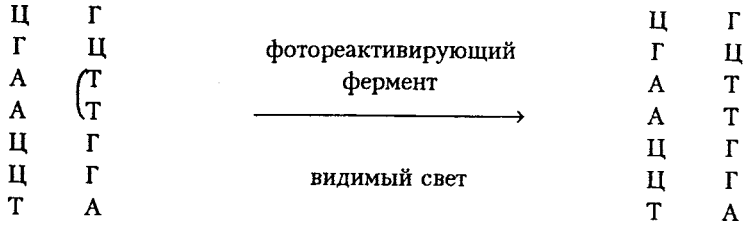


Рис. 174. **Три механизма репарации ДНК. *А* - фотореактивация: тиминовые димеры расщепляются и восстанавливается водородная связь А-Т, *Б* - эксцизионная репарация: полухроматидная последовательность, содержащая тиминовый димер, вырезается и синтезируется новая полухроматида, *В* - пострепликативная (рекомбинационная) репарация: полухроматидная последовательность вырезается, репарация происходит после репликации с участием другого продукта деления.**

1. Фотореактивация. Действие видимого света на клетки, предварительно обработанные УФ - излучением, приводит к снижению летального эффекта в несколько раз, т.е. к реактивации функций облученных клеток. Реактивирующее действие видимого света связано с расщеплением пиримидиновых димеров. Этот

процесс обеспечивается светозависимым фотореактивирущим ферментом.



2. Темновая репарация.

В отличие от фотореактивации в данном случае репарация поврежденной ДНК не нуждается в энергии видимого света. Этот процесс также происходит при участии ферментов. Тиминовые димеры вырезаются из цепи ДНК, в которой остаются бреши. На их места при участии фермента ДНК-полимеразы восстанавливается участок молекулы ДНК, в соответствии с информацией, имеющейся на комплементарной цепи. Фермент ДНК - лигаза принимает участие в восстановлении репарируемой молекулы ДНК.

3. Пострепликационная репарация функционирует в синтетическом периоде митотического цикла. В премитотическом периоде участки молекулы ДНК, имеющие тимидиновые димеры -Т-Т-, не редуплицируются, на их месте образуются бреши. Недостающие фрагменты достраиваются в соответствии с комплементарностью цепи ДНК, что позволяет синтезировать нормальную молекулу ДНК и избежать наследования первичного мутационного изменения дочерними клетками.

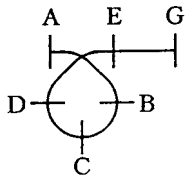
4.3.10.2.2.2. ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ

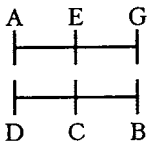
Хромосомные перестройки возникают в результате разрыва хромосомы. Перестройки могут быть внутрихромосомными и межхромосомными.

Хромосомные мутации изменяют дозу генов, вызывают перераспределение генов между группами сцепления, меняют локализацию их в группе сцепления.

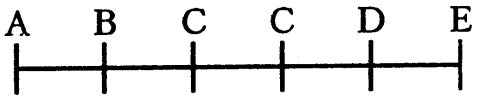
Внутрихромосомные перестройки, связанные с утратой части хромосомы, называют делениями. Концевые делеции называют дефишенси или нехватки. Они связаны с утратой теломерного участка хромосомы.

Интерстициальные делеции образуются в результате выпетливания внутреннего участка хромосомы.

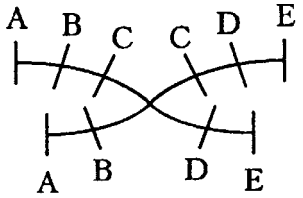


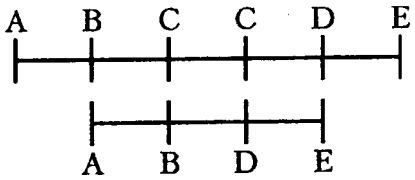


Перестройки, приводящие к удвоению генетического материала, называют дупликациями.

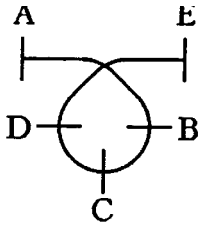


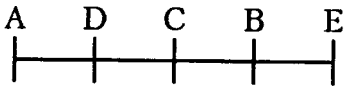
Дупликациям предшествуют делеции в идентичных участках хромосом. Дупликации могут возникнуть при неравном кроссинговере, если разрывы хромосом происходят не в идентичных участках хромосом, то тогда обмен будет иметь место в неравных участках. В результате такого обмена локус гена в одной из гомологичных хромосом может удваиваться, а в противоположной хромосоме образуется его нехватка.





Дупликации и делеции приводят к изменению дозы генов. Перестройки, в основе которых также лежит образование петли с последующим поворотом выпетленного участка на 180° и соответствующим изменением порядка расположения генов, называют инверсией.





К перестройкам могут быть отнесены также транслокации - перемещения участков на другие места хромосомы или обмен участками между различными хромосомами.

У человека известна делеция 5-й хромосомы. Эта делеция выражается в синдроме "кошачьего крика". Делеция, укорочение на 1/3 короткого плеча 5-й хромосомы, приводит к тому, что у новорожденного имеется много аномалий, умственная отсталость, крик похож на кошачий (рис. 175).

Рис. 175. **Больной с синдромом "кошачьего крика" (Macintyre и др., 1964).**

Описаны делеции и по другим хромосомам (рис. 176). Их наличие приводит к порокам развития и летальному исходу.

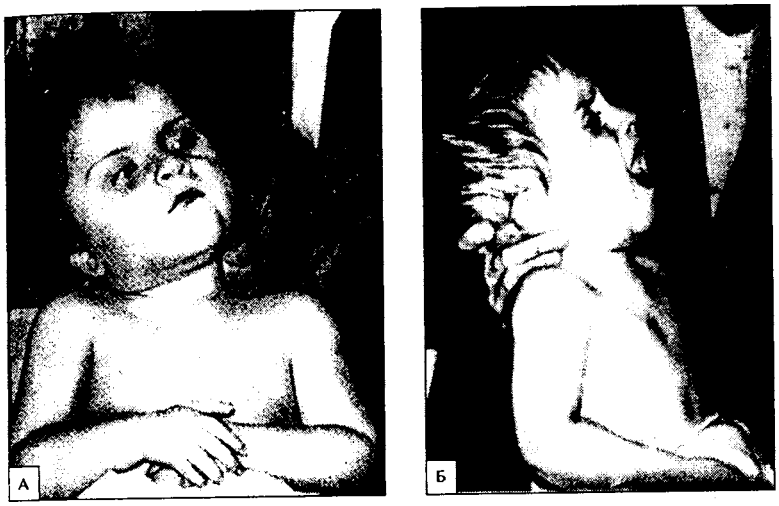


Рис. 176. **Ребенок с делецией длинного плеча 18-й хромосомы (Macintyre и др., 1965).**

Дупликации могут возникать по всем хромосомам. В результате этого появляются пороки развития, снижающие жизнеспособность организма. Например, дупликация участка 9-й хромосомы может привести к порокам мозговой и лицевой частей черепа и других костей, порокам сердца и различных органов.

В случае инверсии участок хромосомы разворачивается на 180°, и разорванные концы соединяются в новом порядке. Если в инвертированный участок попадает центромера, то такую инверсию называют перицентрической. Если инверсия затрагивает только одно плечо хромосомы, то она называется парацентрической. Гены в инвертированном участке хромосомы располагаются в обратном, по отношению к исходному в хромосоме, порядке.

К межхромосомным перестройкам относят транслокации - обмен сегментами между хромосомами (рис. 177).

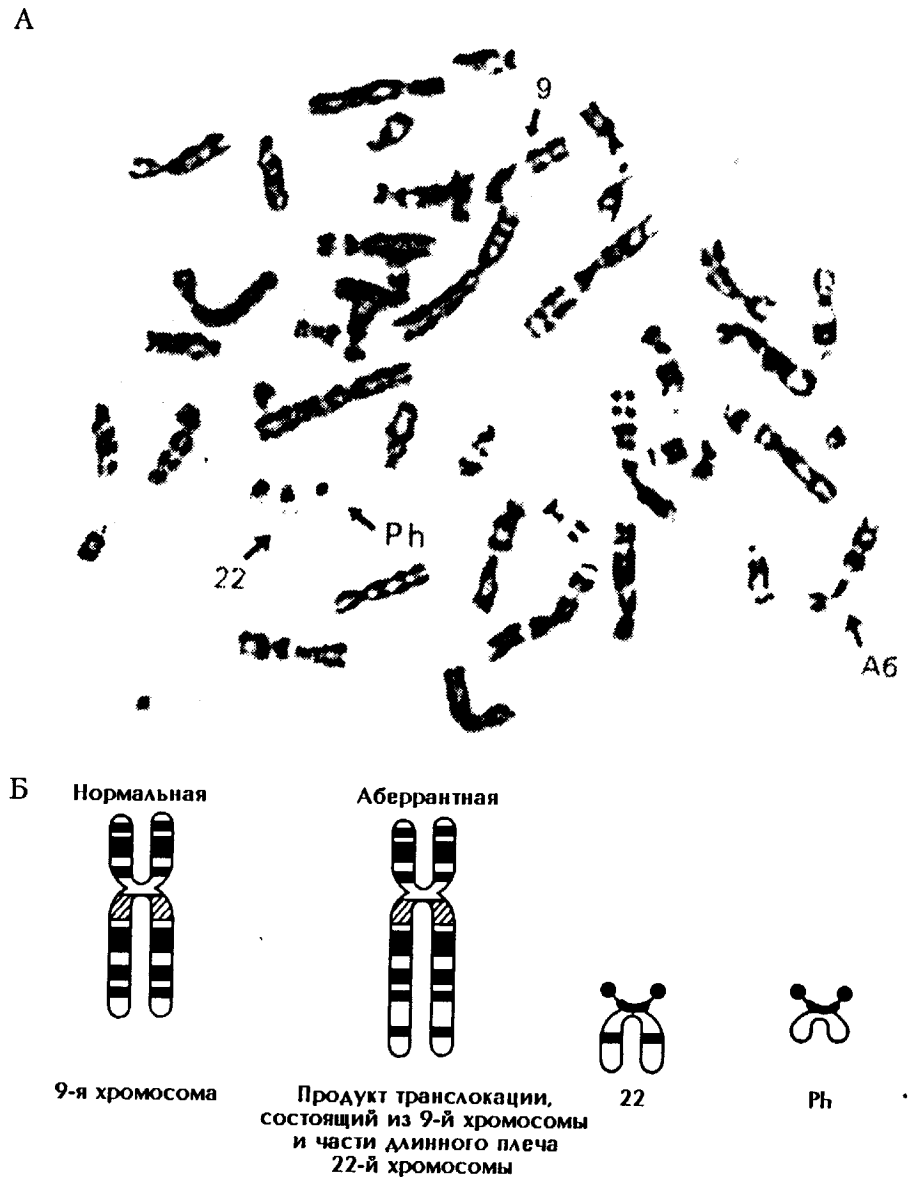


Рис. 177. **Филадельфийская (Ph) хромосома у больного с хроническим миелоидным лейкозом. *А* - транслокация между 22-й и 9-й хромосомами: Аб - аберрантная хромосома, *Б* - схематическое изображение исходных хромосом и продуктов транслокации.**

Различают несколько типов транслокаций:

• реципрокная транслокация, когда две хромосомы взаимно обмениваются сегментами;

• нереципрокная транслокация, когда сегменты одной хромосомы переносятся в другую;

• транслокация типа центрического соединения, когда после ржрывов в околоцентромерном районе соединяются два фрагмента с центромерами таким образом, что их центромеры соединяются, образуя одну.

Синдром Дауна может быть примером такой транслокации. В кариотипе у больных насчитывается 46 хромосом. Транслокация с 21-й хромосомы на 15-ю (рис. 178).

Рис. 178. **Дети с синдромом Дауна. Л - европеоид, *Б* - негр, *В* - представитель азиатской расы. Общие признаки синдрома Дауна более заметны, чем расовые различия (С).**

Транслокационная форма характерна для синдрома Эдвардса, но встречается очень редко.

Транслокационная форма характерна и для синдрома Патау, когда в кариотипе больного имеется 46 хромосом. Это происходит чаще всего в результате слияния двух хромосом (13-15). Средний возраст матерей, родивших детей с транслокацией хромосом, не превышает 25 лет.

Внешний вид больных с синдромом Патау специфичен. Больные новорожденные имеют нормальные размеры и массу тела. Клинически отмечается резкая умственная отсталость, выраженная микроцефалия, неправильно сформированные и низко расположенные уши, аномалии глазного яблока, незаращение губы и неба, полидактилия, врожденные пороки сердечно-сосудистой и мочеполовой систем, желудочно-кишечного тракта. Пороки сильно выражены, и дети быстро умирают.

4.3.10.2.2.3. ГЕНОМНЫЕ МУТАЦИИ

Мутации, связанные с изменением числа хромосом, называют геномными. Совокупность взаимодействующих генов в гаплоидном наборе хромосом клеток организма называют геномом. Геномными мутациями обусловлено появление полиплоидных организмов, когда происходит нарушение кратности полного гаплоидного набора хромосом (триплоидии, тетраплоидии, когда каждая клетка организма содержит не два, а три, четыре гаплоидных набора) или изменение в одной из пар хромосом в сторону утраты гомолога (моносомия) или приобретения дополнительного (трисомия, тетрасомия). В основе численных хромосомных изменений лежат нарушения в расхождении хромосом при клеточном делении. Нерасхождение хромосом может возникнуть во время гаметогенеза, или при первых делениях оплодотворенной яйцеклетки.

К геномным мутациям относят гаплоидию, полиплоидию, анеуплоидию (гетероплоидию). Гаплоидные организмы имеют по одной хромосоме каждой гомологичной пары, все рецессивные гены проявляются в фенотипе.

Жизнеспособность организмов снижена.

У человека описаны триплоидные и тетраплоидные организмы. Частота их возникновения низка. Они обнаруживаются среди спонтанно абортированных эмбрионов или плодов и у мертворожденных. Продолжительность жизни новорожденных с такими нарушениями - несколько дней.

Геномные мутации по отдельным хромосомам многочисленны. Моносомии могут быть по Х - хромосоме, что приводит к развитию синдрома Шерешевского-Тернера (45 хромосом = 44 аутосомы + ХО) (рис. 179).

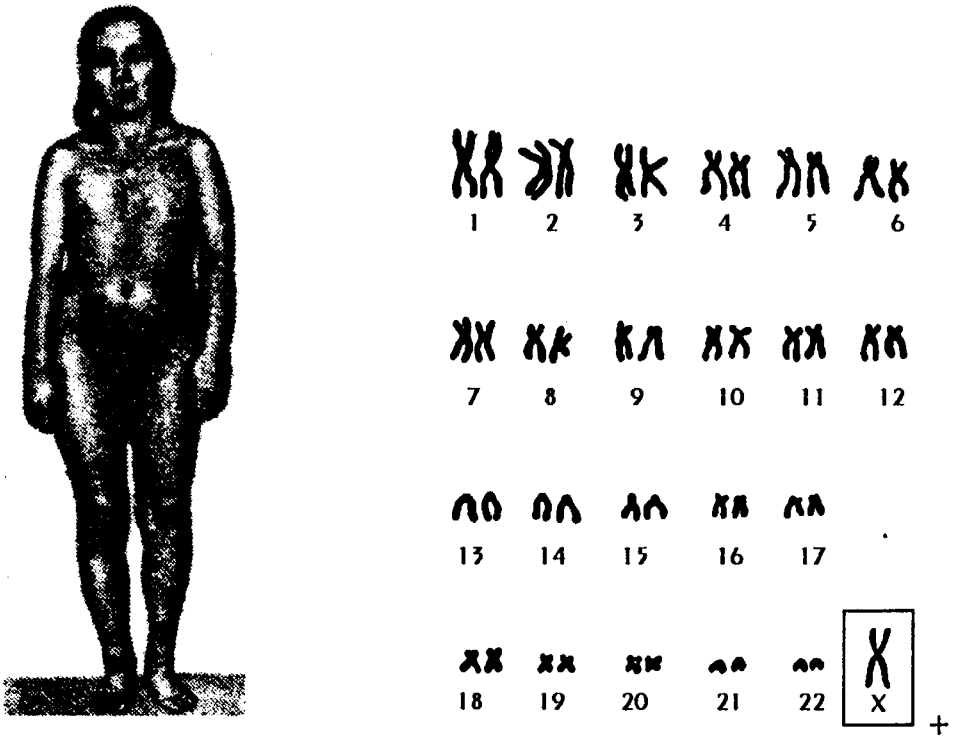


Рис. 179. **Моносомия Х (синдром Шерешевского-Тернера) и кариограмма при этом нарушении.**

В период созревания гамет наблюдаются случаи нерасхождения половых хромосом (в I, II или в обоих делениях созревания).

Гаметы несут не 22 аутосомы + 1 половую хромосому (Х или У), а возникает нарушение парности хромосом. Моносомия Х зависит исключительно от отца.

P	♀ 44 аутосомы + XX	→	♂ 44 аутосомы + XY
гаметы	22 аутосомы + X		22 аутосомы + XY
	22 аутосомы + X		22 аутосомы + 0
F_1	44 аутосомы + X0		

Для женщин с синдромом Шерешевского-Тернера характерны маленький рост, короткая шея, воронкообразная грудина, бесплодие вследствие недоразвития яичников, слабое развитие половых признаков. 50% больных умственно отсталы или нормальны. Могут быть пороки развития внутренних органов. Дети с синдромом Шерешевского-Тернера рождаются с частотой 0,7 на 1000 новорожденных девочек.

Диагноз ставят при исследовании полового хроматина и на основании результатов цитогенетического анализа.

Аутосомные моносомии среди живорожденных очень редки. Это мозаичные организмы с нормальными клетками. Моносомия касается аутосом 21 и 22. Полные трисомии описаны по большому числу хромосом: 8, 9, 13, 14, 18, 21, 22 и X. Число X-хромосом у человека может доходить до 5 с сохранением жизнеспособности (рис. 180, 181).

Рис. 180. Фенотип XXXX женщины (Сагг и др., 1961).

Рис. 181. Метафазная пластинка и кариотип XXXX женщины (Сагг и др., 1961).

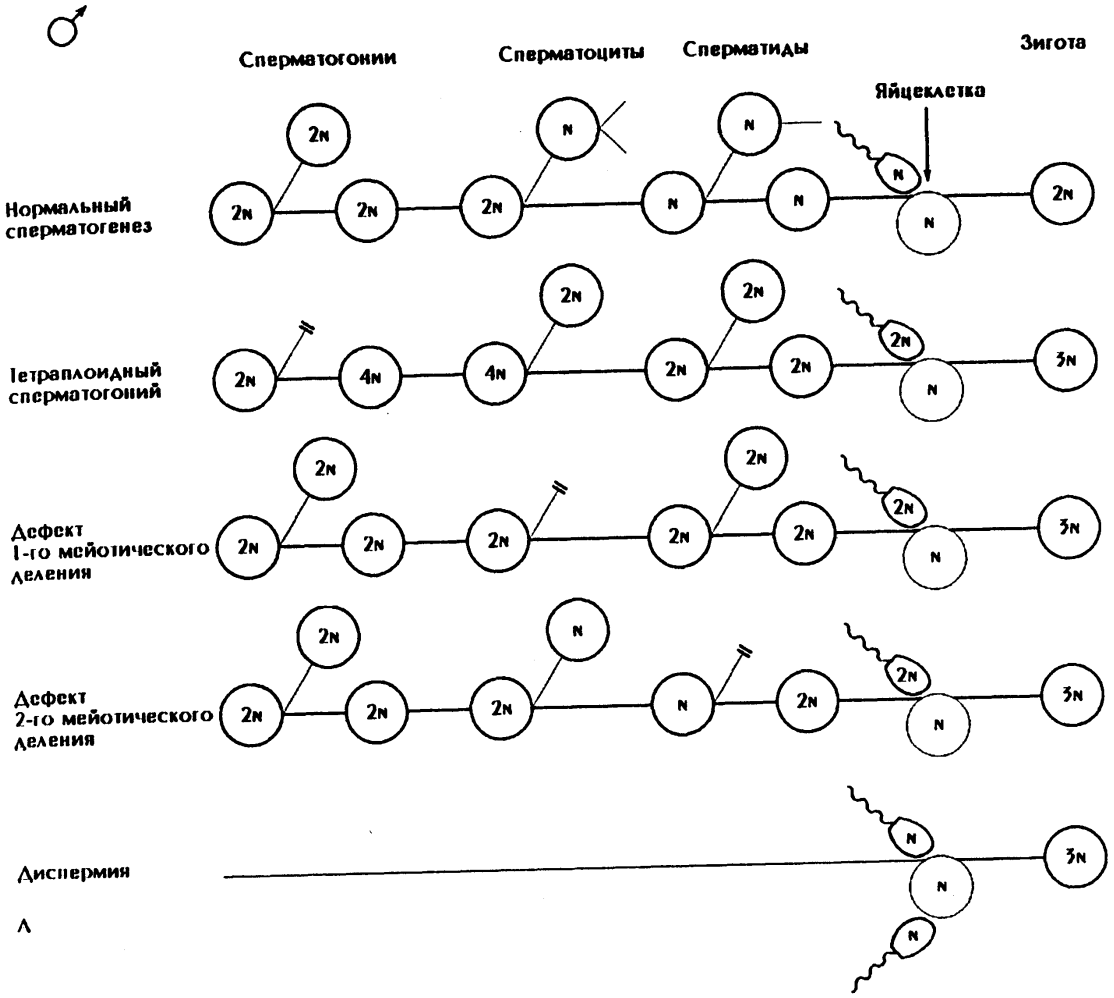
Изменение числа хромосом вызвано нарушением распределения их по дочерним клеткам во время 1-го или 2-го мейотического деления в гаметогенезе или при первых дроблениях оплодотворенной яйцеклетки.

Нарушения возникают:

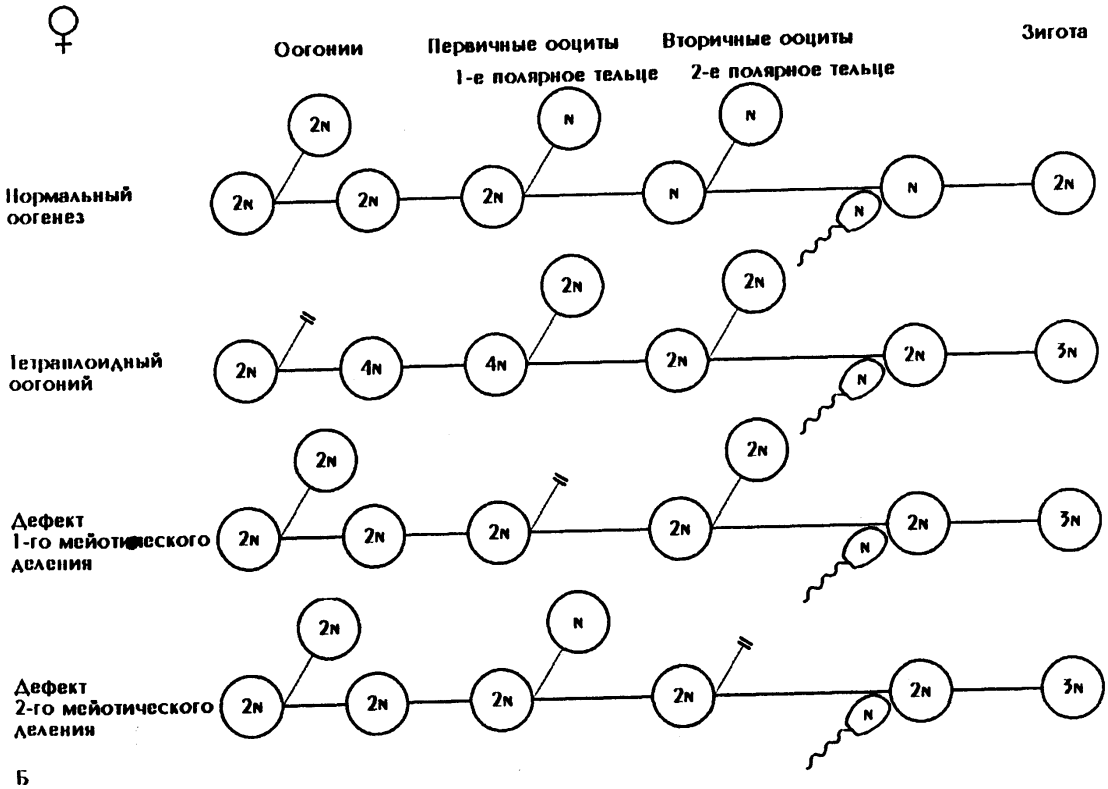
• при расхождении во время анафазы редуплицированной хромосомы, в результате чего удвоенная хромосома попадает только в одну дочернюю клетку;

• при нарушении конъюгации гомологичных хромосом, что может нарушить правильность расхождения гомологов по дочерним клеткам;

• при отставании хромосом в анафазе при их расхождении в дочерние клетки, что может привести к утрате хромосомы (рис. 182).


♂
Сперматогонии
Сперматоциты
Сперматиды
Зигота
Яйцеклетка
Нормальный сперматогенез
Тетраплоидный сперматогоний
Дефект 1-го мейотического деления
Дефект 2-го мейотического деления
Диспермия
2N
N
4N
3N

А


♀
Оогонии
Первичные ооциты
Вторичные ооциты
Зигота
1-е полярное тельце
2-е полярное тельце
Нормальный оогенез
Тетраплоидный оогоний
Дефект 1-го мейотического деления
Дефект 2-го мейотического деления
2N
N
4N
3N

Б

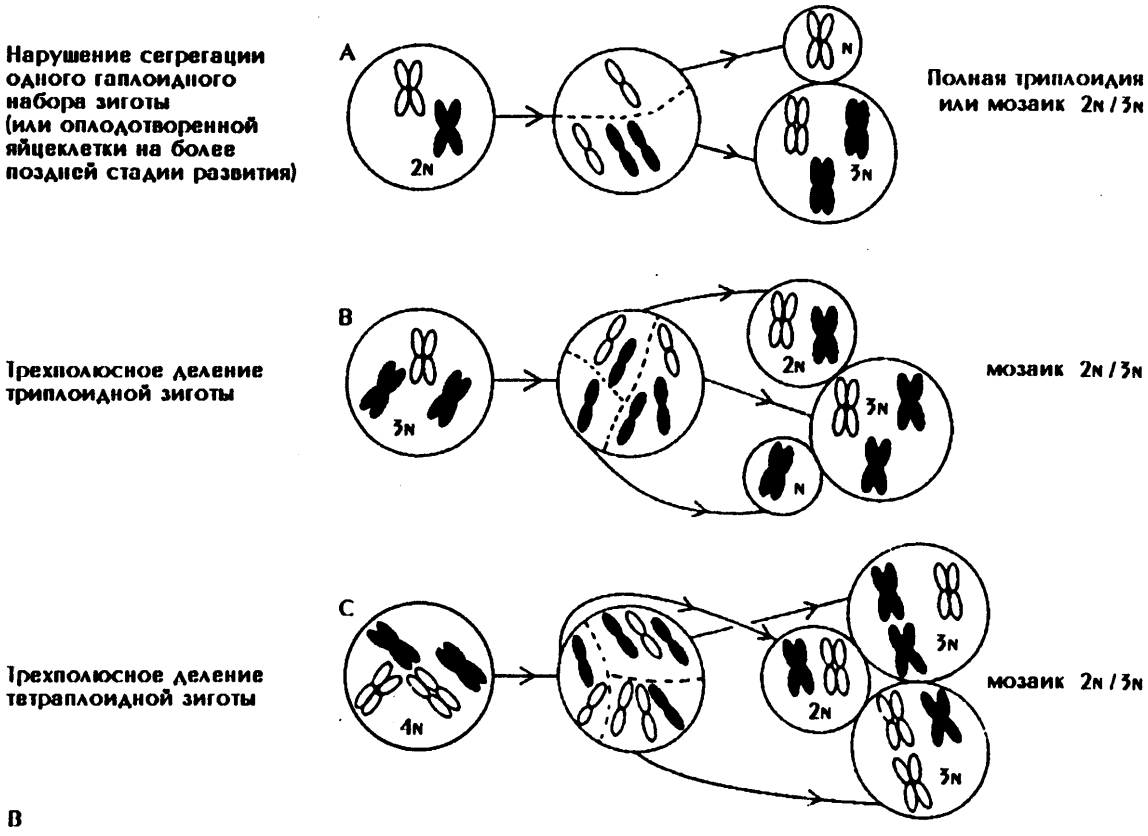
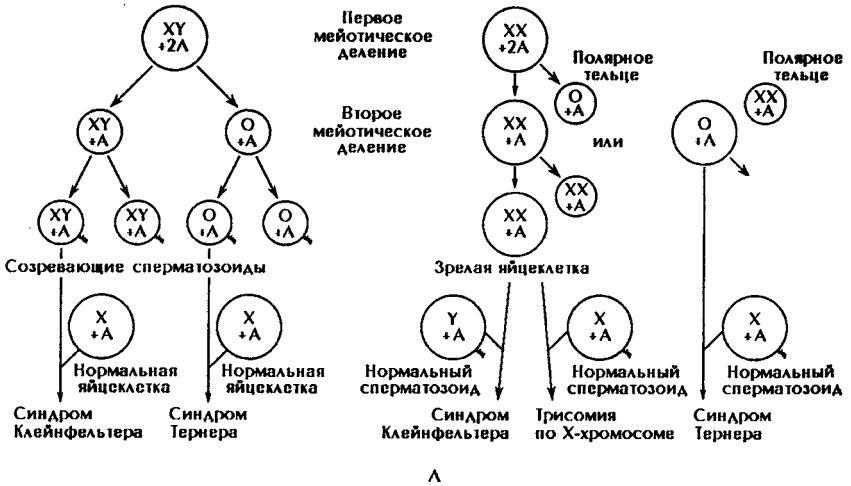


Рис. 182. **Аномалии овогенеза, сперматогенеза или оплодотворения, обусловливающие триплоидию. *А* - мужчина может оказаться триплоидным, если у его отца имелся тетраплоидный сперматогоиий или был нарушен мейоз. Триплоидия у мужчин может быть и результатом оплодотворения двумя сперматозоидами (по Niebuhr Hum. Genet., 21, 1974). *Б* - у женщин, так же как и у мужчин, триплоидия может объясняться нарушением гаметогенеза в предыдущем поколении. *В* - аномальное деление зиготы или клеток эмбриона приводит к мозаицизму.**

При нарушении в двух и более последовательных делениях возникают тетрасомии и другие полисемии.

Полисемии по половым хромосомам весьма разнообразны (рис. 183)



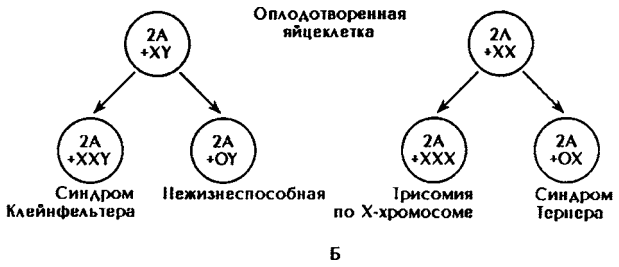


Рис. 183. **Возможные механизмы возникновения анеуплоидии половых хромосом. *А* - нерасхождение в гаметогенезе. *Б* - перасхождение или потеря хромосомы па стадии зиготы: показан механизм возникновения немозаичного синдрома Клайнфельтера (тип XXY) из XY-зиготы.**

Женщины с кариотипом XXX встречаются с частотой 1-1,4 на 1000 родившихся девочек. Для больных с кариотипом XXX характерно наличие недоразвитых яичников, матки, бесплодие. Умственное развитие нормальное или в пределах нижней границы нормы. Около 30% женщин сохраняют способность иметь детей (рис. 184).

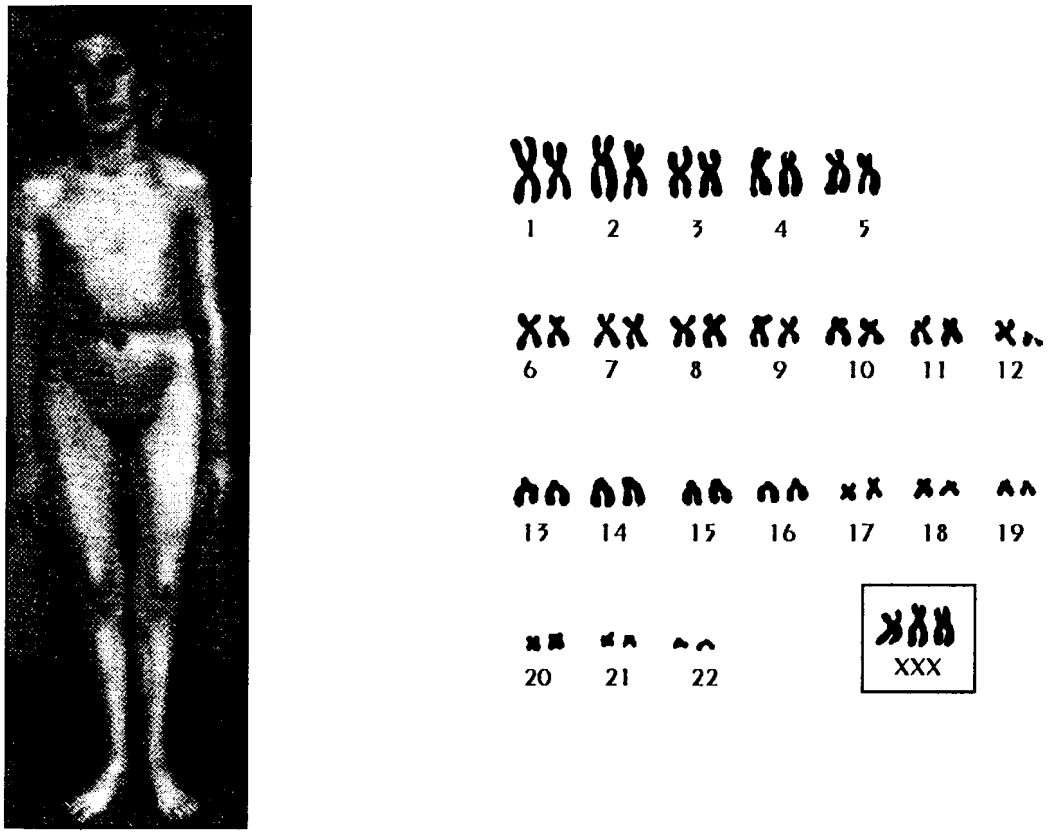


Рис. 184. **Трисомия Х и кариограмма при этом нарушении.**

С увеличением числа Х-хромосом в кариотипе до 4, 5 и более клинические проявления синдрома увеличиваются. Больные не могут иметь детей, умственно более отсталы. При исследовании полового хроматина в ядрах клеток эпителия слизистой оболочки щеки обнаруживают 2 и более телец Барра (рис. 185). Впервые

синдром трисомии по Х-хромосоме описали П.Джекобе и др. в 1959 г.

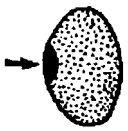
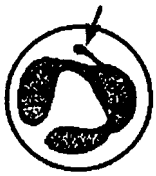
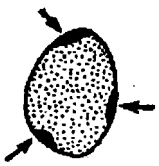
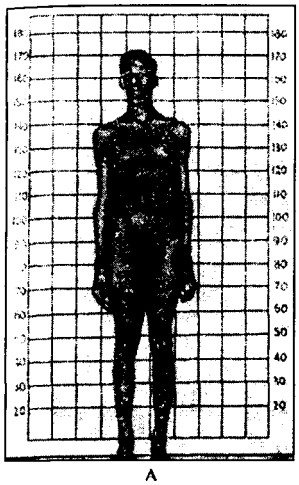
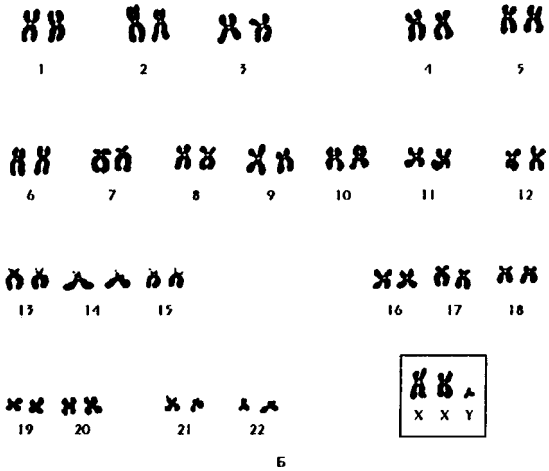
I		II	III
1 Х-хромосома	Нормальный мужчина XY или больная женщина XO (синдром Шерешевского-Тернера)		
2 Х-хромосомы	Нормальная женщина XX или больной мужчина XXY (синдром Клейнфельтера)		
3 Х-хромосомы	Больная женщина XXX или больной мужчина XXXY (синдром Клейнфельтера)		
4 Х-хромосомы	Больная женщина XXXX (полисомия Х) или больной мужчина XXXXY (синдром Клейнфельтера)		

Рис. 185. **Связь между числом Х-хромосом *(I)*, числом телец Барра в клетках слизистой оболочки ротовой полости *(II)* и числом "барабанных палочек" в ядрах лимфоцитов *(III)*.**

При синдроме Клайнфельтера, описанном им в 1942 г., у мужчин в ядрах клеток эпителия слизистой оболочки полости рта обнаружено тельце Барра. В кариотипе 47 хромосом (44+XXY). Частота больных с синдромом Клайнфельтера колеблется в пределах 2-2,5 на 1000 новорожденных мальчиков (рис. 186).



А



Б

Рис. 186. **Синдром Клайнфельтера. *А* - клинические признаки: наружные половые органы сформированы по мужскому типу, но яички недоразвиты, оволосение слабо выражено, в большинстве случаев наблюдается гинекомастия, очень длинные ноги, имеется половой хроматин. *Б* - анализ кариотипа данного больного показал, что у него 47 хромосом, в том числе три половые хромосомы - тип XXY.**

Для мужчин с синдромом Клайнфельтера характерен высокий рост, длинные конечности, евнухоидизм, нарушенный сперматогенез и бесплодие, гинекомастия, повышенное выделение женских гормонов, склонность к ожирению. Лишняя хромосома X обусловливает разнообразные нарушения психики, снижение интеллекта. Иногда наблюдается антисоциальное поведение и алкоголизм. Степень тяжести симптомов пропорциональна числу добавочных X-хромосом.

Разновидностью синдрома Клайнфельтера является полисомия по хромосоме Y - синдром XYY (47 хромосом). У мужчин с хромосомным набором XYY рост выше среднего, умственное развитие ниже нормы. Они отличаются агрессивным поведением, наблюдается бесплодие. Среди новорожденных мальчики с данным синдромом рождаются с частотой 1:1000.

Индивиды с полисомией по X- и Y-хромосомам (48-XXYY, 49-XXXYY) очень редки - 1:25000 новорожденных мальчиков. Они отличаются снижением интеллекта, агрессивностью поведения (рис. 187).

Рис. 187. **Фенотип XYYY при синдроме Клайнфельтера и кариограмма при этом нарушении (Townes и др., 1965).**

Полные трисомии описаны по большому числу аутосом: 8, 9, 13, 14, 18, 21,22.

Трисомия по хромосоме 8 приводит к живорождению, но часто наблюдается мозаицизм. Рождение детей с этим геномным нарушением происходит с частотой 1:50000 новорожденных. При синдроме отмечается неглубокая умственная отсталость и физическое недоразвитие. Типичны скелетные аномалии, удлиненное туловище, нарушения речи.

Трисомия по 9-й паре хромосом заканчивается внутриутробной гибелью носителя лишней хромосомы. Продолжительность жизни немногих рожденных детей с такой трисомией-9 составляла 3,5 месяца. Для них характерны внутриутробное

недоразвитие, черепно-лицевые пороки, аномалии скелета, пороки сердца, почек и других органов.

Трисомия по 13-й паре хромосом (синдром Патау) - была описана в 1960 г. - встречается с частотой 1:5000-7000 рождений (рис. 188).

Рис. 188. **Трисомия D (синдром Патау) и кариограмма при этом нарушении.**

Для синдрома характерны пороки головного мозга, лица, внутренних органов (сердца, почек, половых органов), полидактилия. Глухота наблюдается в 80-85% случаев. Имеет место ранняя смертность (в течение первого года погибает 90% детей с синдромом Патау) (рис. 189).

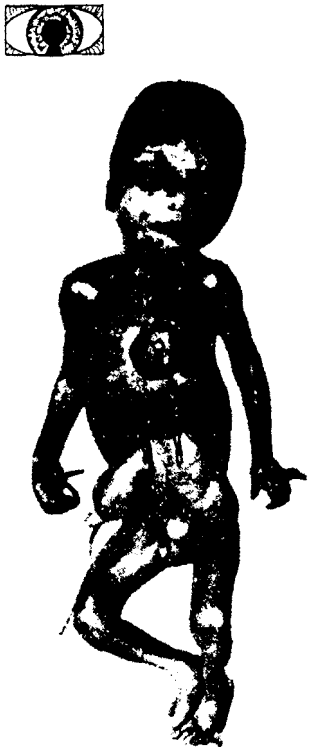


Рис. 189. **Основные клинические симптомы трисомии по хромосоме 13 (синдром Патау): колобома - микрофтальм, умственная отсталость, задержка роста, низко расположенные и деформированные уши, глухота, обезьянья складка, дистальный осевой трирадиус, дефект перегородки предсердия, дефект межжелудочковой перегородки, стенокардия, U-образные**

фибулярные радиальные дуги, увеличенная сегментация полиморфноядерных гранулоцитов, высокая частота "барабанных палочек", микроцефалия, арриненцефалия, гипертелоризм, незаращение верхней губы и неба, полидактилия, флексия, деформация пальцев и ногтей, почечные кисты, двойной мочеточник, гидронефроз, гидроуретер, пупочная грыжа, аномалии развития матки, крипторхизм.

Трисомии по 14-й паре хромосом описаны для мертворожденных. У живорожденных этой патологии не выявлено.

Трисомии по 18-й паре (сидром Эдвардса) встречаются с частотой 1:7000 среди живых младенцев. Для детей характерно пренатальное недоразвитие, пороки костной системы, пороки сердца, отклонения в дерматоглифическом рисунке. 90% детей умирают на первом году жизни (рис. 190, 191).

Рис. 190. **Основные клинические симптомы трисомии по хромосоме 18 (синдром Эдвардса): задержка роста, умственная отсталость, долихоцефалия с выступающим затылком, ретрофлексия головы, дуги на трех или более концах пальцев, отсутствие кожных складок выше дистальных суставов, обезьянья складка, короткая грудина, подковообразная почка, аддукционная деформация бедра, мышечный гипертонус, *pes equinouarus,* выступающие пятки, дорзальная флексия больших пальцев, открытые швы черепа и широкие роднички при рождении, гипертелоризм, высокие надбровные дуги, низко расположенные и деформированные уши, микрогнатия, флексорная деформация пальцев, персистирующий артериальный проток, дефект межжелудочковой перегородки, Меккелев дивертикул, отсутствие больших губ, выступающие наружные гениталии, маленькая плацента.**

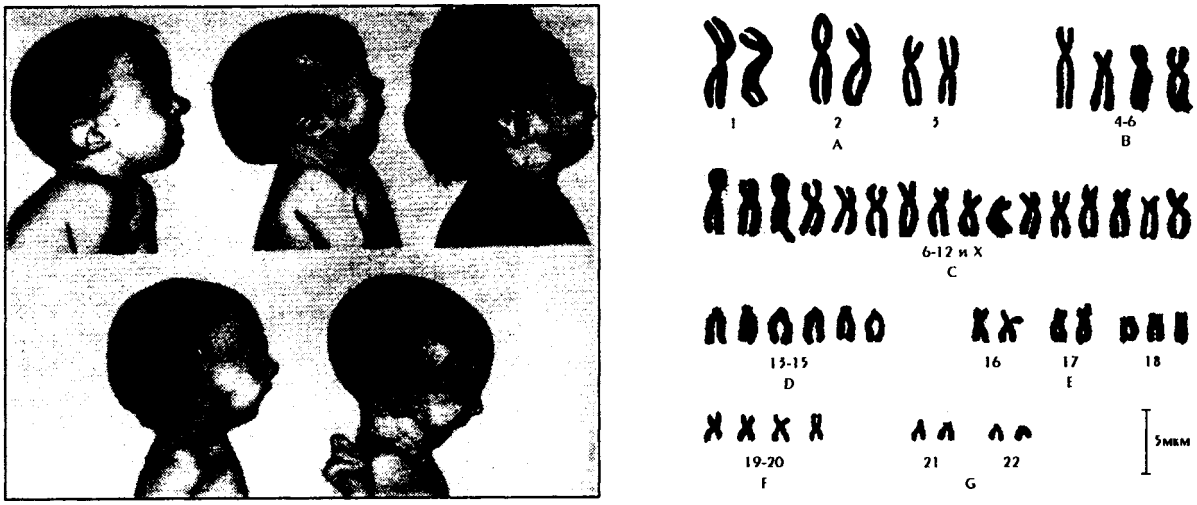


Рис. 191. **Трисомия Е (синдром Эдвардса) и кариограмма при этом нарушении.**

Наиболее часто встречается трисомия по 21-й паре хромосом (синдром Дауна). Клиническое описание этого синдрома было сделано в 1866 г. английским врачом Дауном. Мальчики и девочки заболевают одинаково часто. Частота рождения детей с синдромом Дауна - 1:700-800 новорожденных. В большинстве случаев при трисомии в кариотипе 47 хромосом.

Известно, что чем старше мать, тем больше риск рождения ребенка с синдромом Дауна. У матерей старше 40-44 лет риск появления такого ребенка в 16 раз выше, чем у матерей в возрасте 20-24 года, 95% случаев синдрома имеют аутотрисомный вариант.

Больные с синдромом Дауна небольшого роста, слабоумны, имеют физические пороки (рис. 192). Для них характерны небольшая голова со скошенным затылком, косые глазные щели, эпикант, короткий нос с широкой переносицей, маленькие деформированные уши, полуоткрытый рот с высунутым языком и выступающей нижней челюстью, походка с неловкими движениями, косноязычие. Они имеют пороки сердца, желудочно-кишечного тракта, почек. У больных часто возникают инфекционные и злокачественные заболевания, что обусловлено дефектами иммунной системы. Особенности дерматоглифики связаны с глубокой поперечной бороздой (обезьянья складка) и единственной сгибательной складкой на мизинцах (рис. 193). Благодаря улучшению условий жизни и медицинской помощи, больные с синдромом Дауна доживают до 30 лет и более. Некоторые больные могут заниматься посильной трудовой деятельностью.

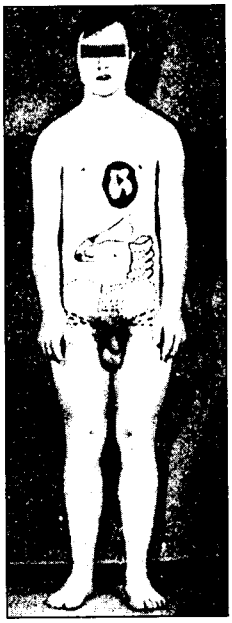


Рис. 192. **Основные клинические симптомы болезни Дауна: задержка роста, умственная отсталость, плоский затылок, диснластичные уши, много "петель" на кончиках пальцев, обезьянья складка, срединный осевой тридиус, одностороннее или двустороннее отсутствие одного ребра, стеноз кишечника, пупочная грыжа, диспластичный таз, гипотоничные мышцы, широко отставленные большие пальцы, широкое плоское лицо, раскосые глаза, эпикант, короткий нос, маленькое и арковидное небо, большой складчатый язык, зубные аномалии, короткие и широкие кисти, клинодактилия, врожденный порок сердца, мегаколон.**

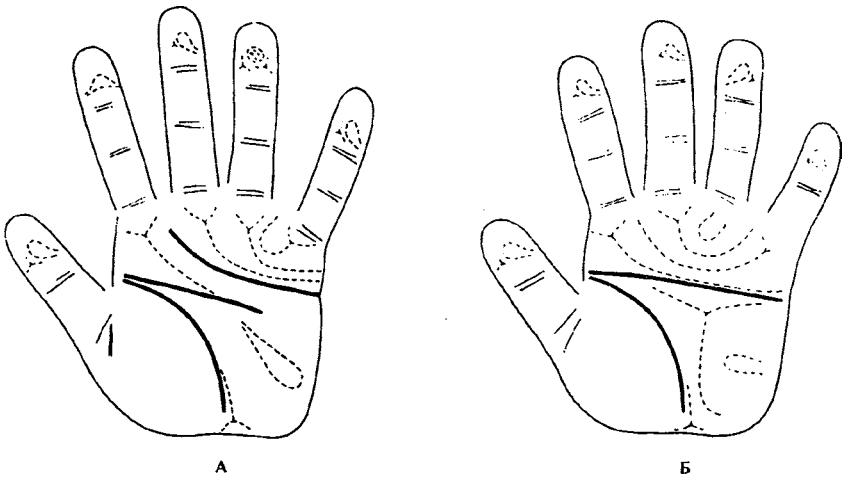


Рис. 193. **Дерматоглифика при болезни Дауна. *А* - ладонь нормального субъекта, *Б* - ладонь при болезни Дауна (Turpin, Lejeune, 1965).**

Трисомия по 22-й паре, как правило, вызывает летальный эффект и гибель плода во внутриутробном периоде.

4.3.11. МУТАГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

Любые мутации могут возникнуть спонтанно или быть индуцированными.

Спонтанные мутации появляются под влиянием неизвестных природных

факторов и приводят к ошибкам при репликации ДНК.

Индуцированные мутации возникают под воздействием специальных направленных факторов, повышающих мутационный процесс.

Мутагенным действием обладают факторы физической, химической и биологической природы.

Среди физических мутагенов наиболее сильное мутантное действие оказывает ионизирующая радиация - рентгеновские лучи, α-, β-, γ-лучи. Обладая большой проникающей способностью, при действии на организм они вызывают образование свободных радикалов ОН или HO_2 из воды, находящейся в тканях. Эти радикалы обладают высокой реакционной способностью. Они могут расщеплять нуклеиновые кислоты и другие органические вещества.

Облучение вызывает как генные, так и хромосомные перестройки.

Ультрафиолетовое излучение характеризуется меньшей энергией, не вызывающей ионизацию тканей. Действие УФ-излучения приводит к образованию тимидиновых димеров. Присутствие димеров в ДНК приводит к ошибкам при ее репликации.

- Химические мутагены должны обладать следующими качествами:

• высокой проникающей способностью;

• свойством изменять коллоидное состояние хромосом;

• определенным действием на состояние хромосомы или гена. К химическим веществам, вызывающим мутации, можно отнести органические и неорганические вещества, такие, как кислоты, щелочи, перекиси, соли металлов, формальдегид, пестициды, дефолианты, гербициды, колхицин и др.

Некоторые вещества способны усиливать мутационный эффект в сотни раз по сравнению со спонтанным. Их называют супермутагенами. Эти супермутагены вызывают широкий спектр точковых мутаций в концентрациях меньше тех, которые индуцируют хромосомные перестройки, видимые под микроскопом. Супермутагенной активностью обладают нитрозосоединения (иприт, диэтилнитрозамин, уретан и др.).

Некоторые лекарственные препараты также обладают мутагенным эффектом. Например, цитостатики, производные этиленимина, нитрозомочевина. Они повреждают ДНК в процессе репликации.

Химические мутагены могут вызывать нарушение мейоза, приводящее к нерасхождению хромосом, разрыву хромосом, точковым мутациям. Некоторые химические мутагены проходят через метаболическую систему организма самыми непредсказуемыми путями, превращаются в другие соединения. При этом они могут потерять свою мутагенную активность, или приобрести такие мутагенные свойства, которые отсутствовали у исходного соединения. Некоторые немутагенные химические вещества, включившись в обмен веществ, превращаются в мутагены. Например, цитостатик - циклофосфамид - не мутаген, но в организме млекопитающих превращается в высокомутагенное соединение.

Кроме мутагенов физической и химической природы, в окружающей среде имеются биологические факторы мутагенеза.

Вирусы оспы, кори, ветряной оспы, эпидемического паротита, гепатита, краснухи и др. способны вызывать разрывы хромосом. Вирусы могут усиливать темпы мутации клеток хозяина за счет подавления активности репарационных систем. Есть данные о возрастании числа хромосомных перестроек в клетках человека после пандемий, вызванных вирулентными вирусами.

Возникновение мутаций приводит к различным патологиям. Для предотвращения негативных последствий, связанных с действием различных мутагенных факторов среды, проводят мероприятия, снижающие вероятность возникновения мутаций. С этой целью используют вещества, называемые антимутагенными. В настоящее время выделено около 200 природных и синтетических соединений, обладающих антимутагенной активностью. Это аминокислоты (гистидин, метионин и др.), витамины (токоферол, каротин, ретинол, аскорбиновая кислота и др.), ферменты (оксидаза, каталаза и др.), интерферон и др.

Потребляемая пища содержит большое количество мутагенов и антимутагенов. Их соотношение зависит от способов обработки пищи, сроков ее хранения и т.д. Правильное питание - один из путей предотвращения вредного воздействия мутагенных факторов среды.

4.3.12. НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И СРЕДА

Индивидуальное развитие (онтогенез) человеческого организма связано с реализацией той наследственной программы, которая заложена в зиготе и передается из поколения в поколение. Наследственная изменчивость человека распространяется на все признаки организма. В развивающемся организме имеет место взаимодействие всех структур и функций между собой, так как они составляют единое целое. Развитие организма осуществляется в определенных условиях внешней среды. Итог реализации информации зависит от того, какими были условия.

Например, проявление заболевания фенилкетонурии у организмов, гомозиготных по данным рецессивным генам, зависит от количества фенилаланина в пище. При употреблении пищи, содержащей фенилаланин, накапливаются токсические продукты, что обусловливает повреждение функций головного мозга. Если исключить из рациона продукты, содержащие фенилаланин, болезнь может не проявляться, и человек будет здоров.

Наследственность и среда играют большую роль в патогенезе любого заболевания человека. Все формы патологии по степени участия в них этих факторов можно разделить на четыре группы.

Первая - Собственно наследственные болезни. Их проявление определено присутствием патологических генов; а среда может модифицировать проявление заболевания. Эти болезни наследуются моногенно. Примерами таких болезней

могут быть фенилкетонурия, гемофилия, хромосомные болезни.

Вторая группа ~ наследственные болезни, обусловленные патологическими мутациями, для проявления которых необходимо специфическое воздействие среды. Например, для проявления действия гена вызывающего подагру, необходим определенный режим питания.

Третья группа - болезни с наследственным предрасположением или мультифакториальные заболевания. Их возникновение связано с неблагоприятным действием факторов среды на организм при наличии генетической предрасположенности к данным заболеваниям. Эти заболевания особенно распространены у людей среднего и пожилого возраста. К таким заболеваниям относят гипертоническую болезнь, ишемическую болезнь сердца, атеросклероз, язвенную болезнь, диабет и др.

В возникновении четвертой группы заболеваний большую роль играют факторы среды. Эти заболевания связаны с травмами, обморожениями, особо опасными инфекциями. Течение и исход данных заболеваний зависит от генетических факторов.

4.3.13. МЕТОДЫ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЧЕЛОВЕКА

Для изучения наследственности и изменчивости в генетике используют различные методы. Гибридологический метод, разработанный Менделем, применяют для изучения закономерностей наследования у растений и животных.

4.3.13.1.ГЕНЕАЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД

Генеалогический метод очень часто используют для изучения закономерностей наследования у человека. Этот метод широко применяют для:

- установления наследственного характера признака;
- определения типа наследования и пенетрантности генотипа;
- анализа сцепления генов и составления карт хромосом;
- изучения мутационного процесса;
- расшифровки механизмов взаимодействия генов;
- медико-генетического консультирования.

С помощью этого метода можно выявить родственные связи и проследить признак (например, болезнь) среди близких и далеких прямых и непрямых родственников (рис. 194, 195, 196, 197, 198).

Рис. 194. **Брахидактилия у одной из представительниц младшего поколения родословной Фараби.**

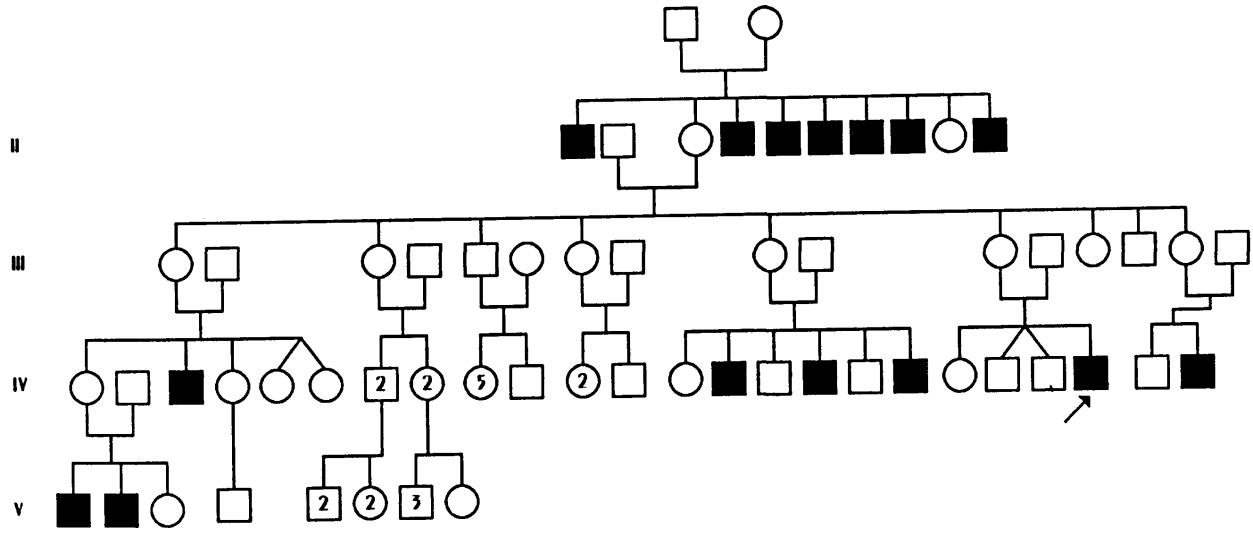


Рис. 195. **Родословная с синдромом Леша-Найхана.**

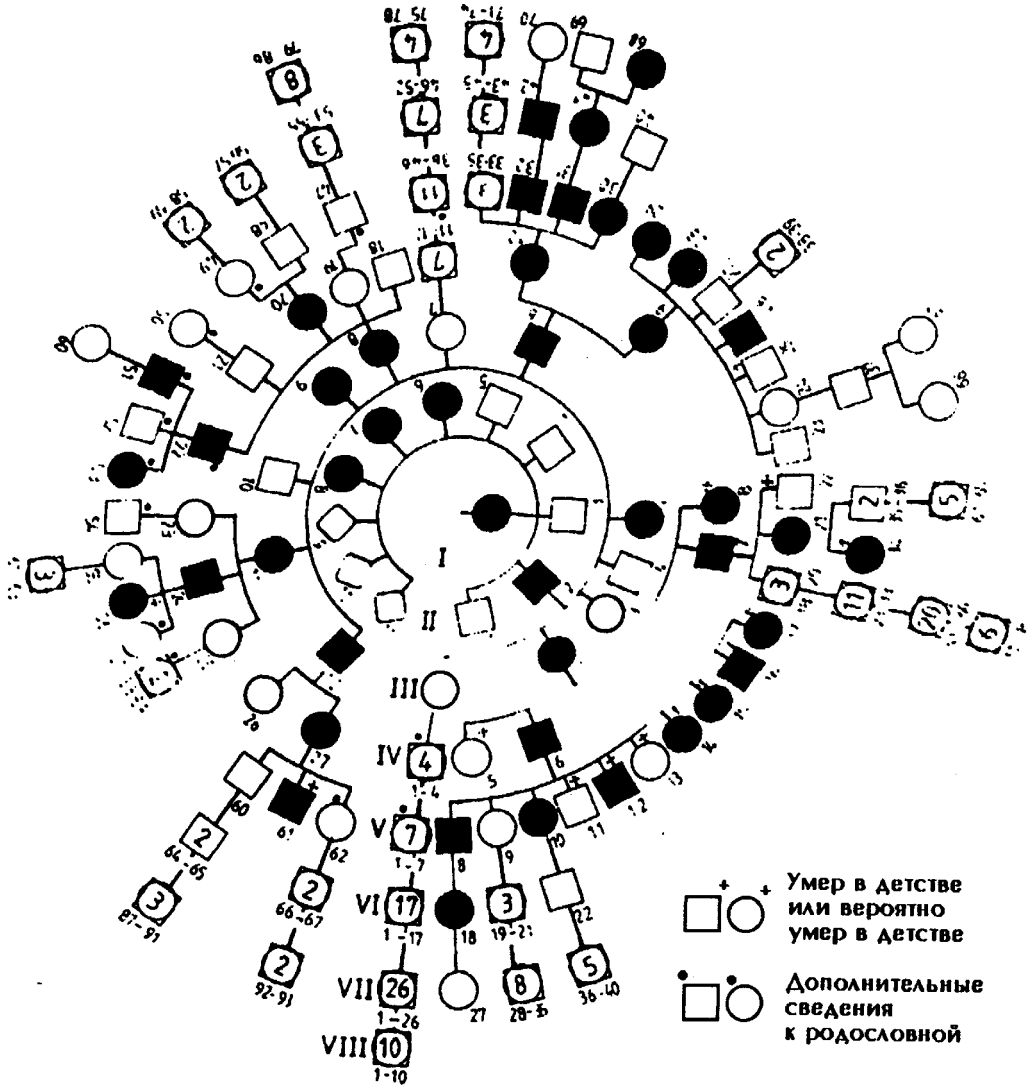


Рис. 196. **Родословная с брахидактилией. Обозначения: черные фигуры - пораженные женщины (•) и мужчины (•), римские цифры - номера поколений, арабские цифры: под фигурами последовательные номера в родословной, внутри фигур - количество детей.**

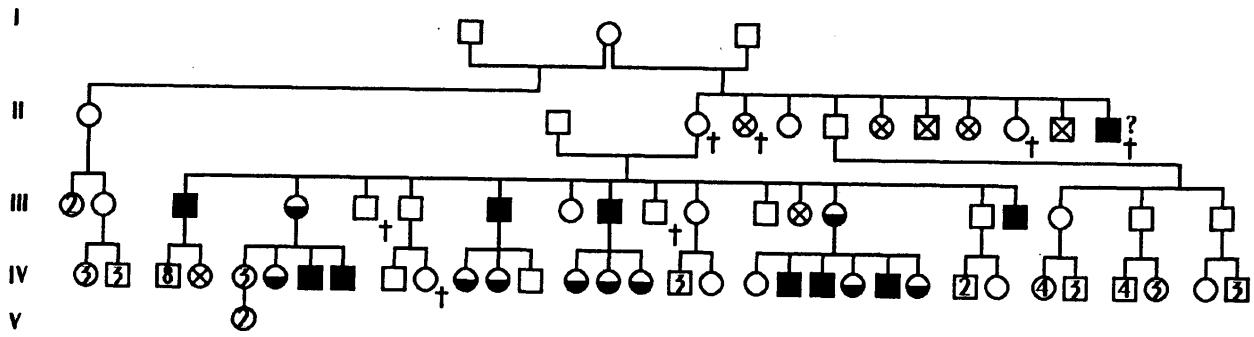


Рис. 197. **Родословная с фолликулярным кератозом. Первый пример Х-сцепленного доминантного наследования у человека. ■ - тяжелая форма, О - легкое проявление, ✇ - умерли до начала заболевания.**

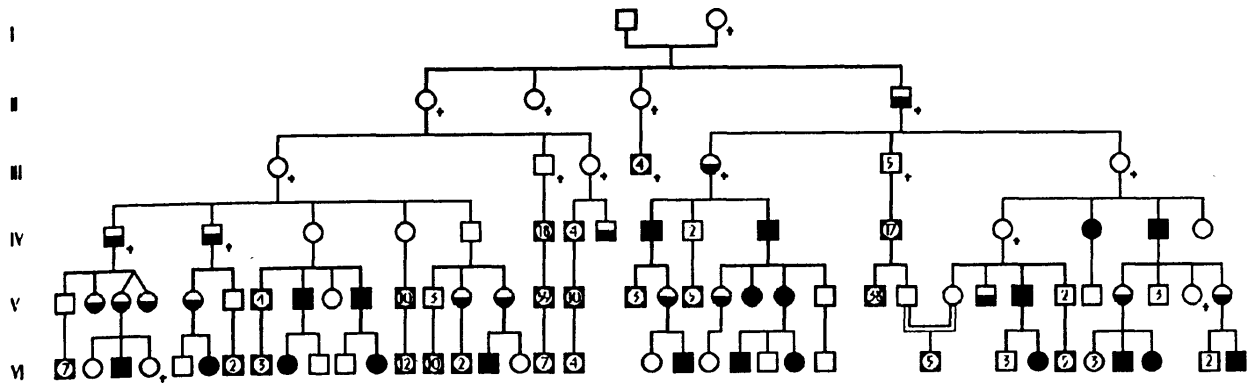


Рис. 198. **Родословная с Х-сцепленным доминантным рахитом, устойчивым к витамину О, и гипофосфатемией. ■ - гипофосфатемия с рахитом, □ - гипофосфатемия без рахита**

Генеалогический метод может быть использован не только в диагностических целях, но и позволяет прогнозировать вероятность проявления признака в потомстве и имеет большое значение для предупреждения наследственных болезней..

При анализе родословных можно обнаружить генные и хромосомные болезни, и болезни, в развитии которых принимают участие не только генетические факторы, но и условия среды.

При мультифакториальных болезнях в группу риска относят лиц с учетом наследственной отягощенности, которая зависит от тяжести заболевания, степени родства с больными и числа больных в семье. Выявление групп риска позволяет эффективно провести лечебно-профилактические мероприятия у лиц, генетически предрасположенных к заболеваниям (табл. 10).

Таблица 10

Наследуемые по аутосомно-доминантному типу генетические заболевания зрелого возраста, поддающиеся лечению и предупреждению, для которых обязателен поиск среди членов семьи больного

Заболевание	Методы диагностики	Лечение	Преимущества ранней диагностики и
1	2	3	4
Гемохроматоз (аутосомно-рецессивный)	Определение насыщения трансферина, уровней ферритина, самый надежный - биопсия печени	Венесекция	Предотвращает заболевание печени, сердца и поджелудочной железы
Наследственный полипоз	Колоноскопия	Колектомия	Предупреждает рак толстой кишки
Наследственный сфероцитоз	Определение осмотической резистентности эритроцитов	Удаление селезенки	Предотвращает анемию и камни желчного пузыря; предупреждает разрыв селезенки

Синдром Гарднера	Колоноскопия, доброкачественные кисты, липомы, фибромы при физическом обследовании	Колектомия	Предупреждает рак толстой кишки
Семейный гиперпаратиреоз	Определение кальция, фосфора, паратиреоидного гормона в сыворотке	Операция	Предотвращает повреждение почек и другие последствия гиперкальцемии
Полиэндокринный аденоматоз	Определение кальция и фосфора в сыворотке, сахара в крови, рентгеноскопия желудочно-кишечного тракта и черепа	Операция	Предотвращает последствия гиперпаратиреоза, гипогликемию, язву желудка
Медуллярный рак щитовидной железы, синдромы феохромоцитомы	Определение кальцитонина, измерение кровяного давления	Операция	Предотвращает карциному щитовидной железы и последствия гипертензии
Семейная гиперхолестеринемия	Определение сывороточного уровня холестерина и рецепторов липопротеинов низкой плотности	Диета, лекарства	Предупреждает раннее развитие сердечно-сосудистых заболеваний
Злокачественная гипертермия	Сывороточный уровень, креатинфосфокиназы	Избегать общего наркоза	Предупреждает случаи с летальным исходом во время общего наркоза
Острая перемежающаяся порфирия	Определение активности порфобилиногендезаминазы в эритроцитах	Избегать лекарств, вызывающих преципитацию	Предотвращает абдоминальные и неврологические симптомы

4.3.13.2.БЛИЗНЕЦОВЫЙ МЕТОД

Среди методов генетического анализа большое значение имеет близнецовый метод, позволяющий отдифференцировать роль условий среды и генотипа в развитии различных признаков, предрасположения к заболеваниям и др.

Суть метода в сравнении разных групп близнецов, исходя из сходства и различия их генотипов и среды; в которой они росли. При этом сопоставляют:

- монозиготных близнецов с дизиготными;
- монозиготных близнецов между собой;
- результаты анализа близнецовой выборки в общей популяции.

Близнецы могут быть однояйцевыми (монозиготными, идентичными) или разнояйцевыми (дизиготными, неидентичными). Однояйцевые близнецы возникают на самых ранних стадиях дробления зиготы, когда два или четыре бластомера при обособлении сохраняют способность развиться в полноценный организм (рис. 199). Зигота делится митозом, поэтому генотипы однояйцевых близнецов идентичны. Однояйцевые близнецы всегда одного пола (рис. 200).

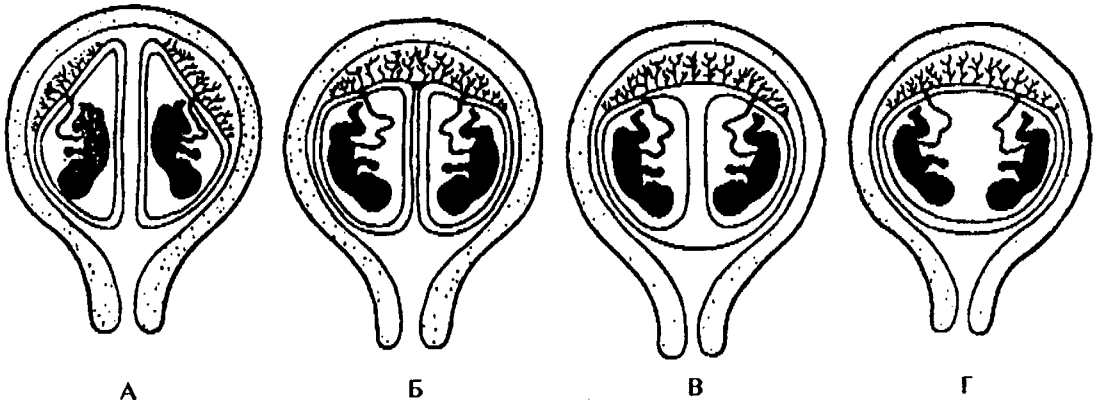


Рис. 199. **Схема плодных оболочек у близнецов. *А* - монозиготные или дизиготные близнецы с раздельными амнионами, хорионами и плацентами. *Б* - монозиготные или дизиготные близнецы с раздельными амнионами и хорионами, но с общей плацентой. *В* - монозиготные близнецы с раздельными амнионами, но с общим хорионом и общей плацентой. *Г* - монозиготные близнецы с общими амнионом, хорионом и плацентой.**

Рис. 200. Пара однояйцевых близнецов в возрасте 4, 25, 60 и 85 лет (по Кальману)

Разнояйцевые близнецы возникают при оплодотворении двух или нескольких одновременно созревших клеток. Они имеют около 50% общих генов, т.е. подобны обычным братьям и сестрам, рожденным в разное время, и могут быть однополыми и разнополыми. Частота рождения близнецов невелика и составляет около 1% (1/3 однояйцевые, 2/3 разнояйцевые).

Большинство близнецов - двойни. Многоплодные беременности бывают не только двойнями, но и тройнями, четвернями и более (рис. 201).

Рис. 201. Трое монозиготных близнецов (анфас и профиль) в возрасте 10 лет.

Исследование с использованием близнецового метода состоит из трех этапов:

1. Составление выборки. Для этого в популяциях или отбирают всех близнецов, а затем тех, кто имеет анализируемые признаки, или из всего населения выделяют лиц с данными признаками, а потом среди них - близнецов.

2. Установление зиготности. В основе диагностики зиготности лежит изучение сходства (конкордантности) и различия (дискордантности) партнеров близнецовой пары (рис. 202, 203) по совокупности таких признаков, которые изменяются под влиянием среды Сравнивают детей по совокупности внешних признаков (пигментация кожи, волос, форма носа, рук, губ и др.) (рис. 204, 205).

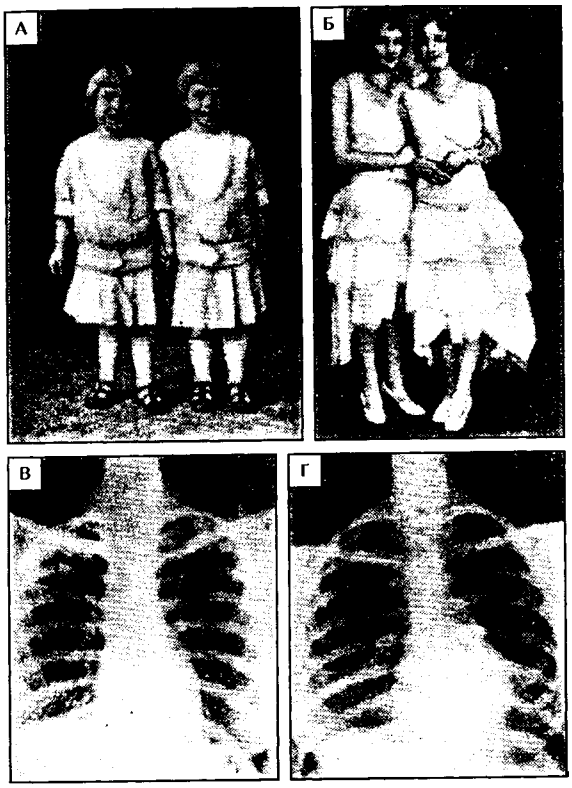


Рис. 202. **Пара однояйцевых близнецов. Дискордантны по туберкулезу легких (по Кальману).**

Рис. 203. **Пара однояйцевых близнецов в возрасте 3, 18, 42, 46 лет. Дискордантны по шизофрении (по Кальману).**

Рис. 204. **Пара однояйцевых близнецов в возрасте 14 и 79 лет (по Арбо и Мору).**

Рис. 205. **Дизиготные близнецы в возрасте 19 лет. Следует отметить заметное внешнее сходство.**

Монозиготные близнецы конкордантны по всей совокупности признаков, а дизиготные по некоторым признакам могут быть дискордантны.

Другой метод установления зиготности - иммуногенетический. Близнецов сравнивают по эритроцитарным антигенам системы AB0, Rh и др., и составу белков сыворотки.

Эти менделирующие признаки не изменяются в течение жизни и не зависят от внешних факторов. При отсутствии ошибок определения даже единственное различие может свидетельствовать о дизиготности близнецов.

Используют также метод дерматоглифики (исследование кожных узоров пальцев рук и ладоней) (рис. 206).

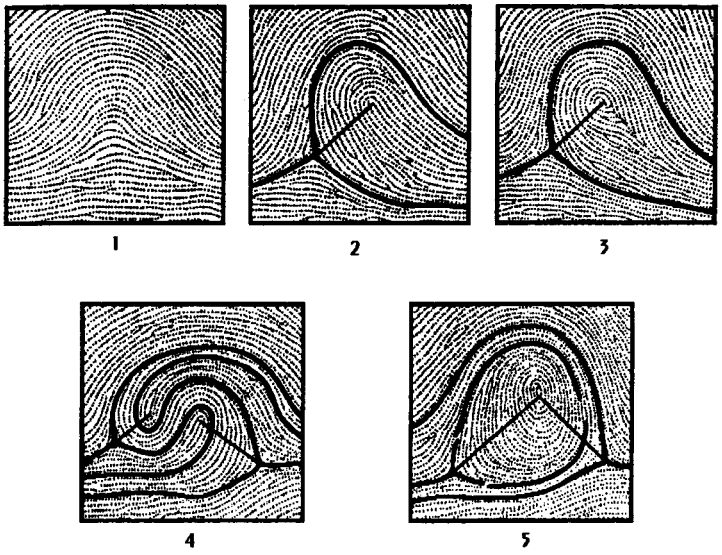


Рис. 206. **Основные типы пальцевых узоров. *1* - дуга, *2* - петля, *3* - переход от петли к завитку, *4* - двойная петля, *5* - завиток. Полужирным выделены главные линии.**

Сходство дерматоглифических показателей у монозиготных близнецов значительно больше, чем у дизиготных (рис. 207).

Рис. 207. **Отпечатки трех одинаковых пальцев у двух идентичных близнецов.**

3. Восстановление пар и групп близнецов по рассматриваемым признакам.

Методы сравнения близнецовых выборок по качественным (дискретным) признакам (ахондроплазия, альбинизм и др.) и количественным (рост, масса тела, артериальное давление, продолжительность жизни и др.) различны (рис. 208).

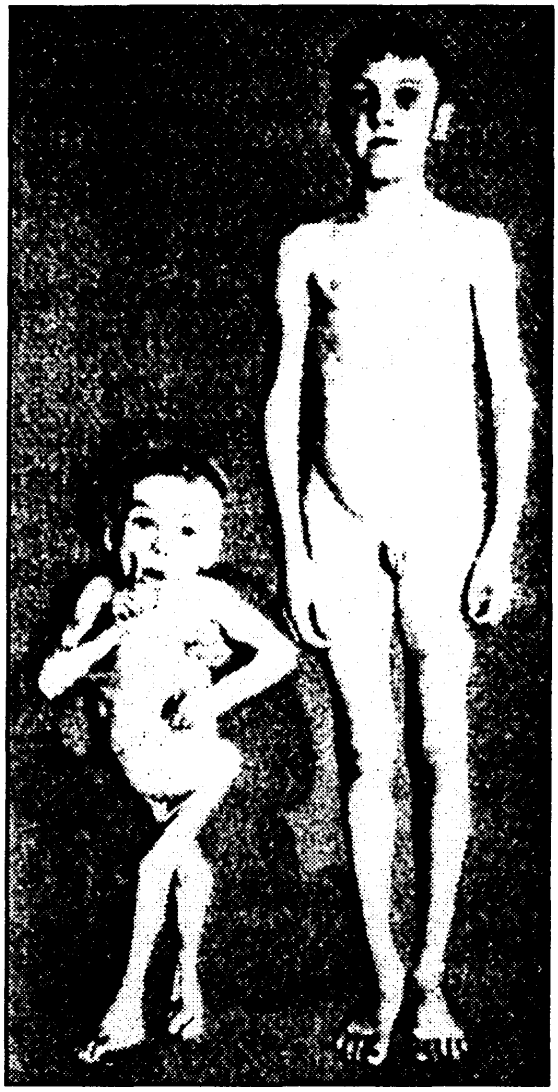


Рис. 208. Монозиготные близнецы в возрасте 10 лет. Дискордантность по росту (по карликовости): низкорослый близнец, рожденный вторым, никогда не умел ходить и говорить. У него обнаружено неспецифицированное прогредиентное нарушение скелета. Он умер вскоре после обследования. У его брата-близнеца нормальный рост, но наблюдается билатеральное расщепление радужной оболочки глаз, которое отсутствует у близнеца-карлика.

Степень конкордантности по качественным признакам у монозиготных близнецов очень высока и стремится к 100%, а у дизиготных меньше - около 70%.

При изучении роли наследственности и среды в формировании количественных признаков степень различия близнецов определяется у дизигот - наследственностью и средой, у монозигот - только средой.

При идентичном генотипе сходная реакция на внешний фактор (туберкулезная инфекция) наступает чаще, чем при разных генотипах, что доказывает важную роль генетических факторов. Исследования показали, что высокая конкордантность способствует не только возникновению болезни, но и ее клиническому проявлению (рис. 209).

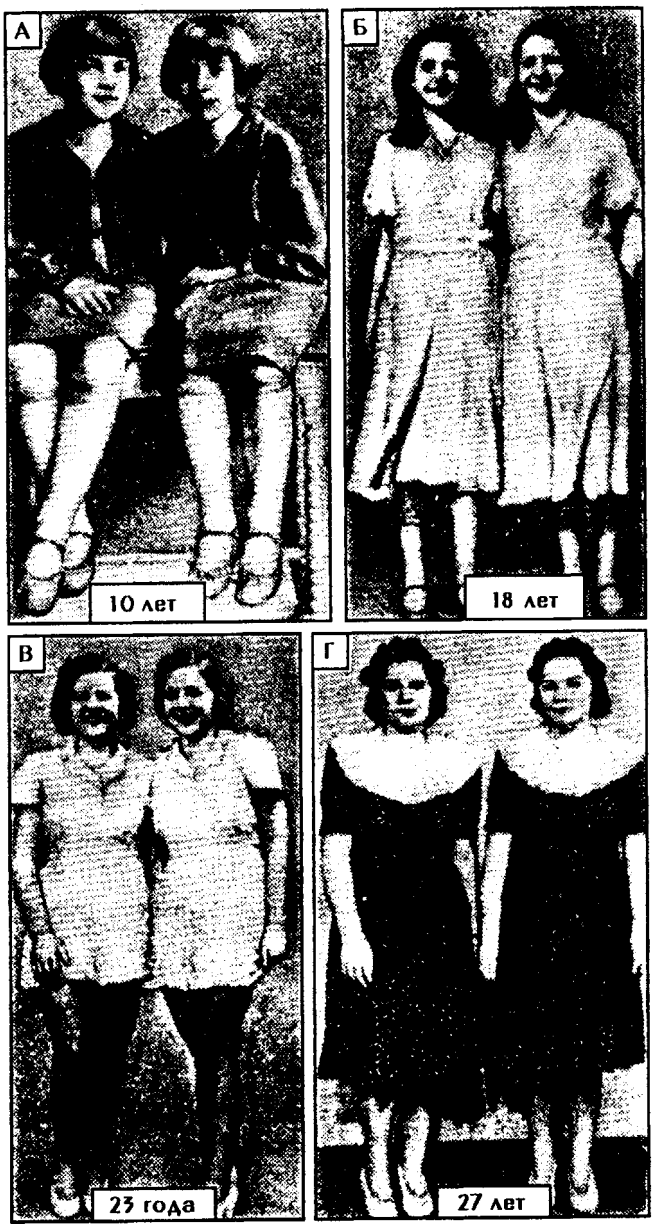


Рис. 209. **Пара однояйцевых близнецов в возрасте 10, 18, 23, 27 лет. Конкордантны по туберкулезу легких (по Кальману).**

Из количественных признаков рост меньше зависит от влияния факторов внешней среды, чем масса. Различие роста между монозиготными близнецами составляет 1,7 см, между дизиготными - 4,4 см.

Монозиготные близнецы значительно чаще болеют формами туберкулеза, одинаковыми по течению и исходу. Монозиготные близнецы обычно проявляют способности к одному и тому же виду деятельности, а дизиготные - к различным.

Близнецовый метод позволил доказать основной закон генетики развития: индивидуальные свойства каждого организма формируются в онтогенезе под контролем генотипа и среды.

Действие факторов среды на развитие признаков после рождения можно проследить в том случае, если сразу после рождения их воспитывать отдельно.

Например, один живет в городе, а другой - в сельской местности. Если близнецы монозиготны, то можно определить влияние факторов среды в формировании признаков, составить представление о норме реакции данного гена. При сравнении моно- и дизиготных близнецов в одной и той же среде можно сделать вывод о роли генов в развитии признаков.

Близнецовый метод позволил применить метод контроля по партнеру. В этом методе используют только монозиготных близнецов. Зная, что генотипы их одинаковы, можно точно оценить действие внешнего фактора на одного из них, при условии если другой не подвергается этому воздействию и служит контролем. Если монозиготные близнецы конкордантны по болезни, и один из них получает новый лечебный препарат, а другой служит "контролем", то это позволяет получить объективные сведения об эффективности препарата. Метод контроля по партнеру применяют в клинической генетике и фармакологии.

4.3.13.3.ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД

Цитогенетический метод применяют для:

• изучения нормального кариотипа человека;

• диагностики хромосомных болезней;

• изучения мутагенного действия различных веществ при геномных и хромосомных мутациях;

• составления генетических карт хромосом.

Чаще этот метод применяют в культуре тканей (лейкоцитов) (рис. 210). Их помещают в специальную питательную среду, где они делятся. После окраски в метафазе при делении клеток четко видно строение хромосом и их количество. Таким образом можно установить кариотип организма, поставить диагноз при хромосомных болезнях, связанных с хромосомными мутациями и геномными нарушениями.

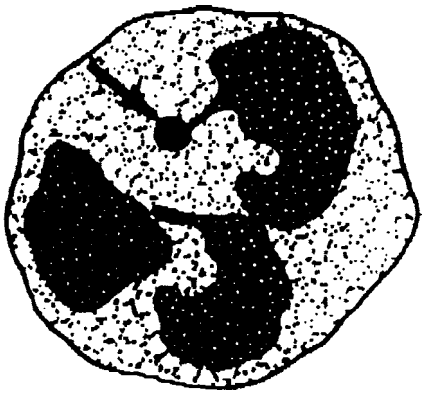


Рис. 210. **"Барабанная палочка". Это образование можно обнаружить примерно в 5% полиморфноядерных лейкоцитов женщины.**

В интерфазных ядрах соматических клеток можно обнаружить тельце Барра или половой хроматин. Это генетически инактивированная Х-хромосома, которая

всегда присутствует у женщин, и ее нет у мужчин. Проще всего изменение числа Х-хромосом можно обнаружить в эпителиальных клетках слизистой оболочки ротовой полости. После фиксации и окраски этих клеток определенными красителями, в них подсчитывают тельца Барра, или наблюдают их отсутствие (рис. 211).

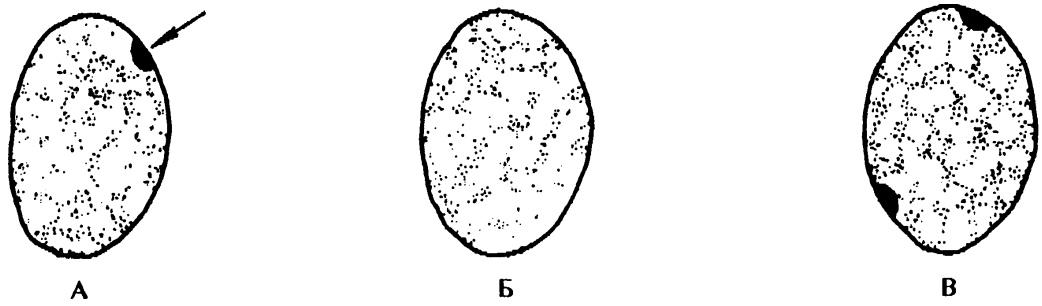


Рис. 211. Тельце Барра, или половой хроматин. *А* - клетки женщины в норме имеют одно тельце Барра (указано стрелкой). *Б* - в клетках мужчин тельце Барра отсутствует. *В* - у индивидуумов с тремя Х-хромосомами (ХХХ- или ХХХУ-синдромы) обнаруживаются два тельца Барра.

Х-хромосомы у мужчин обнаруживают с помощью люминисцентной микроскопии.

4.3.13.4.БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ

Биохимические методы применяют в диагностике наследственных болезней и наследственного предрасположения к ним.

Если эти заболевания вызваны генными мутациями, то обычно сопровождаются нарушением всех типов обмена веществ. Установлено около 500 болезней обмена веществ.

Наследственная патология, связанная с нарушениями в ферментативных системах, вызвана рецессивными генами, а затрагивающая структурные белки - доминантными генами.

Если рецессивный ген отвечает за проявление патологического признака, то у гетерозигот может наблюдаться отклонение в обмене веществ. "Например, при фенилкетонурии у гетерозигот признак не проявляется, но после приема фенилаланина обнаруживается повышенное содержание его в крови, по сравнению с доминантными гомозиготами. Наследственные нарушения обмена веществ почти всегда сопровождаются изменением содержания метаболитов не только в тканях, но и в биологических жидкостях.

4.3.13.5.ПРЕНАТАЛЬНАЯ ДИАГНОСТИКА

Для пренатальной диагностики наследственных заболеваний у будущего ребенка используют метод амниоцентеза (рис. 212). На 15- 16-й неделе беременности шприцом берут околоплодную жидкость, в которой содержатся клетки плода. Жидкость и клетки изучают цитологическим, биохимическим, иммуногенетическим методами, и при определении тяжелых патологий решают

вопрос о прерывании беременности.

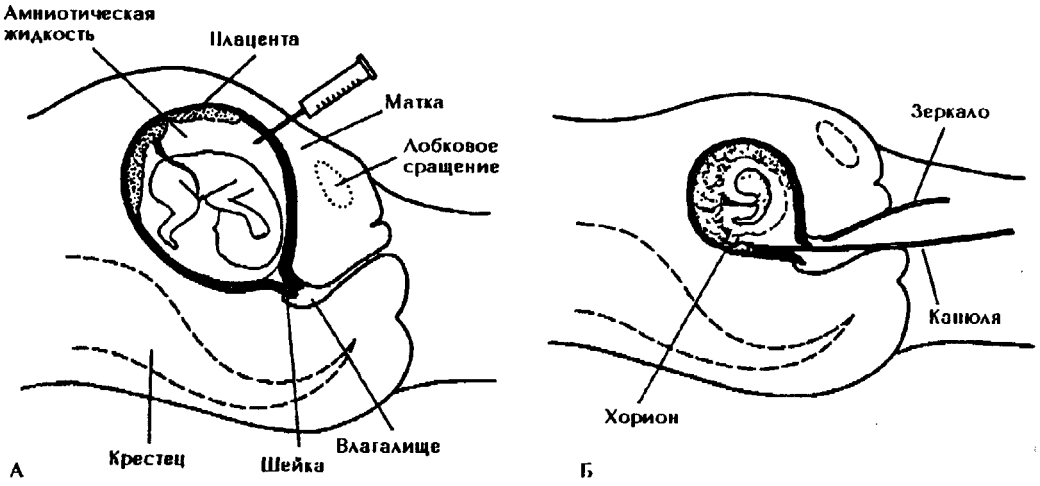


Рис. 212. ***А* - амниоцентез. Пункция околоплодного пузыря через брюшную стенку. *Б* - взятие пробы эпителия ворсинок хориона. В матку проникают через влагалище и шейку матки.**

4.3.13.6.ПОПУЛЯЦИОННО - СТАТИСТИЧЕСКИЙ МЕТОД

Этот метод широко применяют при изучении наследственных болезней человека. Метод предполагает математическую обработку материала, изучает распространение тех или иных генов на определенных территориях.

Гены могут:

• иметь универсальное распространение (например, ген дальтонизма, который проявляется у 7% мужчин и 0,5% женщин, в гетерозиготном состоянии этот ген может быть у 13% женщин);

• встречаться в строго определенном районе (например, ген серповидно-клеточной анемии, распространенный в странах Средиземноморья

Метод позволяет:

• оценить вероятность рождения лиц с определенным фенотипом в данной группе населения или в близкородственных браках;

• рассчитать частоту носительства в гетерозиготном состоянии рецессивных аллелей.

4.3.13.7.ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ

Методы генной инженерии позволяют получить отдельные гены и ввести их в геномы других организмов, чтобы изменить фенотип. Сначала выделяют ген из клетки-донора или его искусственно синтезируют. Этот ген присоединяют к молекуле ДНК (вектору), способной ввести его в клетку-реципиент. Ген включается в геном клетки-реципиента. Происходит активация гена. Полученная информация в фенотипе клетки - реципиента проявляется при транскрипции и трансляции. Роль вектора могут выполнять фаги, вирусы, плазмиды, ДНК митохондрий.

Методы генной инженерии используются в биотехнологии для получения микроорганизмов, способных синтезировать биологически активные вещества после

внедрения генов. Например, этот метод позволяет получить штамм кишечной палочки, способной продуцировать инсулин - гормон, необходимый для лечения больных сахарным диабетом. Метод генной инженерии может быть использован для устранения наследственно обусловленных нарушений обмена веществ.

4.3.14. МЕДИКО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ КОНСУЛЬТИРОВАНИЕ

Медико-генетическое консультирование необходимо для предупреждения рождения детей с тяжелыми наследственными заболеваниями и для планирования семьи (табл. 11).

Таблица 11

Наследственные болезни: выявление гетерозиготного носительства[1] при решении вопроса о целесообразности рождения детей

Заболевание		Методы диагностики носительства	Превентивные меры для носителей	Этническое происхождение пораженных
Миопатия Дюшенна	Сцепленный с Х	Уровень креатин-фосфокиназы, ДНК-маркеры	Амниоцентез	Любое
Гемофилия	Сцепленный с Х	Уровень антигемофилического глобулина и кроссреактивного материала, ДНК - маркеры	Амниоцентез	Любое
Синдром Леша-Найхана	Сцепленный с Х	Определение активности гипоксантингуанинфосфорибозилтрансферазы, ДНК -маркеры	Амниоцентез: определение активности гипоксантингуанинфосфорибозилтрансферазы	Любое
Транслокационный синдром Дауна	Используют величины эмпирического риска	Исследование хромосом для выявления сбалансированного носительства	Амниоцентез: исследование хромосом	Любое
Серповидно-клеточная анемия	Аутосомно-рецессивный	Электрофорез гемоглобина	Генетическое консультирование, пренатальная диагностика	Негры
Р - талассемия (большая талассемия)	Аутосомно-рецессивный	Аномалии эритроцитов, увеличение количества гемоглобина А^	Генетическое консультирование пренатальная диагностика	Население средиземно-морского бассейна и тропической
Болезнь Тея-Сакса	Аутосомно-рецессивный	Определение активности гексозаминидазы А	Амниоцентез, определение актинностн гексоаминидазы	Евреи ашкенази

[1] Ограничено транслокационным синдромом Дауна, Х-сцепленными и распространенными аутосомно - рецессивными заболеваниями. Определение гетерозиготности по генам, обусловливающим недостаточность ферментов, возможно, но для нормальных сибсов больного риск иметь пораженное потомство очень мал, поскольку для таких врожденных ошибок метаболизма частота состояния носительства в популяции чрезвычайно низкая.

Консультирование семей, имеющих больных детей или родственников, включает три этапа. На первом этапе консультирования уточняют диагноз, используя генетические методы (генеалогический, цито-генетический, биохимический и др.). На втором этапе врач после уточнения диагноза прогнозирует вероятность рождения второго ребенка с патолог ей. При анализе родословной учитывают тип наследования данного заболевания. Если эта патология наследуется моногенно, то можно теоретически вычислить риск рождения больного ребенка. При полигенном наследовании учитывают кариотип родителей, выясняют, нет ли данной патологии среди родственников. При аномалиях половых хромосом учитывают возраст матери.

Если анализ родословной не дает указании на семейный характер заболевания, то причинами его могут быть мутации, возникшие в одной из гамет родителей или на ранних стадиях развития плода. Если родители гетерозиготны по мутантному гену, ребенок может получить его в рецессивном гомозиготном состоянии. Большую роль в возникновении патологий играют инфекционные болезни, перенесенные женщиной во время беременности.

На третьем этапе консультирования врач-генетик объясняет родителям степень риска рождения ребенка с патологией. Врачи не рекомендуют браки между близкими родственниками и носителями генов наследственных болезней.

Анаболия - надставка, добавление новой стадии в конце морфогенеза органа.

5.2. АВТОНОМИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

Процесс уменьшения определяющей роли факторов среды на развитие называется автономизацией. Учение об автономизации принадлежит И. И. Шмальгаузену.

5.3. АНАЛОГИЧНЫЕ И ГОМОЛОГИЧНЫЕ ОРГАНЫ

Гомологичные органы характеризуются:

- общим происхождением, т. е. образование из одних эмбриональных закладок;
- единым планом строения органов и одинаковым соотношением и расположением их частей;
- одинаковым расположением органов в теле.

Функции гомологичных органов могут быть одинаковыми, а могут и различаться.

Например, гомология артериальных (жаберных) дуг позвоночных (рис. 217).

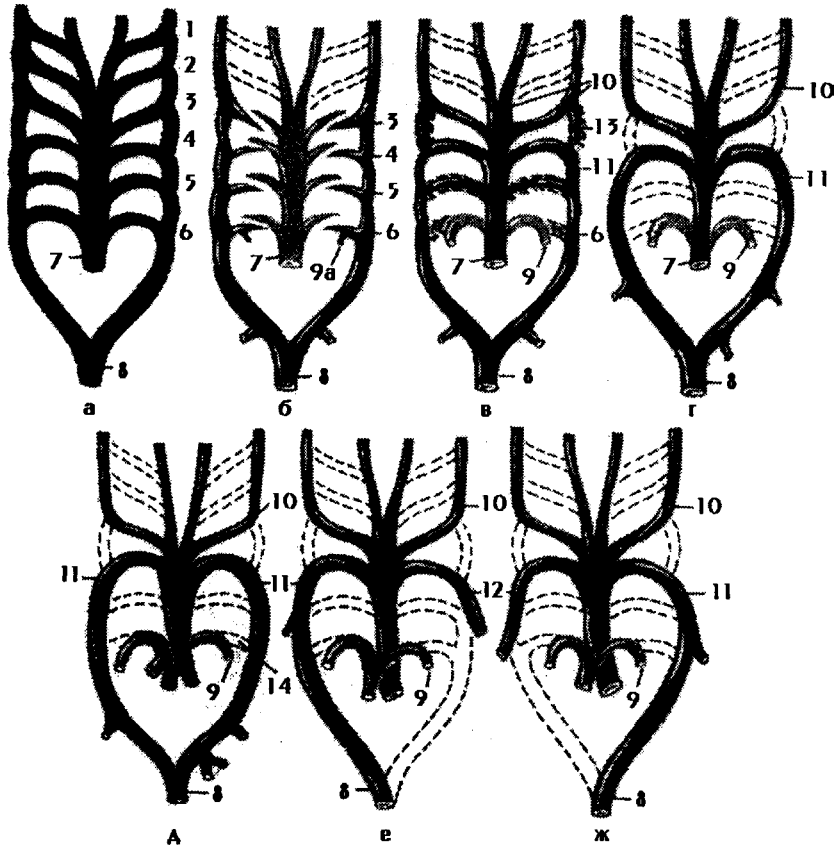


Рис. 217. Преобразование жаберных дуг позвоночных: а - зародыш позвоночных; б - рыба; в - хвостовая амфибия; г - бесхвостая амфибия; д - рептилия; е - птица; ж - млекопитающее; 1 - 6 - жаберные дуги; 7 - брюшная аорта; 8 - спинная аорта; 9 - легочная артерия; 9а - артерия плавательного пузыря; 10 - сонная артерия; 11 - дуга аорты; 12 - подключичная артерия; 13 - сонный проток; 14 - артериальный проток.

Консультирование семей, имеющих больных детей или родственников, включает три этапа. На первом этапе консультирования уточняют диагноз, используя генетические методы (генеалогический, цито-генетический, биохимический и др.). На втором этапе врач после уточнения диагноза прогнозирует вероятность рождения второго ребенка с патолог ей. При анализе родословной учитывают тип наследования данного заболевания. Если эта патология наследуется моногенно, то можно теоретически вычислить риск рождения больного ребенка. При полигенном наследовании учитывают кариотип родителей, выясняют, нет ли данной патологии среди родственников. При аномалиях половых хромосом учитывают возраст матери.

Если анализ родословной не дает указании на семейный характер заболевания, то причинами его могут быть мутации, возникшие в одной из гамет родителей или на ранних стадиях развития плода. Если родители гетерозиготны по мутантному гену, ребенок может получить его в рецессивном гомозиготном состоянии. Большую роль в возникновении патологий играют инфекционные болезни, перенесенные женщиной во время беременности.

На третьем этапе консультирования врач-генетик объясняет родителям степень риска рождения ребенка с патологией. Врачи не рекомендуют браки между близкими родственниками и носителями генов наследственных болезней.

РАЗДЕЛ IV

Глава 5

ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

5.1. ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЛОГЕНЕЗА

Филогенез - историческое развитие мира живых организмов как в целом, так и отдельных таксономических групп.

Закономерности филогенетических преобразований изучает область науки, получившая название эволюционной морфологии. Она возникла в конце XIX века на базе трех самостоятельных наук: сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Сравнительная анатомия изучает строение сходных органов взрослых форм животных, относящихся к различным систематическим группам. Сравнительная эмбриология сопоставляет зародышевое развитие организмов, поскольку сходство эмбрионов нередко проявляется более отчетливо, чем взрослых форм. Палеонтология изучает останки вымерших форм и последовательную смену форм животного мира на Земле.

Перед эволюционной морфологией стоят три главные задачи:

1) установление фактов повторения - рекапитуляции предковых форм, т. е. преемственности строения или развития, позволяющего выявить родственные связи между организмами;

2) установление способов и направлений филогенетических преобразований в процессе эволюции;

3) выявление связи между характером изменений и условиями существования.

Основные работы в области эволюционной морфологии принадлежат К. Бэру, Ф. Мюллеру, Э. Геккелю, А. Н. Северцову, И. И. Шмальгаузену, В. Н. Беклемишеву и В. А. Догелю.

Основной биогенетический закон - онтогенез представляет собой краткое и быстрое повторение филогенеза, был сформулирован Э. Геккелем в 1866 г.

Впервые взаимосвязь онтогенеза и филогенеза была раскрыта К. Бэром (1828), который отметил, что каждый тип животных развивается по определенному плану, причем общие черты строения формируются раньше, чем специальные. Т. е. в онтогенезе всех животных сначала выявляются признаки высших таксономических категорий (типа, класса), в ходе дальнейшей эмбриональной дифференцировки развиваются особенности отряда, семейства, рода, вида и особи. Наличие общего плана эмбриогенеза во многих случаях связано с косвенной или прямой индукцией развития одних органов другими, когда одна часть - индуктор - приходит в контакт с другой частью - реагирующей системой - и определяет направление развития последней.

Так, например, хорда является индуктором развития позвоночника и нервной трубки.

Действие индукторов, как правило, лишено видовой специфичности. Все развитие зародыша представляет собой как бы цепь следующих друг за другом индукционных взаимодействий. Все вышеперечисленные и некоторые другие особенности эмбриогенеза приводят к тому, что ранние стадии онтогенеза имеют наибольшее сходство с соответствующими стадиями развития предковых и родственных форм (рис. 213). Эта закономерность получила название - закон зародышевого сходства Бэра.

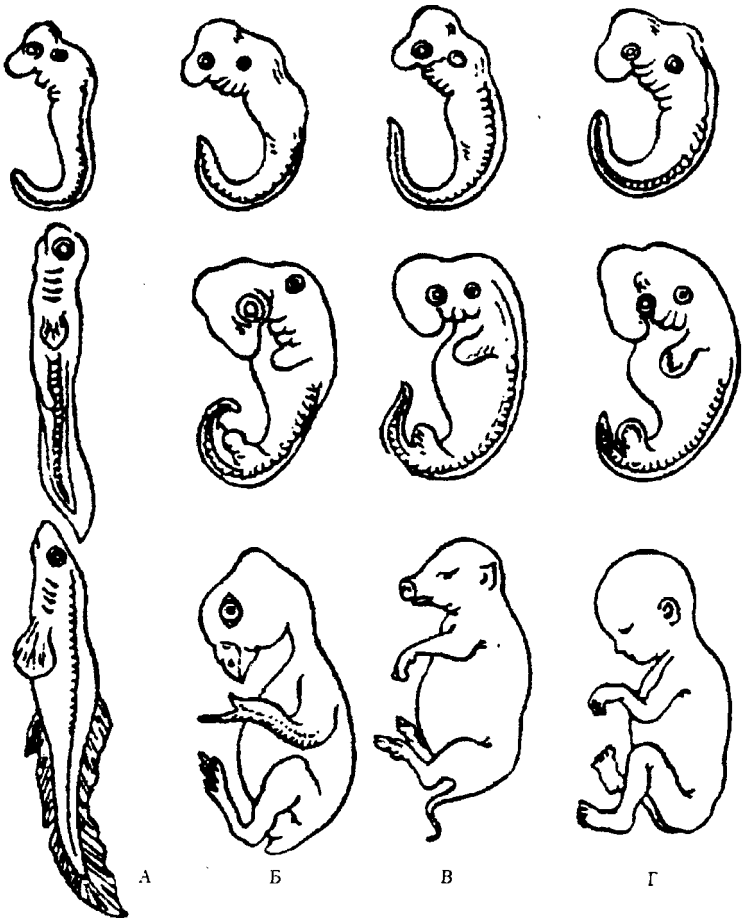


Рис. 213. Последовательные стадии развития зародышей рыбы (А), курицы (Б), свиньи (В), человека (Г).

Онтогенез Э. Геккель разделил на палингенез и ценогенез. Палингенез - это процесс воспроизведения особенностей развития, которые закреплены наследственно и в силу этого повторяют или рекапитулируют развитие предковых форм. Рекапитуляция органов может объяснить возникновение некоторых патологий человека.

Так, например, у эмбриона закладываются жаберные карманы, являющиеся гомологами жаберных щелей (рис. 214). При нормальном развитии они зарастают, но иногда этот процесс нарушается, что может явиться причиной образования таких патологий как киста шеи или свищ в области глотки.

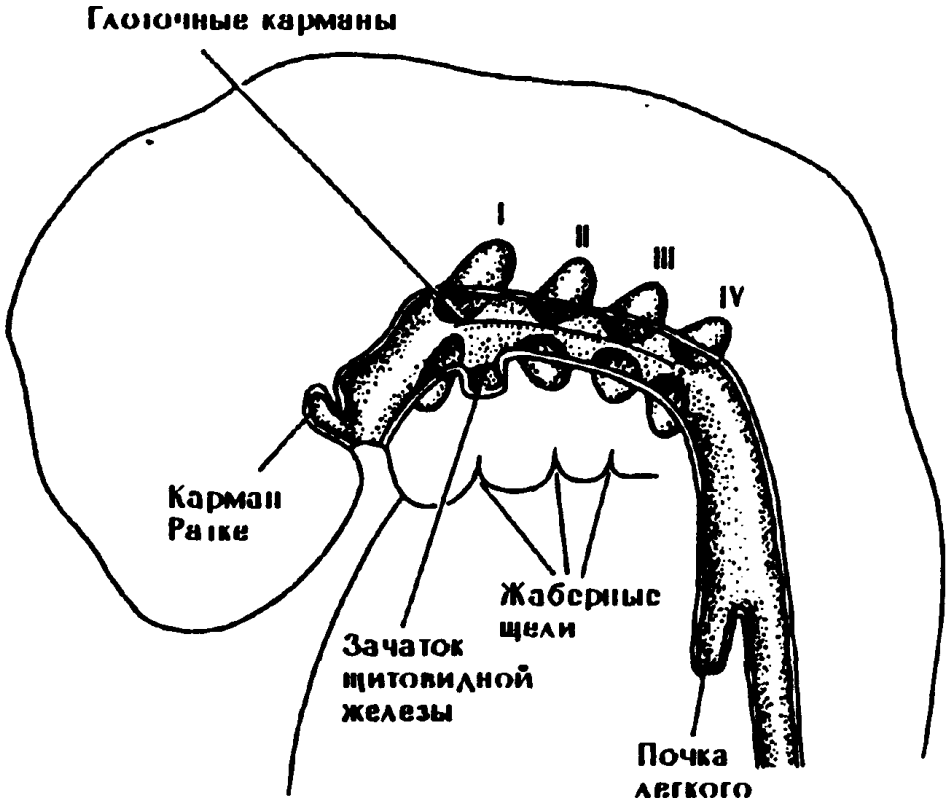


Рис. 214. Глоточные карманы и жаберные щели у 5-недельного зародыша человека (по Carlson, 1981).

Эволюцию онтогенеза обеспечивают три процесса: ценогенез, или эмбриоадаптация; филэмбриогенез и автономизация онтогенеза.

5.1.1. ЦЕНОГЕНЕЗ

Ценогенез, или эмбриоадаптация - это процесс воспроизведения особенностей развития, которые приводят к приспособлению зародыша или личинки к конкретным условиям среды. Известно несколько форм ценогенозов: гетерохронии и гетеротопии.

Гетерохронии - особенности развития, связанные с изменением времени закладки органа или другой структуры.

Примером гетерохронии является незаращение артериального или боталлова протока.

Гетеротопии - особенности развития, связанные с изменением места закладки органа или другой структуры.

Примером гетеротопии является изменение места закладки легких. Первоначально легкие образуются как выросты по бокам кишечника, у потомков они перемещаются на брюшную сторону. Гетеротопии могут быть причиной образования пороков развития, например, эктопия сердца (расположение сердца подкожно, над грудиной) (рис. 215) и высокое стояние лопатки (закладка лопатки в шейном отделе).

Рис. 215. Эктопия сердца: а - экстрастернальная форма эктопии сердца, б - экстрофия сердца.

5.1.2. ФИЛЭМБРИОГЕНЕЗ

Изменения эмбриогенеза, результатом которых является приспособление взрослого организма к конкретным условиям, называются филэмбриогенезами. Учение о филэмбриогенезах принадлежит А. Н. Северцову (1910). Выделяют три формы филэмбриогенезов: архаллаксис, девиацию и анаболию.

Архаллаксис - эволюционные изменения органа или структуры на самых ранних этапах их развития (с момента закладки).

Например, возникновение у позвоночных метамерных органов (зубы) происходит путем увеличения числа закладок. Порок развития - полидактилия (шестипалость) - тоже связан с изменением числа закладок (рис. 216).

Рис. 216. Трисомия по хромосомам 13 - 15. Двусторонняя полидактилия у ребенка.

Девиация - уклонение в развитии, эволюционное изменение на одной из средних стадий.

Например, жаберная щель между челюстной и подъязычной дугами преобразуется в полость среднего уха.

Анаболия - надставка, добавление новой стадии в конце морфогенеза органа.

5.2. АВТОНОМИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

Процесс уменьшения определяющей роли факторов среды на развитие называется автономизацией. Учение об автономизации принадлежит И. И. Шмальгаузену.

5.3. АНАЛОГИЧНЫЕ И ГОМОЛОГИЧНЫЕ ОРГАНЫ

Гомологичные органы характеризуются:

- общим происхождением, т. е. образование из одних эмбриональных закладок;
- единым планом строения органов и одинаковым соотношением и расположением их частей;
- одинаковым расположением органов в теле.

Функции гомологичных органов могут быть одинаковыми, а могут и различаться.

Например, гомология артериальных (жаберных) дуг позвоночных (рис. 217).

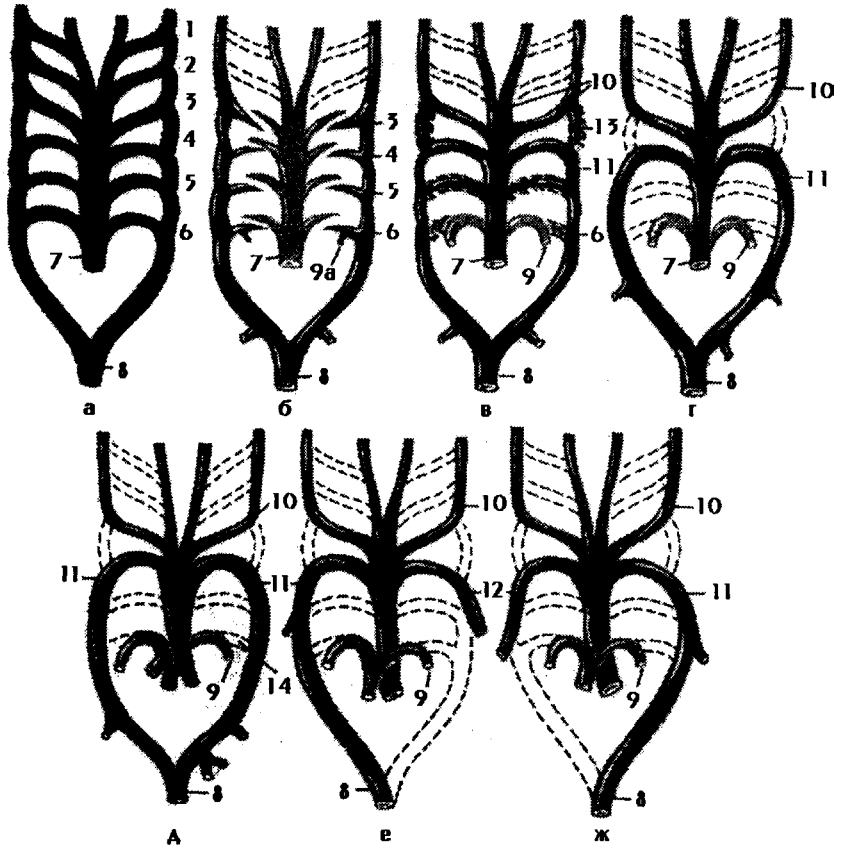


Рис. 217. Преобразование жаберных дуг позвоночных: а - зародыш позвоночных; б - рыба; в - хвостовая амфибия; г - бесхвостая амфибия; д - рептилия; е - птица; ж - млекопитающее; 1 - 6 - жаберные дуги; 7 - брюшная аорта; 8 - спинная аорта; 9 - легочная артерия; 9а - артерия плавательного пузыря; 10 - сонная артерия; 11 - дуга аорты; 12 - подключичная артерия; 13 - сонный проток; 14 - артериальный проток.

Аналогичные органы характеризуются выполнением одинаковых функций и могут иметь внешнее морфологическое сходство. Причиной аналогии является общность условий существования, в которых формируются одинаковые приспособления (адаптации).

Например, бабочка и птица, обитающие в воздушной среде, имеют несущие поверхности в виде крыльев, эмбриональное развитие которых различно.

5.4. ФИЛОГЕНЕЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ

Нервная система всех позвоночных закладывается в эктодерме на спинной стороне зародыша на ранних стадиях гаструлы. При ее формировании в первую очередь реализуются признаки типа Хордовых, т. е. образуется нервная трубка.

5.4.1.ОБРАЗОВАНИЕ НЕРВНОЙ ТРУБКИ

Нервная трубка образуется следующим образом:

1) из эктодермы образуется нервная пластинка - утолщение в виде полоски вдоль всего тела зародыша;
2) пластинка изгибается и образует нервный желоб или бороздку, от боковых частей которой отпочковываются нервные гребни;
3) края нервного желоба смыкаются и формируют нервную трубку с полостью, которую называют невроцелем (рис. 218).

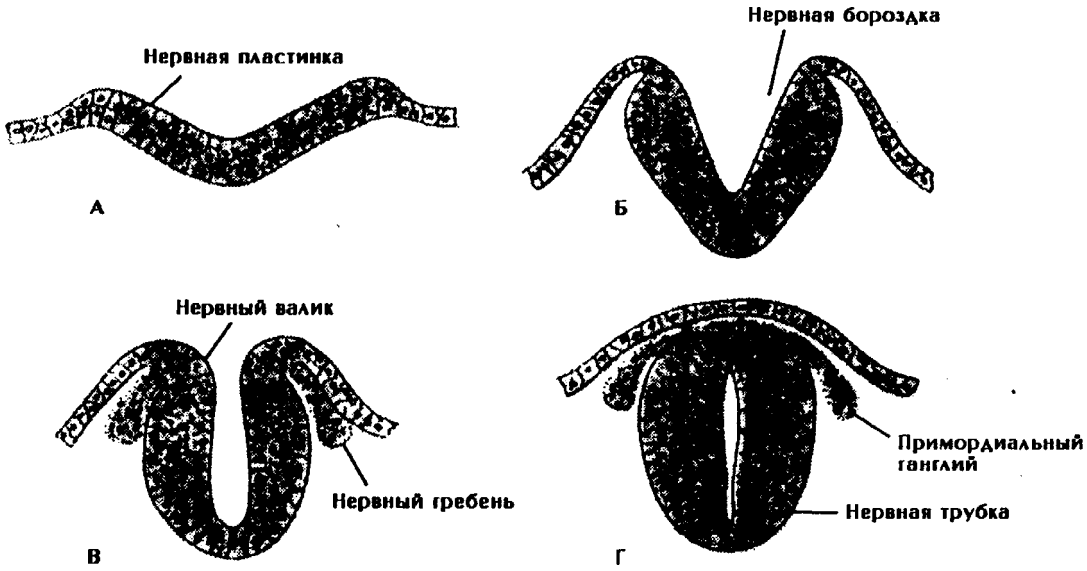


Рис. 218. Образование нервной трубки и нервного гребня у типичного позвоночного (млекопитающего); ряд поперечных срезов на последовательных стадиях развития зародыша (из Arey).

4) передний невропор (отверстие) нервной трубки закрывается;

Несмыкание переднего невропора у человека приводит к анэнцефалии (отсутствию конечного мозга), которая заканчивается летальным исходом. Такая аномалия развивается примерно в 0,1% случаев всех беременностей.

5) задний невропор нервной трубки закрывается (рис. 219).

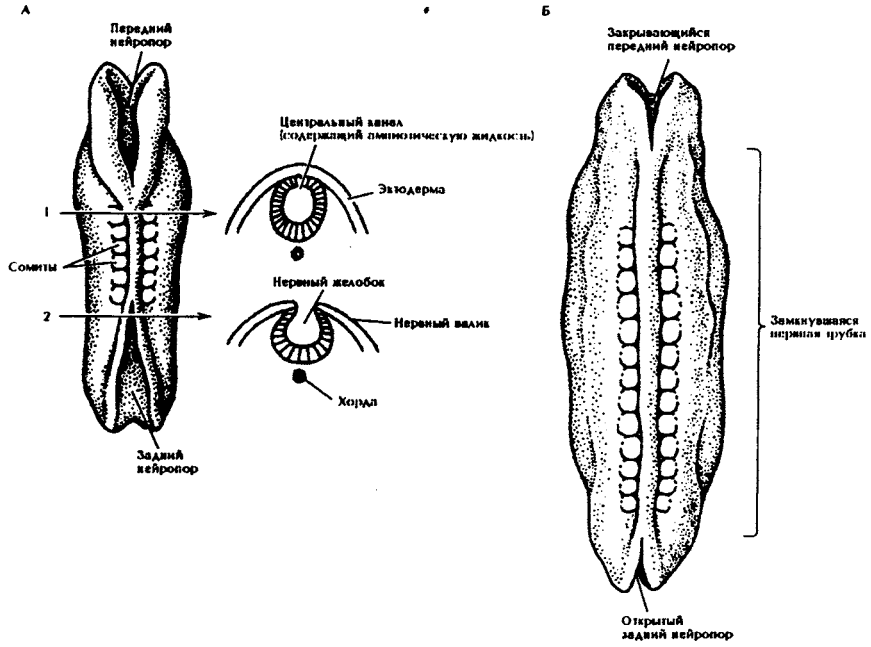


Рис. 219. Нейруляция у зародыша человека. А - вид со спины и на поперечных срезах (уровень, на котором сделаны срезы, показан стрелками / и 2) через зародыш, приступивший к нейруляции. Передний и задний нейропоры еще открыты. Б - вид со спины на зародыш на стадии поздней нейрулы. Передний нейропор закрывается, тогда как задний нейропор остается открытым.

Если задний невропор остается открытым (или после замыкания снова разрывается), то возникает spina bifida (миеломенингоцеле) - кистозная расщелина позвоночника (рис. 220).

Рис. 220. Внешний вид ребенка со spina bifida (миеломенингоцеле) пояснично-крестцового отдела позвоночника.

Нервная трубка преобразуется в центральную нервную систему, а нервные гребни формируют периферическую нервную систему.

Следующим этапом в формировании нервной системы является реализация

признаков подтипа Позвоночных, которая включает дифференциацию нервной трубки на головной и спинной мозг и развитие головного мозга.

5.4.2. ЭМБРИОГЕНЕЗ (РАЗВИТИЕ) ГОЛОВНОГО МОЗГА

Головной мозг закладывается в виде вздутия передней части нервной трубки.

Вздутие делится на три мозговые пузыря: передний, средний и задний. Этот этап называется стадией трех мозговых пузырей (рис. 221).

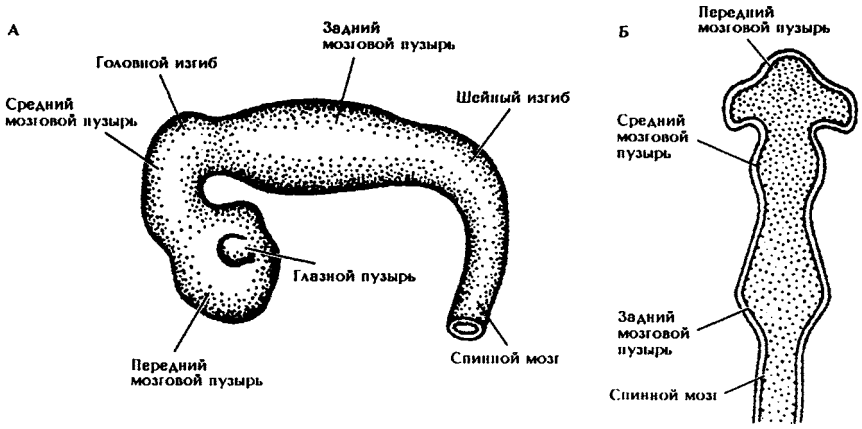


Рис. 221. Ранняя стадия развития головного мозга (4-недельный зародыш человека). А - вид сбоку. Б - схематическое изображение головного мозга, распрямленного в медианной плоскости, показывающее образование первичных мозговых пузырей в нервной трубке (по Langman, 1969).

На этом этапе у человека может развиться тяжелый порок - ателэнцефалия. Эта аномалия связана с остановкой развития (гетерохрония) передней части нервной трубки на стадии трех мозговых пузырей. В результате большие полушария и подкорковые ядра не формируются (рис. 222).

Рис. 222. Ателэнцефалия у доношенного ребенка. Конечный мозг отсутствует. Мозжечок сформирован, вентрально от него располагаются недоразвитые ножки мозга и неразделившиеся зрительные бугры. А - вид сверху. Б - вид снизу.

Стадия пяти мозговых пузырей. Передний мозговой пузырь делится на два отдела: передний и промежуточный. Средний мозговой пузырь не делится. Задний мозговой пузырь делится на два отдела: задний и продолговатый. Продолговатый мозг без резкой границы переходит в спинной мозг (рис. 223).

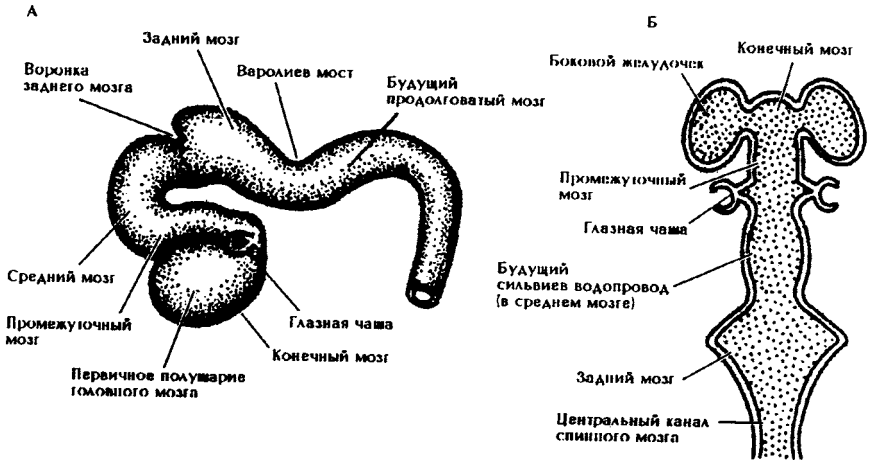
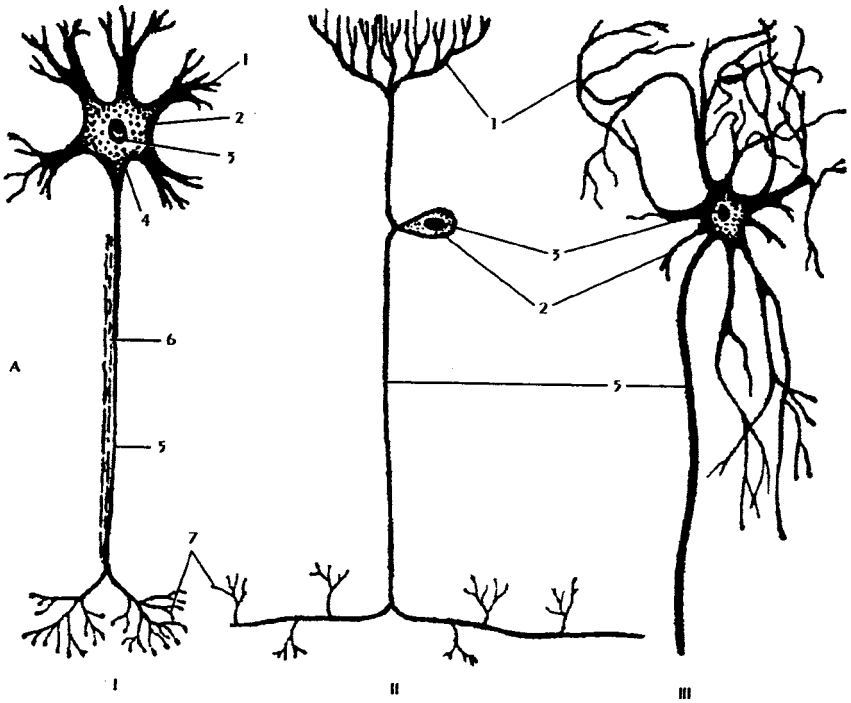


Рис. 223. Дальнейшее развитие головного мозга. Мозг 6 - недельного зародыша человека. А - вид сбоку. Б - схематическое изображение головного мозга, распрямленного в медианной плоскости; видно образование вторичных мозговых пузырей в нервной трубке (по Langman, 1969).

Одновременно происходит преобразование невроцеля (полости нервной трубки). Расширения невроцеля в полушариях переднего мозга формируют боковые желудочки. У рыб они не отделены и образуют общую полость. Полость невроцеля промежуточного мозга образует третий желудочек. Узкая щель невроцеля в среднем мозге называется сильвиев водопровод. Полость невроцеля в продолговатом мозге образует четвертый желудочек, который сообщается со спинномозговым каналом.

Нервные клетки позвоночных имеют общие черты строения с нейронами других животных, но их отличает то, что тела и короткие отростки - дендрита - составляют серое вещество мозга, а длинные отростки нервных клеток - аксоны - образуют белое вещество (рис. 224).



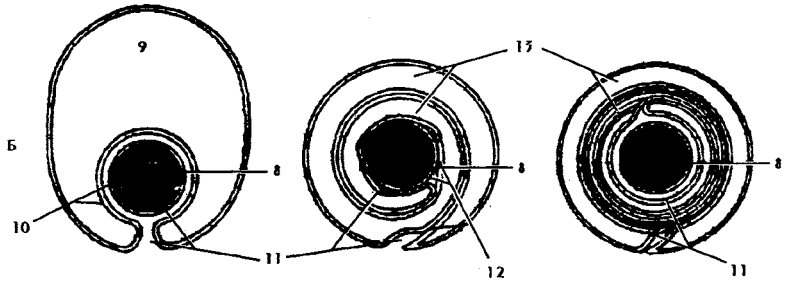


Рис. 224. Три типа нейронов (А) и этапы формирования оболочек аксона (Б) (по Гриффину и Новику, 1973): I - двигательный нейрон (мотонейрон); II - чувствительный (рецепторный) нейрон; III - нейрон центральной нервной системы: 1 - дендриты, 2 - тело клетки, 3 - ядро, 4 - цитоплазма, 5 - аксон, 6 - шванновская клетка, 7 - окончания аксона, 8 - аксон, 9 - шванновская клетка, 10 - оболочка аксона и шванновской клетки, 11 - щель, 12 - собственная оболочка аксона, 13 - цитоплазма шванновской клетки.

Таким образом, у всех позвоночных головной мозг состоит из пяти отделов: переднего, промежуточного, среднего, заднего и продолговатого. Они располагаются в одной и той же последовательности. Однако, степень их развития, детали строения и функции у представителей различных классов неодинаковы (рис. 225).

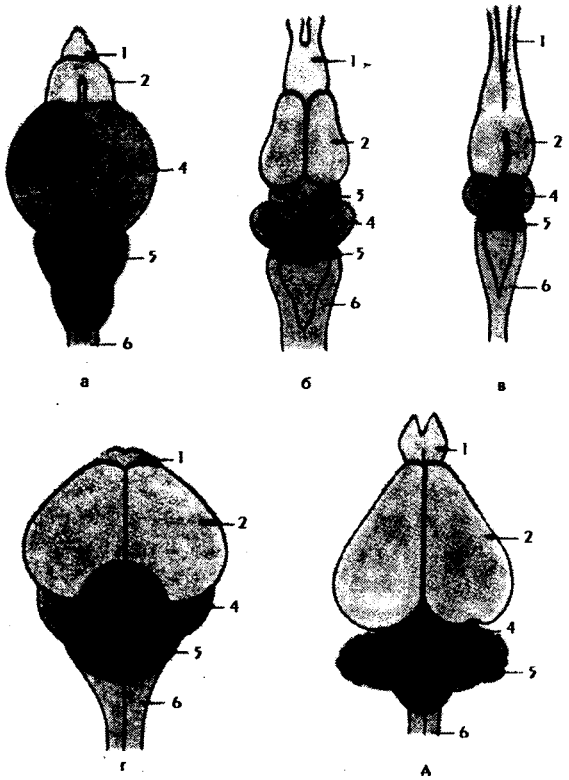


Рис. 225. Гомология головного мозга позвоночных (вид сверху): а - костистая рыба; б - амфибия; в - рептилия; г - птица; д - млекопитающее (кролик); 1 - обонятельные доли; 2 - передний мозг (большие полушария); 3 - промежуточный мозг; 4 - средний мозг; 5 - мозжечок; 6 - продолговатый мозг. Гомологичные части органа выделены одинаковым цветом.

Выделяют три основных типа мозга позвоночных: ихтиопсидный, зауропсидный и маммальный.

5.4.3. ОСНОВНЫЕ ТИПЫ МОЗГА ПОЗВОНОЧНЫХ

Ихтиопсидный тип мозга характерен для низших позвоночных - рыб и амфибий. Этот тип мозга состоит из пяти основных отделов, ведущим из которых является средний мозг. Он координирует работу всей нервной системы (принимает информацию, осуществляет ее анализ и вырабатывает ответные реакции). Средний мозг разделен на две зрительные доли, имеющих в крыше слой серого вещества - кору, или тектум.

Передний мозг рыб не разделен на полушария, имеется только поверхностная борозда. Серое вещество образует скопления в обонятельных долях, в полосатых телах - на дне переднего мозга и сплошным слоем выстилает полость желудочка. Полоска серого вещества вокруг желудочка, несмотря на то, что она располагается внутри мозга, а не в крыше переднего мозга, называется древней корой, или палеокортексом. Нервные клетки в крыше переднего мозга отсутствуют (костистые рыбы) или образуют незначительные скопления (осетрообразные рыбы). Обонятельные доли развиты хорошо, так как для ориентации рыб большое значение имеет химические чувство (рис. 226).

Передний мозг амфибий уже разделен на два полушария, каждое из которых имеет собственный желудочек. Серое вещество переднего мозга дифференцируется на полосатые тела, древнюю кору и зачаток старой коры. Масса полосатых тел, по сравнению с рыбами, увеличивается. Крыша переднего мозга содержит тонкий слой нервных клеток - первичный мозговой свод, или зачаток архикортекса (старая кора) (рис. 227). У двоякодышащих рыб и безногих земноводных впервые появляется гиппокамп (центр обоняния) - парная структура, образующаяся из зачатка архикортекса. Древняя кора занимает промежуточное положение между старой корой и полосатыми телами. Обонятельные доли развиты меньше, чем у рыб. Передний мозг рыб и амфибий функционирует как обонятельный центр.

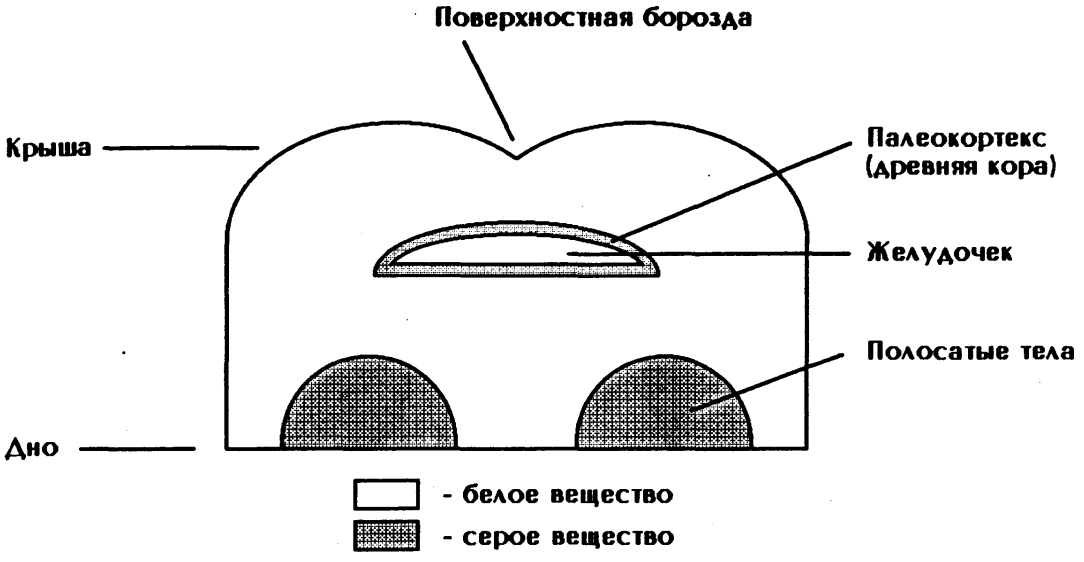


Рис. 226. Поперечный срез переднего отдела мозга надкласса Рыбы.

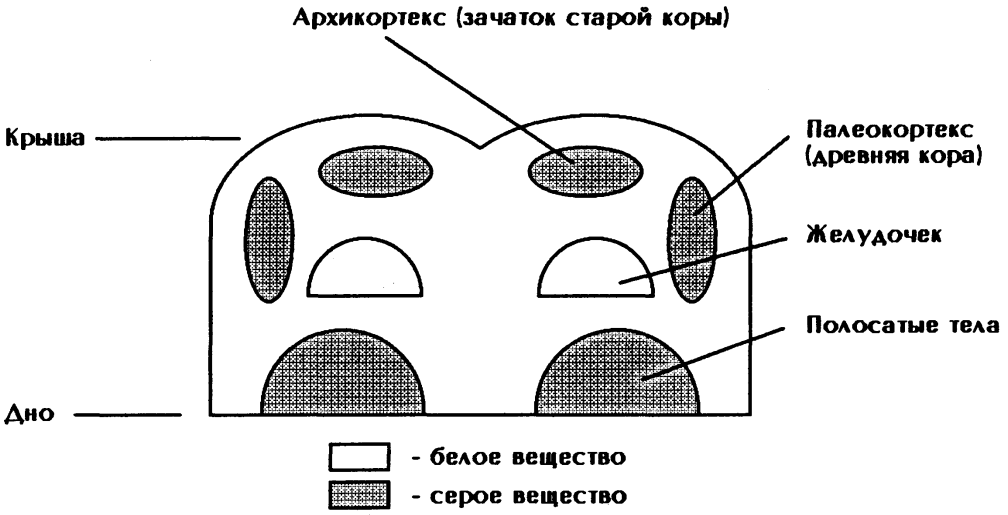


Рис. 227. Поперечный срез переднего отдела мозга класса Амфибии.

Промежуточный мозг рыб и амфибий имеет первичные зрительные центры, или зрительные бугры (рис. 228, 229). На его крыше находится железа внутренней секреции - эпифиз. От дна отходит гипофиз и пара зрительных нервов, образующих перекрест - хиазму.

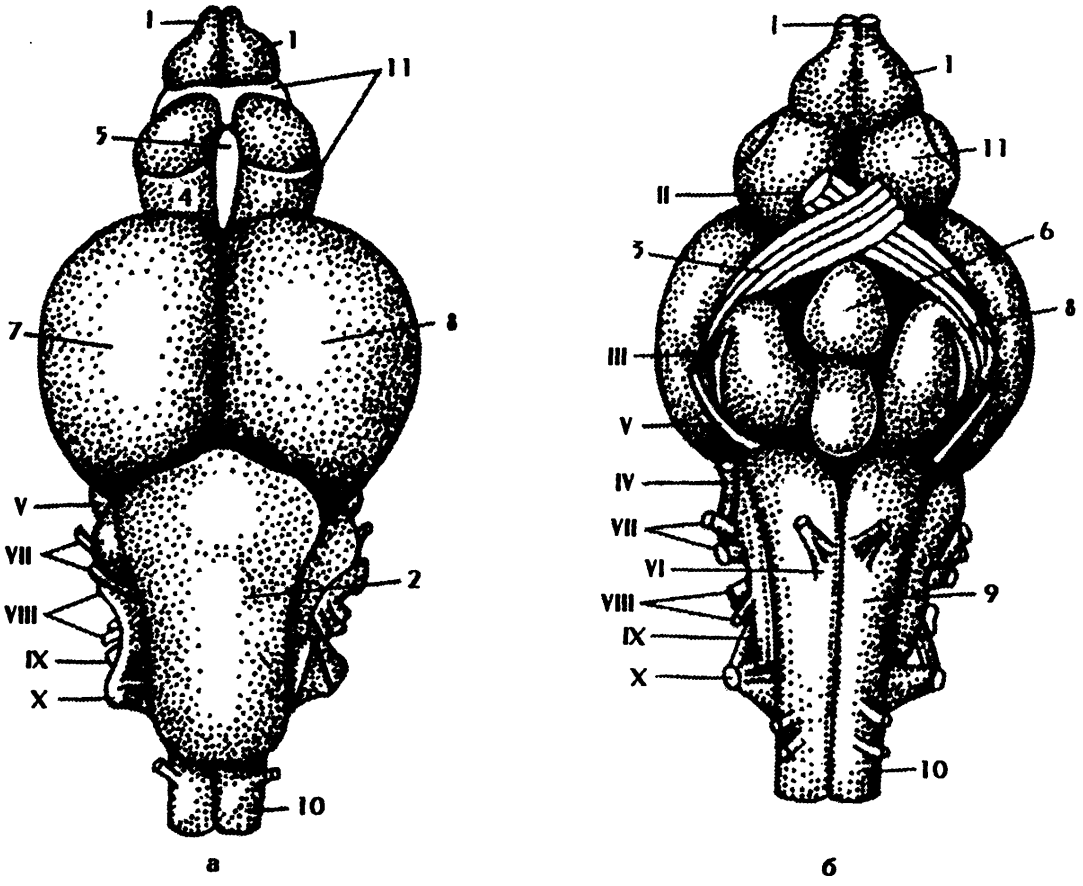


Рис. 228. Головной мозг форели: а - вид сверху; б - вид снизу: 1 - обонятельная луковица; 2 - мозжечок; 3 - перекрест зрительных нервов; 4 - промежуточный мозг; 5 - эпифиз; 6 - гипофиз; 7 - зрительные доли среднего мозга; 8 - средний мозг; 9 - продолговатый мозг; 10 - спинной мозг; 11 - передний мозг; I - X - черепные нервы.

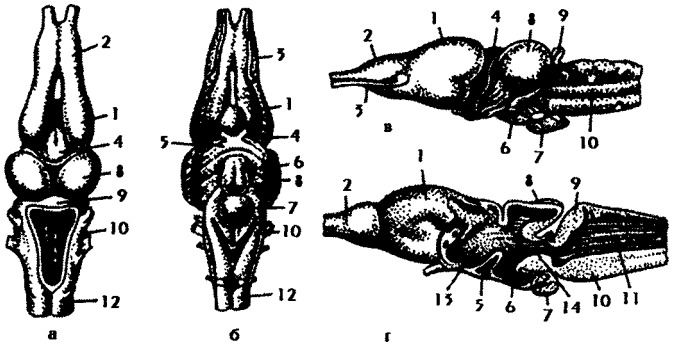


Рис. 229. Головной мозг лягушки: а - вид сверху; б - вид снизу; в - вид сбоку; г - продольный разрез: 1 - полушария переднего мозга; 2 - обонятельная доля; 3 - обонятельный нерв; 4 - промежуточный мозг; 5 - зрительная хиазма; 6 - воронка; 7 - гипофиз; 8 - средний мозг; 9 - мозжечок; 10 - продолговатый мозг; 11 - IV желудочек; 12 - спинной мозг; 13 - III желудочек; 14 - водопровод мозга (сильвиев).

Мозжечок рыб и амфибий отвечает за координацию движений. У рыб он хорошо развит, а у амфибий имеет вид небольшого валика.

Продолговатый мозг рыб и амфибий без резкой границы переходит в спинной мозг и содержит жизненно важные центры, такие как центр дыхания и кровообращения.

Зауропсидный тип мозга характерен для классов Рептилий и Птиц. Этот тип мозга состоит из пяти основных отделов, ведущим из которых является передний мозг.

Передний мозг разделен на полушария и является самым крупным отделом, причем его масса увеличивается за счет полосатых тел, мигрирующих с дна к центру переднего мозга. Крыша переднего мозга представлена архикортексом, или старой корой. Она остается тонкой и характеризуется послойным и упорядоченным расположением тел нейронов, аксонов и дендритов. Архикортекс представлен двумя островками: латеральными и медиальными. Медиальные островки в процессе эволюции преобразуются в гиппокамп. Он выполняет функцию центра обоняния. Латеральные островки являются зачатками новой коры. У рептилий наблюдается установление связей между гиппокампом и гипоталамусом. Древняя кора хорошо развита и располагается вдоль боковой поверхности и основания переднего мозга (рис. 230).

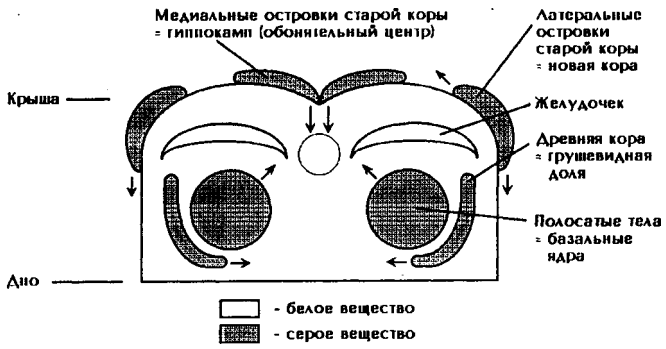


Рис. 230. Поперечный срез переднего отдела мозга класса Рептилии: полосатые тела =

базальные ядра, гомологичные структуры.

Промежуточный мозг связывает между собой передний мозг и крышу среднего мозга (рис. 231, 232).

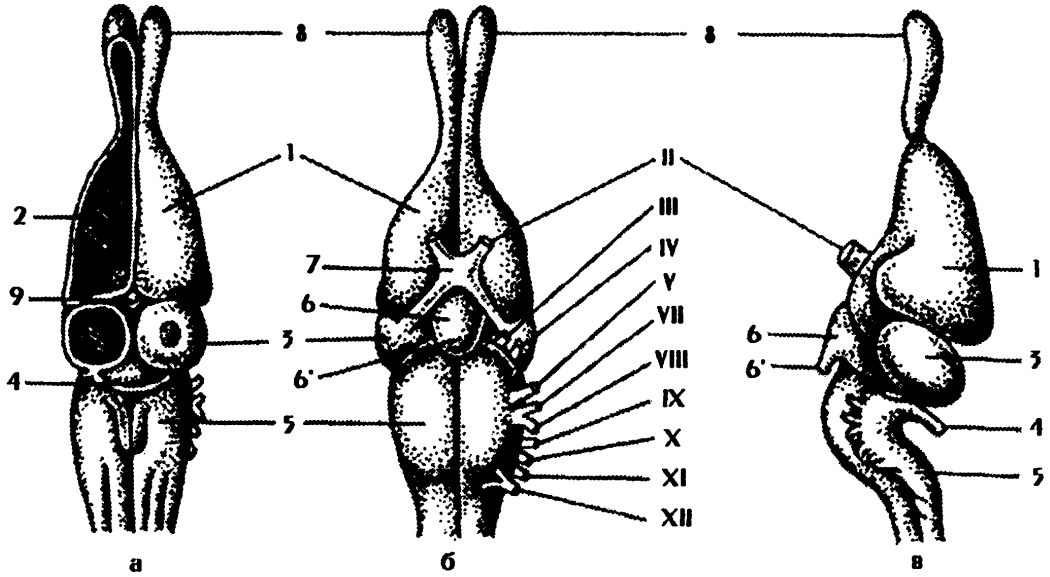


Рис. 231. Головной мозг ящерицы: а - вид сверху; б - вид снизу; в - вид сбоку: 1 - передний мозг; 2 - полосатое тело; 3 - средний мозг; 4 - мозжечок; 5 - продолговатый мозг; 6 - воронка; 7 - хиазма; 8 - обонятельная доля; 9 - эпифиз; II - XII - черепные нервы.

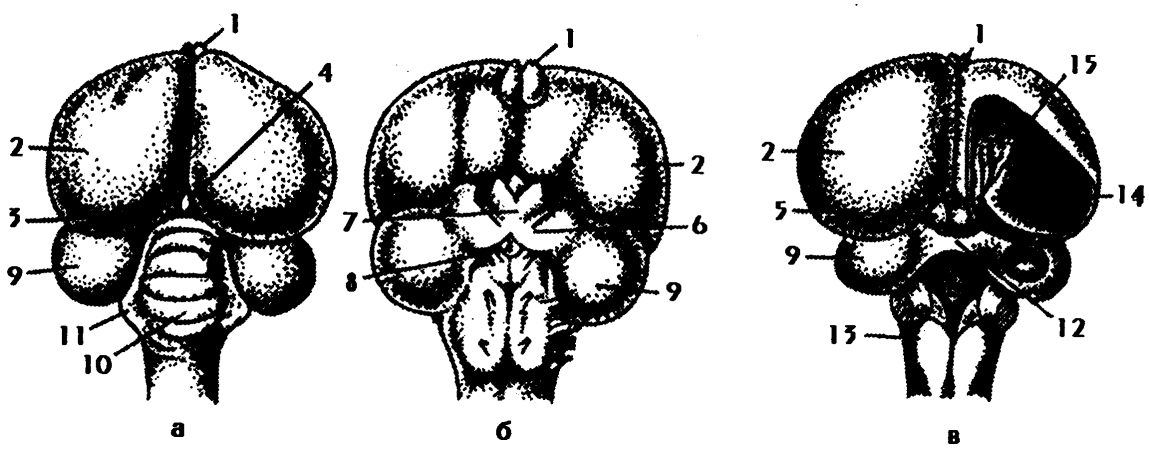


Рис. 232. Головной мозг голубя: а - вид со спинной стороны; б - вид с брюшной стороны; в - вид со вскрытыми желудочками и удаленным мозжечком: 1 - обонятельные доли переднего мозга; 2 - большие полушария головного мозга; 3 - промежуточный мозг; 4 - надмозговая железка; 5 - зрительные бугры промежуточного мозга; 6 - зрительные тракты; 7 - хиазма; 8 - воронка с гипофизом; 9 - зрительные доли среднего мозга; 10 - мозжечок; 11 - боковые выступы мозжечка; 12 - зрительная комиссура; 13 - продолговатый мозг; 14 - полосатые тела; 15 - межжелудочковое отверстие (монроево).

Средний мозг теряет свое значение ведущего отдела. Его размеры уменьшаются, по сравнению с рыбами и амфибиями, а зрительная кора увеличивается.

Мозжечок развит значительно лучше, чем у амфибий.

Продолговатый мозг образует характерный для всех высших позвоночных

изгиб в вертикальной плоскости.

Маммальный тип мозга характерен для класса Млекопитающих. Он состоит из пяти основных отделов, ведущим из которых является передний мозг. Передний мозг млекопитающих полностью разделен на два полушария - правое и левое (рис. 233).

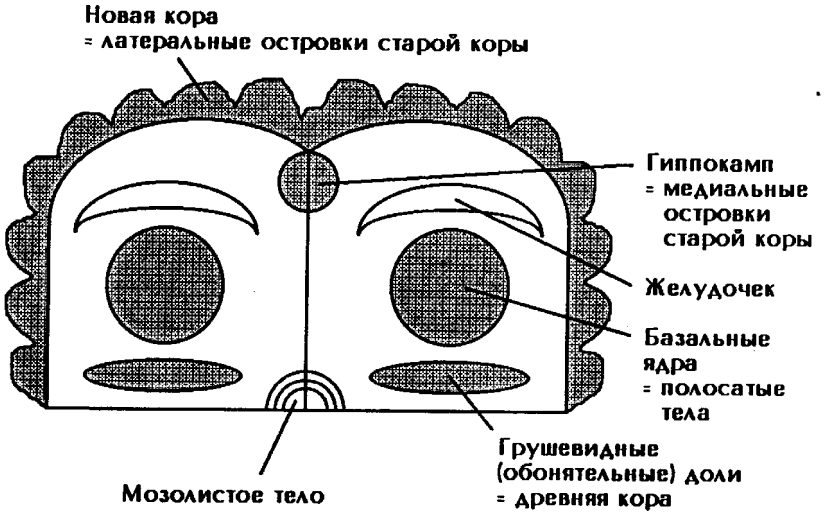


Рис. 233. Поперечный срез переднего отдела головного мозга класса Млекопитающие.

В процессе развития конечный отдел мозга человека может не разделиться и иметь вид полусферы с единой полостью (желудочком). Такая патология называется голопрозэнцефалией (рис. 234). Конечный мозг может разделиться только в задней части и лобные доли останутся неразделенными. Такая патология называется алобарной прозэнцефалией (рис. 235). Конечный мозг может разделиться продольной бороздой, но в глубине оба полушария остаются связанными друг с другом. Такая патология называется прозэнцефалией (рис. 236).

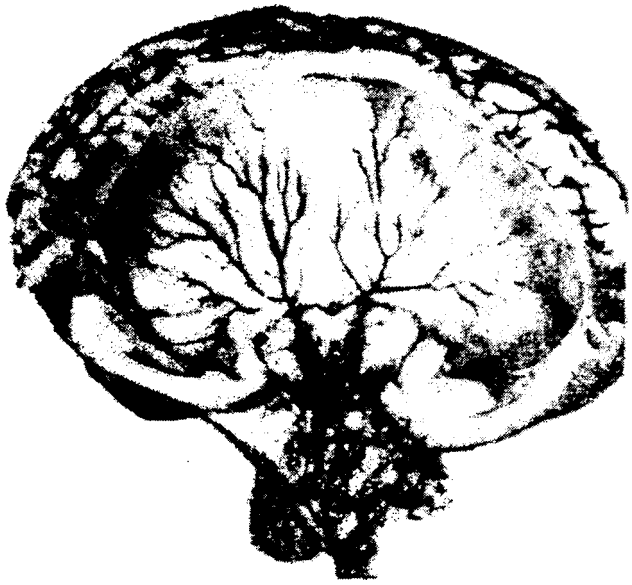


Рис. 234. Алобарная голопрозэнцефалия (вид сверху) у доношенного плода. Объяснение в

тексте.

Рис. 235. Алобарная прозэнцефалия (вид сверху) у доношенного плода. Объяснение в тексте.

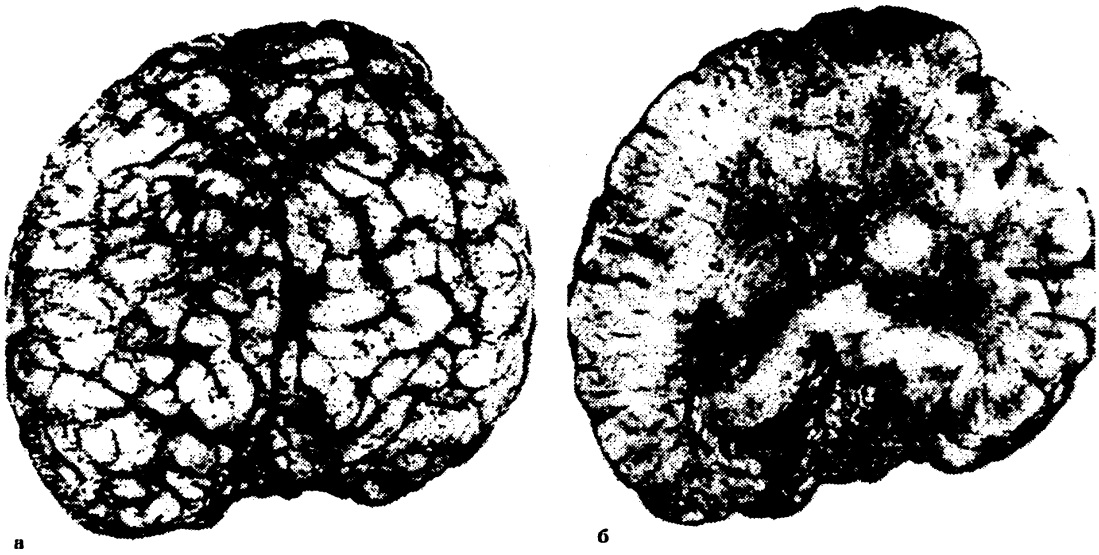


Рис. 236. Прозэнцефалия. Большие полушария головного мозга новорожденного не разделены в области лобных долей: а — вид сверху; б — тот же мозг на горизонтальном разрезе по Флексигу.

У высших млекопитающих между полушариями формируется сложная комиссура - мозолистое тело. Она связывает между собой полушария и координирует их работу.

У человека встречаются врожденные пороки развития мозолистого тела, такие, например, как аплазия (агенезия) и гипоплазия мозолистого тела (полное или частичное отсутствие комиссуры мозга).

У примитивных млекопитающих закладки древней коры хорошо развиты, тогда как у высокоорганизованных они сохраняются в виде грушевидной доли. Старая кора на медиальной поверхности заворачивается в виде гиппокампа, который вместе с другими структурами входит в состав лимбической системы мозга.

Новая кора, сильно разрастаясь, резко увеличивает объем переднего мозга, тогда как у рептилий и птиц его увеличение идет за счет полосатых тел. Дальнейший рост поверхности новой коры у высших млекопитающих происходит за счет образования борозд и извилин.

У человека встречается врожденная патология - агирия (гетерохрония), которая проявляется в отсутствии борозд и извилин (гладкий мозг) больших полушарий.

В коре млекопитающих тела нейронов, аксоны и дендриты располагаются послойно и в определенном порядке. Такая организация структур позволяет формировать более быстрый ответ на внешнее или внутреннее воздействие.

Особенностью мозга человека является функциональная асимметрия - различие в функциях правого и левого полушарий.

Правое полушарие отвечает за образное мышление, характеризующееся одномоментным восприятием многих предметов, явлений и мира в целом, со всеми его составными элементами.

Левое полушарие отвечает за абстрактное мышление. Его особенностью является способность к последовательному, ступенчатому познанию, которое носит соответственно аналитический, а не синтетический характер.

При рождении человека системы мышления еще не сформированы, но уже имеются предпосылки к возникновению функциональной асимметрии. Она формируется в процессе индивидуального развития, под влиянием социальных контактов, прежде всего семейных. Считается, что в первые годы жизни доминирует правое полушарие. В процессе обучения речи, письменности и во время дальнейшего образования происходит сдвиг межполушарной асимметрии в сторону левого полушария.

Промежуточный мозг млекопитающих также, как и у всех позвоночных, на верхней поверхности содержит эпифиз, а на нижней - хиазму и гипофиз. Кроме того, промежуточный мозг имеет ряд сенсорных ядер, которые служат важным местом переключения информации на пути к большим полушариям (рис. 237).

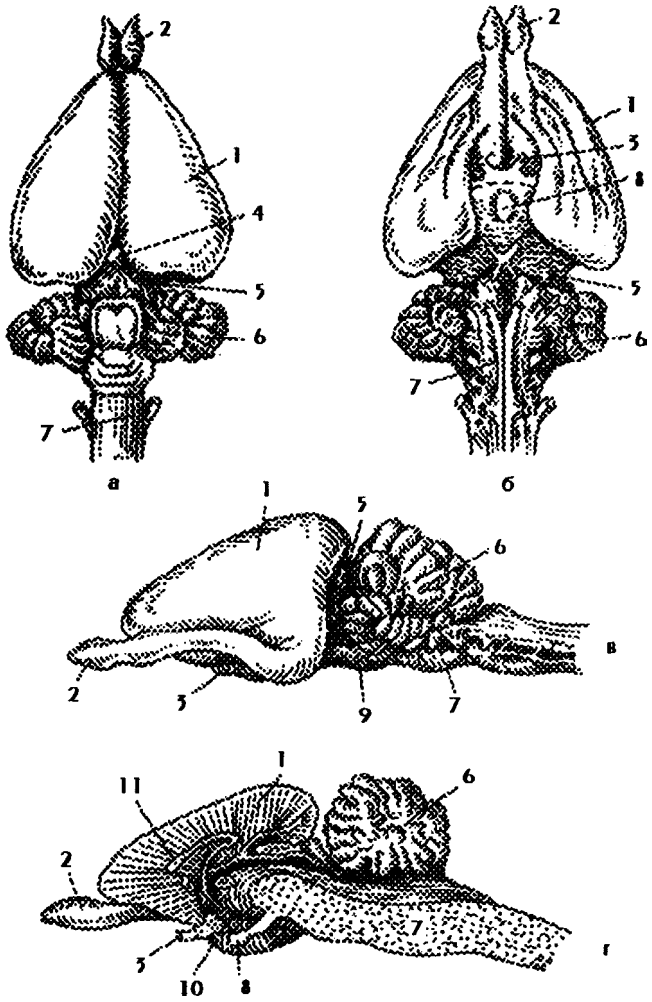


Рис. 237. Головной мозг кролика: а - вид сверху; б - вид снизу; в - вид сбоку; г - продольный разрез: 1 - большие полушария; 2 - обонятельные доли; 3 - зрительный нерв; 4 - эпифиз; 5 - средний мозг; 6 - мозжечок; 7 - продолговатый мозг; 8 - гипофиз; 9 - мост (варолиев) мозга; 10 - мозговая воронка; 11 - мозолистое тело.

Средний мозг состоит из четверохолмия. Сохраняются ядра зрительной системы (верхние бугры) и появляются слуховые центры (нижние бугры).

Мозжечок сильно увеличивается в размерах, особенно выражены его полушария. Усложняется его внутренняя структура.

В продолговатом мозге формируются новые проводящие пути.

5.5. ФИЛОГЕНЕЗ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ

Кровеносная система всех представителей типа Хордовые закладывается в боковых пластинках мезодермы на брюшной стороне зародыша на стадии гаструлы. Тип Хордовые характеризуется замкнутой кровеносной системой. Представителей подтипа Позвоночные отличает наличие сердца.

5.5.1. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА НАДКЛАССА РЫБЫ

У большинства рыб один круг кровообращения (рис. 238).

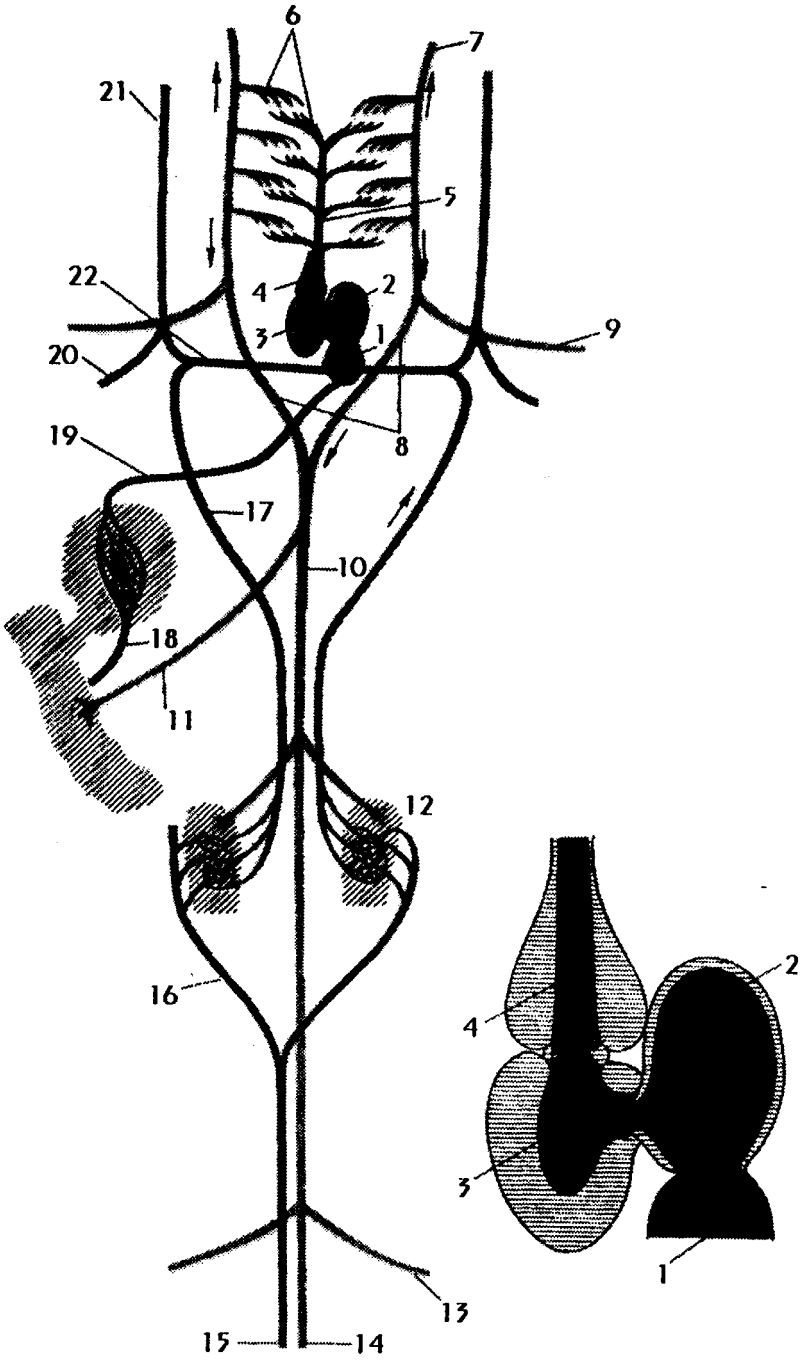


Рис. 238. Строение кровеносной системы и сердца рыбы (схема): 1 - венозный синус; 2 - предсердие; 3 - желудочек; 4 - луковица аорты; 5 - брюшная аорта; 6 - жаберные сосуды; 7 - левая сонная артерия; 8 - корни спинной аорты; 9 - левая подключичная артерия; 10 - спинная аорта; 1 - кишечная артерия; 12 - почки; 13 - левая подвздошная артерия; 14 - хвостовая артерия; 15 - хвостовая вена; 16 - правая воротная вена почек; 17 - правая задняя кардинальная вена; 18 - воротная вена печени; 19 - печеночная вена; 20 - правая подключичная вена; 21 - правая передняя кардинальная вена; 22 - общая кардинальная вена.

Исключение составляют двоякодышащие рыбы, у которых впервые появляется второй неполный круг кровообращения (рис. 239).

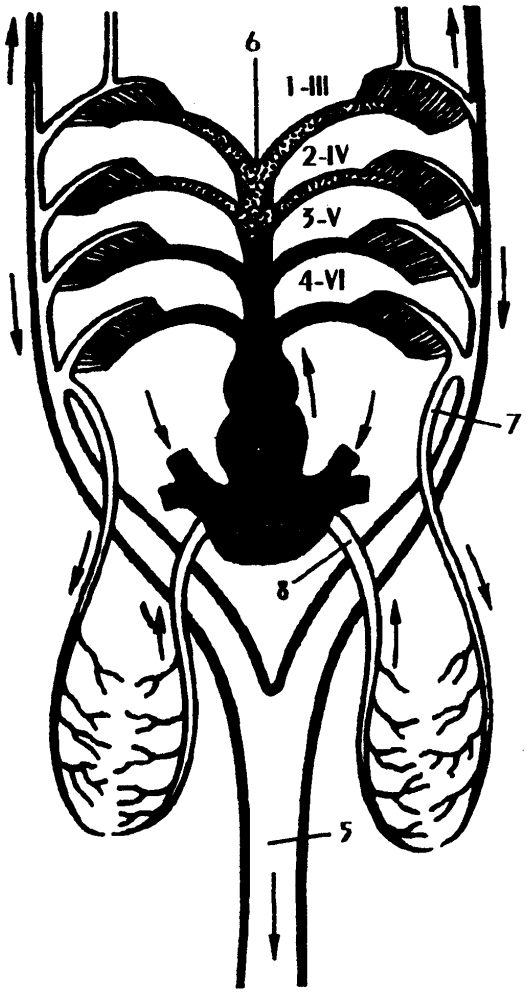


Рис. 239. Артериальное кровообращение двоякодышащей рыбы (схема): 1 - 4 - IV - VI пары жаберных артериальных дуг; 5 - спинная аорта; 6 - брюшная аорта; 7 - легочная артерия; 8 - легочная вена.

Сердце рыб закладывается в области глотки. Клетки мезодермы образуют пластинку, которая формирует трубку.

Сердце взрослых рыб двухкамерное: одно предсердие и один желудочек; и содержит только венозную кровь. В сердце выделяют четыре отдела: венозный синус, предсердие, желудочек и артериальный конус (см. рис. 238).

Артериальная система. У зародышей рыб от сердца отходит брюшная аорта, которая делится на 6 - 7 пар артериальных (жаберных) дуг. Первые две пары редуцируются, а оставшиеся 4 - 5 пар функционируют как приносящие жаберные артерии (см. рис. 217).

У взрослых рыб от сердца отходит артериальный конус, который содержит клапаны, препятствующие обратному току крови. У некоторых рыб он сильно редуцирован и сохраняются лишь клапаны в брюшной аорте (рис. 240).

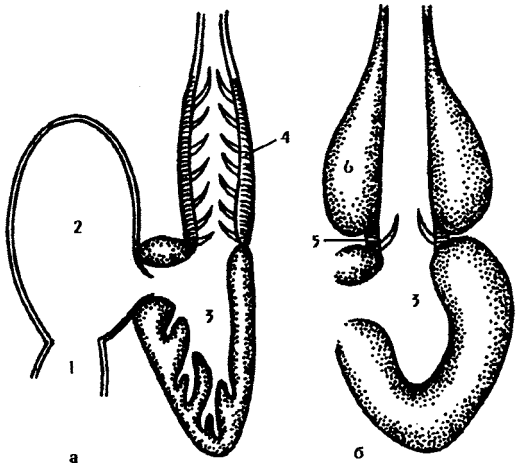


Рис. 240. Строение сердца акулы (а) и костистой рыбы (б) (схема): 1 - венозная пазуха; 2 - предсердие; 3 - желудочек; 4 - артериальный конус; 5 - рудимент артериального конуса; 6 - луковица аорты.

От артериального конуса отходит брюшная аорта, которая в случае его редукции образует расширение, называемое луковицей. Брюшная аорта распадается на 4 - 5 пар приносящих жаберных артерий, окисленная в капиллярах жаберных лепестков артериальная кровь собирается в выносящие жаберные артерии. От первой из них ответвляются сонные артерии. Выносящие жаберные артерии собираются в корни спинной аорты, которые объединяются и образуют спинную аорту. От нее отходят артерии, снабжающие артериальной кровью органы и ткани рыб (см. рис. 238).

В е н о з н а я с и с т е м а. Венозная кровь возвращается в сердце по венам. От задней части тела венозная кровь собирается в хвостовую вену. Она делится на правую и левую воротные вены почек. В почках вены образуют капиллярную сеть, где кровь очищается, и собираются в правую и левую задние кардинальные вены.

От передней части тела венозная кровь собирается в правую и левую передние кардинальные вены.

Передние и задние кардинальные вены собираются в правый и левый кювьеровы протоки и впадают в венозный синус. Вены от органов брюшной полости впадают в воротную вену печени. Кровь в печени очищается и собирается в печеночную вену, которая также впадает в венозный синус (см. рис. 238).

5.5.2. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА АМФИБИЙ

У личинок амфибий, как и у рыб, один круг кровообращения.

Кровеносную систему взрослых амфибий характеризуют два неполных круга кровообращения.

Сердце амфибий закладывается в области глотки. Клетки мезодермы, как и у рыб, образуют пластинку, которая формирует трубку. У личинок амфибий сердце двухкамерное (одно предсердие и один желудочек).

Сердце взрослых амфибий трехкамерное: два предсердия и один желудочек.

В сердце выделяются пять отделов: венозную пазуху, два предсердия, один желудочек и артериальный конус. Предсердия открываются в желудочек общим отверстием. В правом предсердии кровь венозная, в левом - артериальная. Дно желудочка образует выросты - трабекулы. Они препятствуют смешиванию крови, поэтому в правой части желудочка находится венозная кровь, в центральной части - смешанная, а в левой части - артериальная кровь (рис. 241).

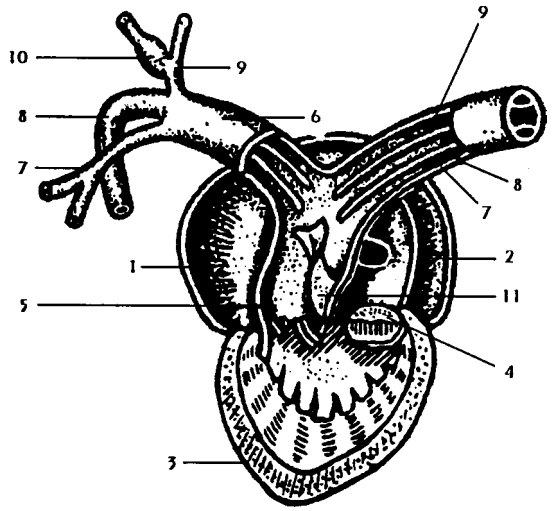


Рис. 241. Вскрытое сердце лягушки: 1 - правое предсердие; 2 - левое предсердие; 3 - желудочек; 4 - клапаны, закрывающие общее отверстие, ведущие из обоих предсердий в желудочек; 5 - артериальный конус; 6 - общий артериальный ствол; 7 - кожно-легочная артерия; 8 - дуга аорты; 9 - общая сонная артерия; 10 - сонная "железа"; 11 - спиральный клапан артериального конуса.

Артериальная система. От сердца зародышей амфибий отходит артериальный конус, который распадается на 6 пар артериальных дуг. Первые две пары редуцируются. Оставшиеся четыре пары у личинок формируют приносящие жаберные артерии.

В процессе развития третья пара образует сонные артерии. Четвертая пара преобразуется в дуги аорты и при слиянии с пятой и шестой парами формирует спинную аорту. Затем пятая пара артериальных дуг у большинства амфибий редуцируется, а шестая образует легочные артерии (см. рис. 217).

У взрослых амфибий от правой части желудочка отходит артериальный конус, внутри него располагается длинный спиральный клапан. Артериальный конус выходит из сердца и распадается на три пары сосудов. Первыми отходят кожно-легочные артерии. В них попадает порция венозной крови. Затем отходят дуги аорты, которые огибают сердце и сливаются в спинную аорту. В них попадает порция смешанной крови.

Последними от артериального конуса отходят общие сонные артерии. В них попадает порция артериальной крови. Процесс распределения крови по сосудам регулируется спиральным клапаном. Он, изменяя свое положение, открывает устья артерий в определенном порядке. У хвостатых амфибий сохраняется артериальный проток, который соединяет легочные артерии с дугами аорты (рис. 242).

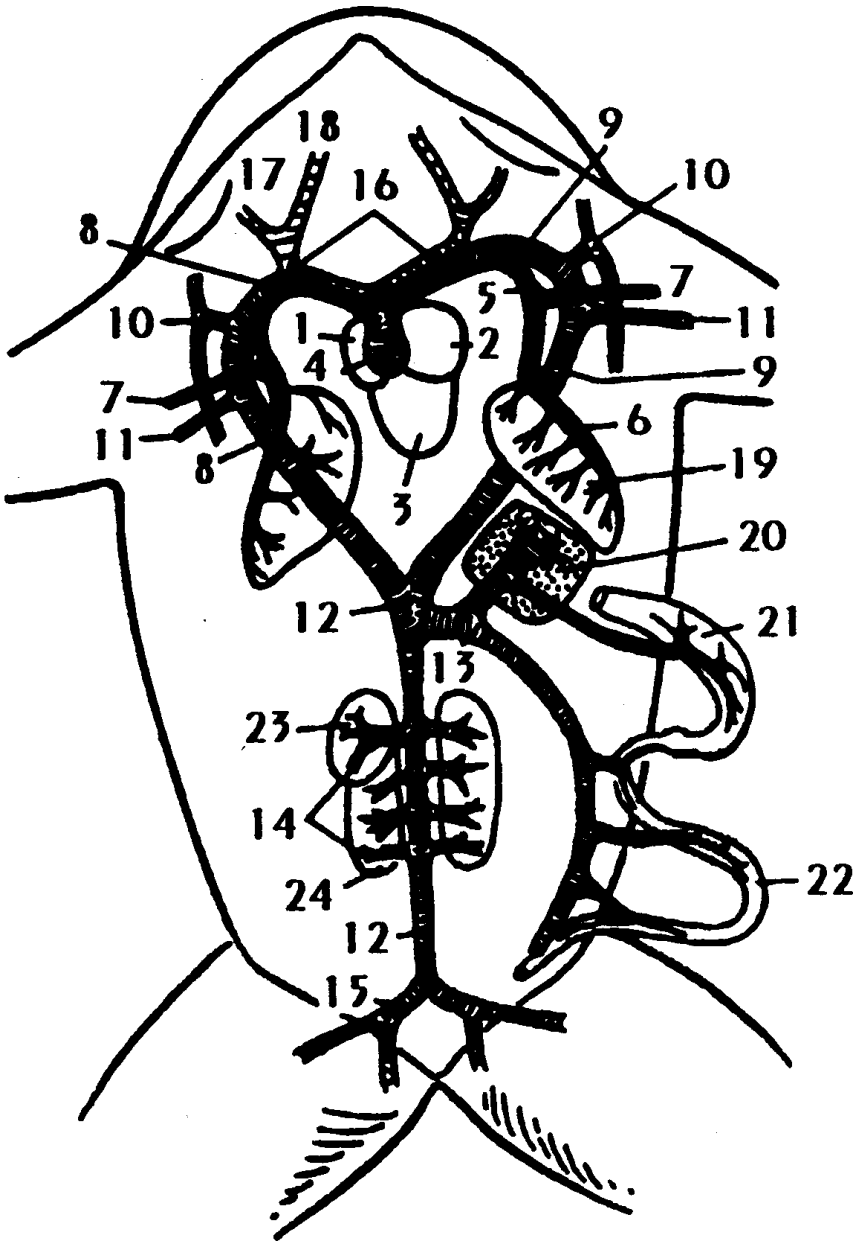


Рис. 242. Строение артериальной системы лягушки (более артериальная кровь показана редкой штриховкой, смешанная - густой штриховкой, венозная - черным цветом) (схема): 1 - правое предсердие; 2 - левое предсердие; 3 - желудочек; 4 - артериальный конус; 5 - кожно-легочная артерия; 6 - легочная артерия; 7 - кожная артерия; 8 - правая дуга аорты; 9 - левая дуга аорты; 10 - затылочно-позвоночная артерия; 11 - подключичная артерия; 12 - спинная аорта; 13 - кишечно-брыжеечная артерия; 14.- мочеполовые артерии; 15 - общая подвздошная артерия; 16 - общая сонная артерия; 17 - внутренняя сонная артерия; 18 - наружная сонная артерия; 19 - легкое; 20 - печень; 21 - желудок; 22 - кишечник; 23 - семенник; 24 - почка.

Венозная система. Большой круг кровообращения. От задней части тела венозная кровь собирается в непарную заднюю полую вену и впадает в венозную пазуху. Предварительно кровь очищается в воротной системе печени и почек. Венозная кровь от передней части тела собирается в правую и левую передние полые вены, которые открываются в венозную пазуху (рис. 243).

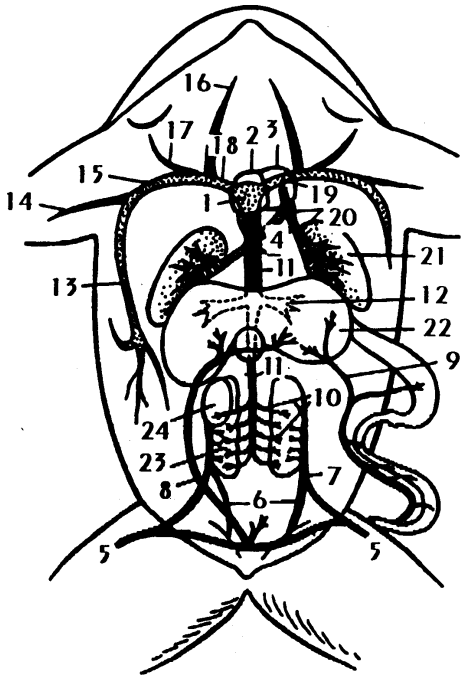


Рис. 243. Строение венозной системы лягушки (более артериальная кровь показана редкой штриховкой, смешанная - густой штриховкой, венозная - черным цветом) (схема): 1 - венозная пазуха; 2 - правое предсердие; 3 - левое предсердие 4 - желудочек; 5 - бедренная вена; 6 - седалищная вена; 7 - воротная вена почек 8 - брюшная вена; 9 - воротная вена печени; 10 - выносящие почечные вены; 11 - задняя полая вена; 12 - печеночная вена; 13 - большая кожная вена; 14 - плечевая вена; 15 - подключичная вена; 16 - наружная яремная вена; 17 - внутренняя яремная вена; 18 - правая передняя полая вена; 19 - левая передняя полая вена; 20 - легочные вены; 21. - легкое; 22 - печень; 23 - почка; 24 - семенник.

Малый круг кровообращения. Артериальная кровь от легких по легочным венам впадает в левое предсердие.

5.5.3. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА РЕПТИЛИЙ

Для взрослых рептилий характерны два неполных круга кровообращения. Сердце рептилий, как и всех высших позвоночных, развивается из парных закладок мезодермы. В процессе развития они сливаются и образуют единую трубку. Из нее формируется двухкамерное сердце, которое затем преобразуется в трехкамерное.

Сердце взрослых рептилий трехкамерное: два предсердия и один желудочек. Предсердия разделены и каждое открывается в желудочек самостоятельным отверстием. Правое предсердие содержит венозную кровь, левое - артериальную. Желудочек имеет неполную перегородку, которая в момент сокращения полностью разделяет его на две части. Перегородка препятствует смешиванию крови. В правой части желудочка находится венозная кровь, над перегородкой - небольшая порция смешанной крови, в левой части желудочка - артериальная кровь. Венозная пазуха слита с правым предсердием. Артериальный конус полностью редуцирован. У крокодилов межжелудочковая перегородка полная, но в ней имеется центрально расположенное отверстие (рис. 244).

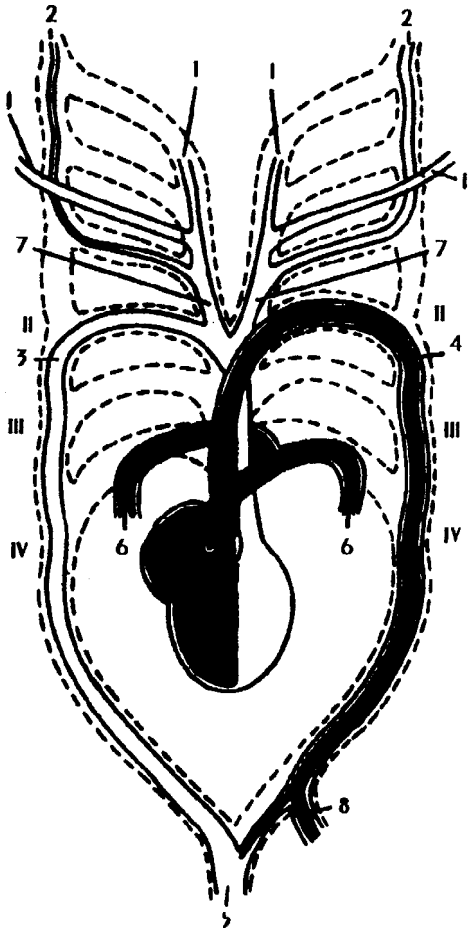


Рис. 244. Строение сердца и артериальных дуг крокодила (вид с брюшной стороны) (схема): I - IV жаберные дуги; 1 - внутренняя сонная артерия; 2 - наружная сонная артерия (правая почти атрофирована); 3 - правая системная дуга аорты; 4 - левая системная дуга; 5 - спинная аорта; 6 - легочная артерия; 7 - безымянная артерия; 8 - желудочно-кишечная артерия.

Артериальная система. В процессе эмбриогенеза от артериального конуса зародышей рептилий отходит брюшная аорта, которая распадается на 6 пар артериальных дуг. Первая, вторая и пятая пары редуцируются. Третья пара дает начало сонным артериям. Четвертая пара образует правую и левую дуги аорты. Шестая пара преобразуется в легочные артерии (см. рис. 217).

От желудочка взрослых рептилий отходят три самостоятельных сосуда. От правой части желудочка отходит легочный ствол, который при выходе из сердца делится на правую и левую легочные артерии. Они несут венозную кровь. От левой части желудочка отходит правая дуга аорты. От нее отходят сонные и подключичные артерии. Они несут артериальную кровь. От области желудочка, расположенной над перегородкой, отходит левая дуга аорты, которая несет смешанную кровь. Левая и правая дуги сливаются и образуют спинную форту, которая несет смешанную кровь. У ящериц сохраняется сонный проток. Он соединяет сонные артерии с дугами аорты (рис. 245 А). Особенностью черепах является наличие артериального протока, соединяющего легочные артерии с дугами аорты.

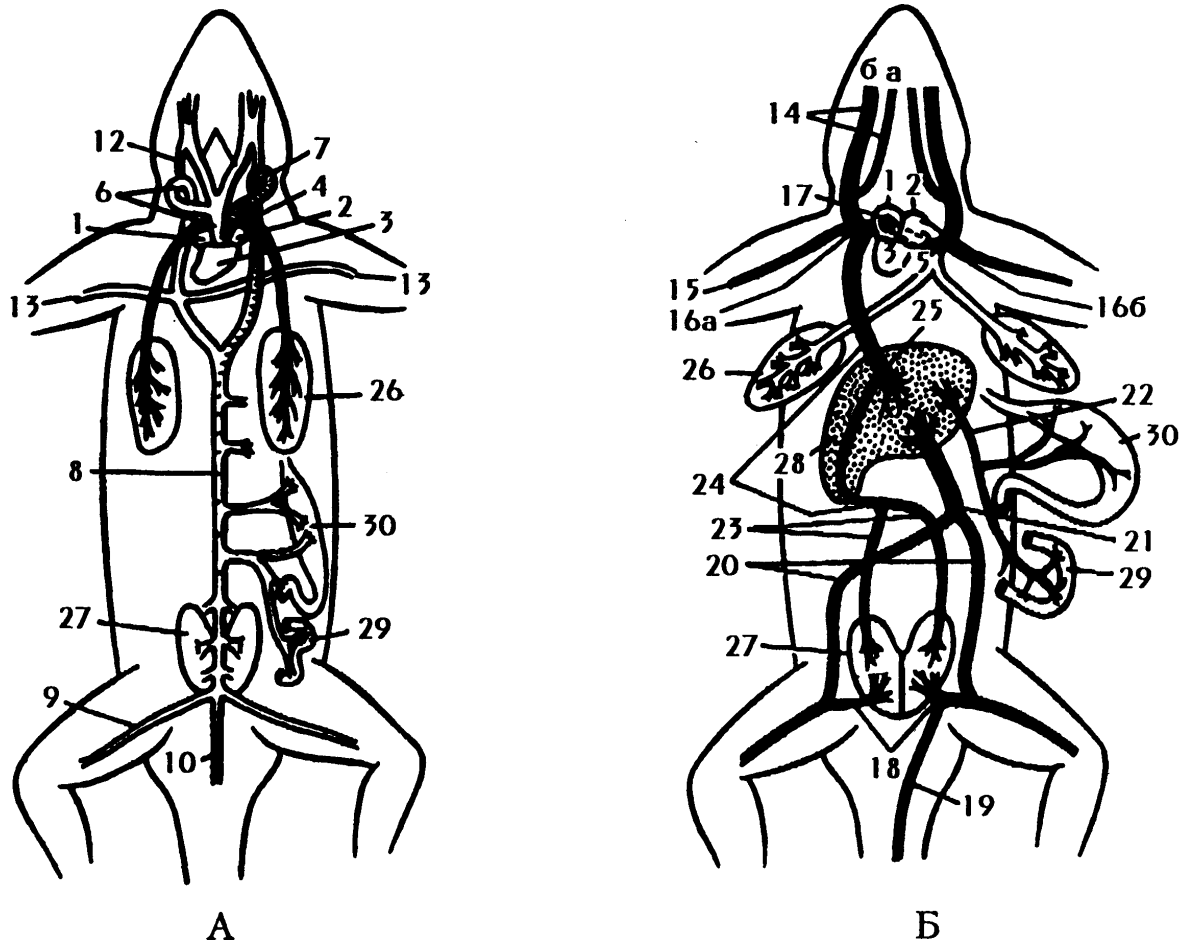


Рис. 245. Строение кровеносной системы кавказской агамы (схема). А - артериальная система. Б - венозная система (белым цветом показаны сосуды с наиболее артериальной кровью, пунктиром - со смешанной кровью, черным цветом - с венозной кровью). 1 - правое предсердие; 2 - левое предсердие; 3 - желудочек; 4 - легочная артерия; 5 - легочная вена; 6 - правая дуга аорты; 7 - левая дуга аорты; 8 - спинная аорта; 9 - подвздошная артерия; 10 - хвостовая артерия; 11 - сонная артерия; 12 - сонный проток; 13 - подключичная артерия; 14 - яремные вены (а - внутренняя; б - наружная); 15 - подключичная вена; 16 - передняя полая вена (16а - правая; 16б - левая); 17 - венозная пазуха; 18 - воротная вена почек; 19 - хвостовая вена; 20 - подвздошная вена; 21 - брюшная вена; 22 - воротная вена печени; 23 - почечная вена; 24 - задняя полая вена; 25 - печеночная вена; 26 - легкое; 27 - почки; 28 - печень; 29 - кишечник; 30 - желудок.

Венозная система. Большой круг кровообращения. От задней части тела венозная кровь собирается в нижнюю полую вену, которая открывается в правое предсердие. Предварительно кровь очищается в воротной вене печени и почек.

От передней части тела венозная кровь собирается в передние полые вены, впадающие в правое предсердие (рис. 245 Б).

Малый круг кровообращения. Легочные вены несут артериальную кровь в левое предсердие.

5.5.4. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА ПТИЦ

Для взрослых птиц характерны два полных круга кровообращения: малый и

большой.

У зародышей птиц сердце, как и у рептилий, развивается из парных закладок мезодермы. Затем они сливаются и образуют единую трубку. В процессе формирования она проходит этапы двухкамерного, трехкамерного, трехкамерного с неполной межжелудочковой перегородкой и четырехкамерного сердца.

Сердце взрослых птиц четырехкамерное: два предсердия и два желудочка. В правом предсердии и правом желудочке кровь венозная, в левом предсердии и левом желудочке - артериальная. От сердца отходят два самостоятельных сосуда: легочный ствол и правая дуга аорты (рис. 246).

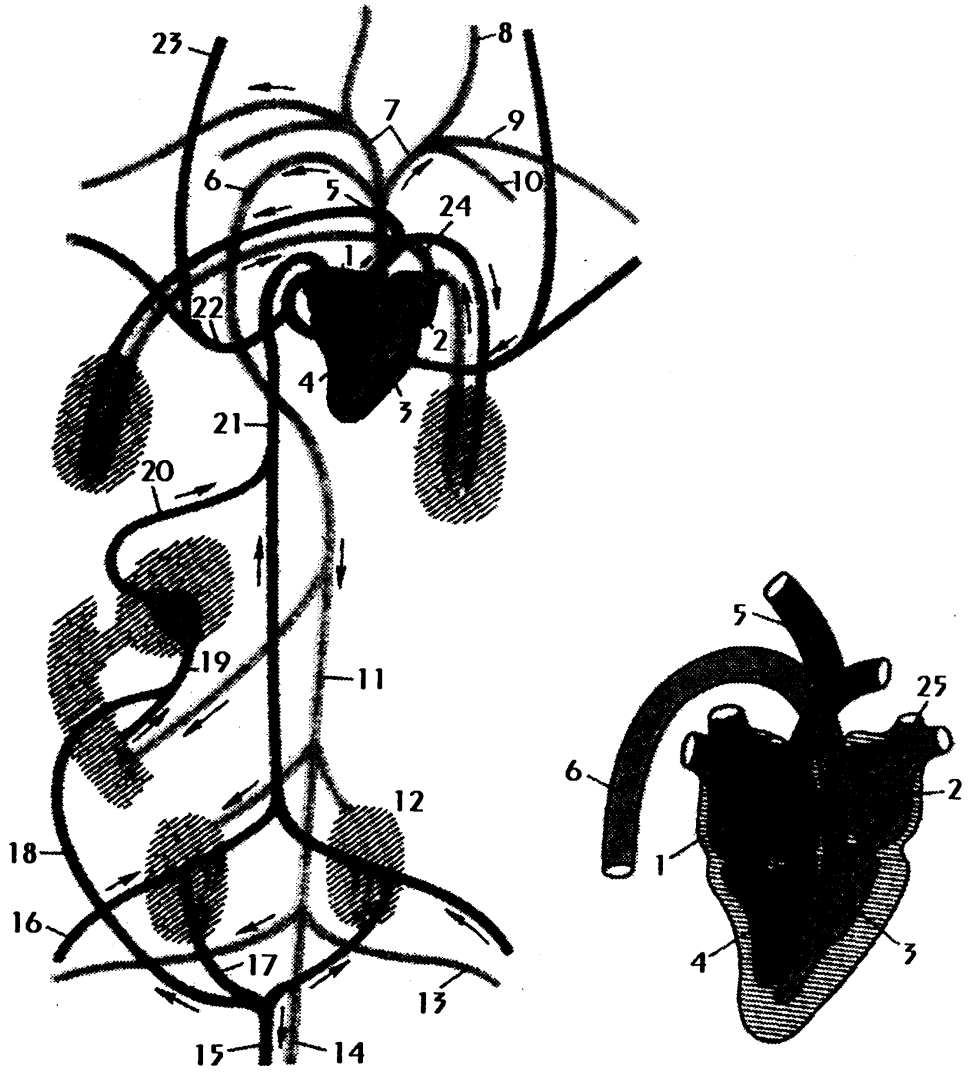


Рис. 246. Строение кровеносной системы и сердца птицы (схема): 1 - правое предсердие; 2 - левое предсердие; 3 - левый желудочек; 4 - правый желудочек; 5 - правая легочная артерия; 6 - дуга аорты; 7 - безымянные артерии; 8 - левая сонная артерия; 9 - левая подключичная артерия; 10 - левая грудная артерия; 11 - спинная аорта; 12 - почки; 13 - левая подвздошная артерия; 14 - хвостовая артерия; 15 - хвостовая вена; 16 - правая бедренная вена; 17 - правая воротная вена почек; 18 - ключично-брыжеечная вена; 19 - воротная вена печени; 20 - печеночная вена; 21 - задняя полая вена; 22 - правая передняя полая вена; 23 - правая яремная вена; 24 - правая легочная вена.

Большой круг кровообращения. Артериальная система. У зародышей птиц брюшная аорта распадается на 6 пар артериальных дуг. Первая, вторая и пятая пары редуцируются. Третья пара преобразуется в сонные артерии. Четвертая пара развивается асимметрично: правая артериальная дуга образует правую дугу аорты, а левая - редуцируется. Шестая пара преобразуется в легочные артерии (см. рис. 217).

У взрослых птиц от левого желудочка отходит правая дуга аорты. При выходе из сердца она делится на два сосуда - правую и левую безымянные артерии, каждая из них ветвится на общую сонную и подключичную артерии. Подключичная артерия разделяется на плечевую и грудную. Правая дуга аорты огибает сердце и формирует спинную аорту (см. рис. 246).

Венозная система. От задней части тела венозная кровь собирается по нижней полой вене и впадает в правое предсердие. Предварительно она очищается в воротной системе печени и почек.

От передней части тела венозная кровь собирается в передние полые вены, которые впадают в правое предсердие.

Малый круг кровообращения. Артериальная система. От правого желудочка отходит легочный ствол. При выходе из сердца он делится на правую и левую легочные артерии. В легких они ветвятся на капилляры, в которых происходит газообмен.

Венозная система. Артериальная кровь по правой и левой легочным венам впадает в левое предсердие (см. рис. 246).

5.5.5. КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Для млекопитающих, как и для птиц, характерны два круга кровообращения.

Сердце млекопитающих и человека развивается из парных закладок мезодермы. Они сливаются и образуют единую трубку в области шеи. В процессе развития трубка смещается в левую часть грудной полости.

У человека встречаются аномалии развития сердца, связанные с его неправильным расположением. Например, эктопия сердца (гетеротопия) - расположение сердца вне грудной полости (см. рис. 215); декстрокардия (гетеротопия) - расположение сердца справа.

Трубка начинает расти. В процессе формирования она проходит этапы двухкамерного, трехкамерного, трехкамерного с неполной межжелудочковой перегородкой и четырехкамерного сердца (рис. 247).

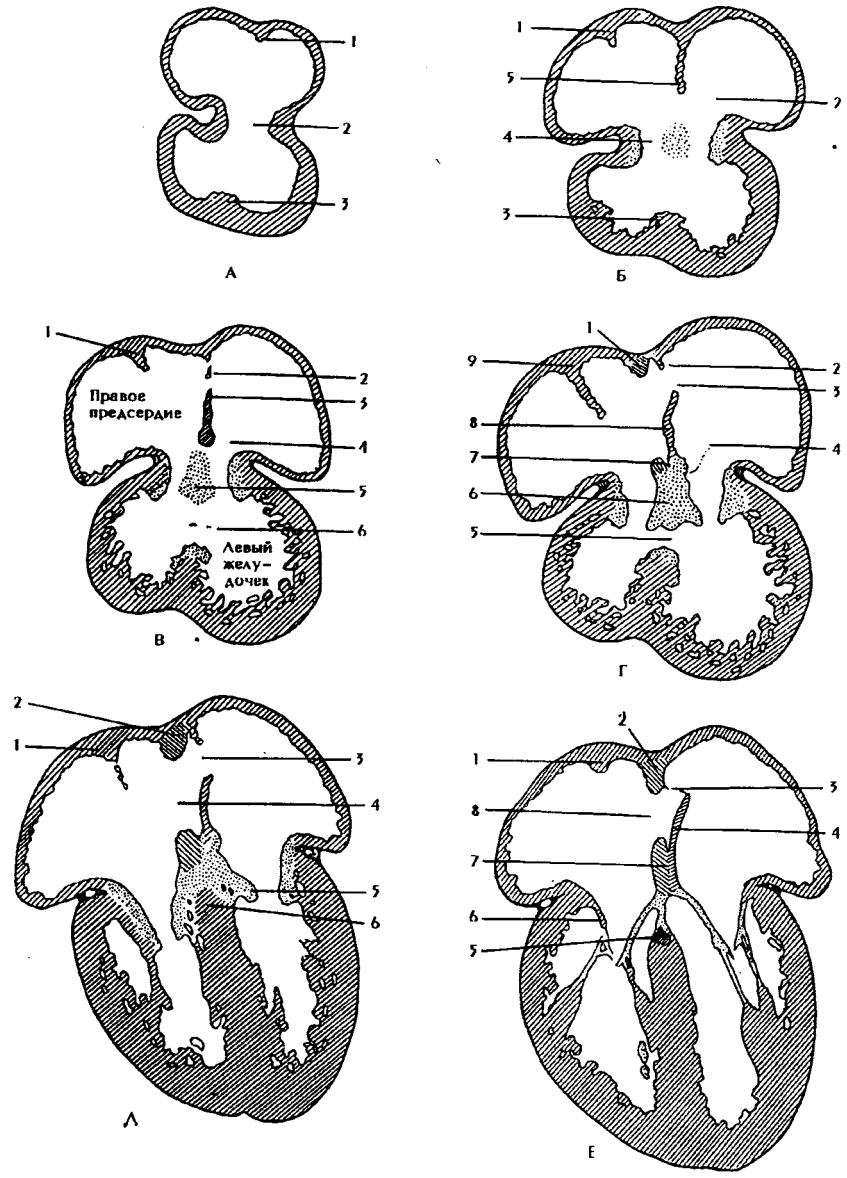


Рис. 247. Фронтальные разрезы сердца эмбриона человека. Участки, отмеченные точками, - ткань эндокардиальных подушек. Мышцы обозначены диагональной штриховкой, а эпикард - сплошной черной линией: А - эмбрион длиной 4 - 5 мм; Б - эмбрион длиной 6 - 7 мм; В - эмбрион длиной 8 - 9 мм; Г - эмбрион длиной 12 - 15 мм; Д и Е - плоды от 100 мм и до рождения (по Patten, 1959). А. 1 - septum primum; 2 - атриовентрикулярный канал; 3 - межжелудочковая перегородка. Б. 1 - septum spurium, 2 - ostium septiprimi; 3 - межжелудочковая перегородка; 4 - атриовентрикулярный канал; 5 - septum primum, В. 1 - septum spurium; 2 - foramen ovale secundum; 3 - septum primum, 4 - foramen primum (закрытый); 5 - подушка атриовентрикулярного канала; 6 - межжелудочковое отверстие. Г. 1 - septum secundum; 2 - septum primum; 3 - foramen ovale secundum; 4 - foramen primum (закрытый); 5 - межжелудочковое отверстие; 6 - подушка атриовентрикулярного канала; 7 - septum secundum (каудальная часть); 8 - septum primum; 9 - septum spurium. Д. 1 - septum spurium; 2 - septum secundum; 3 - foramen ovale в septum primum; 4 - foramen ovale; 5 - клапаны атриовентрикулярного канала; 6 - пучок Гиса. Е. 1 - crista termi-nalis; 2 - septum secundum; 3 - открытое foramen ovale; 4 - septum primum, которая служит клапаном for. ovale, препятствующим обратному току крови из левого в правое предсердие; 5 - пучок Гиса; 6 - клапаны атриовентрикулярного канала; 7 - septum secundum; 8 - foramen ovale.

Этап двухкамерного сердца. Отдельные участки трубки растут неравномерно, она изгибается и дифференцируется на отделы: венозный синус, зачаток предсердия, зачаток желудочка и артериальный ствол (рис. 247, 248).

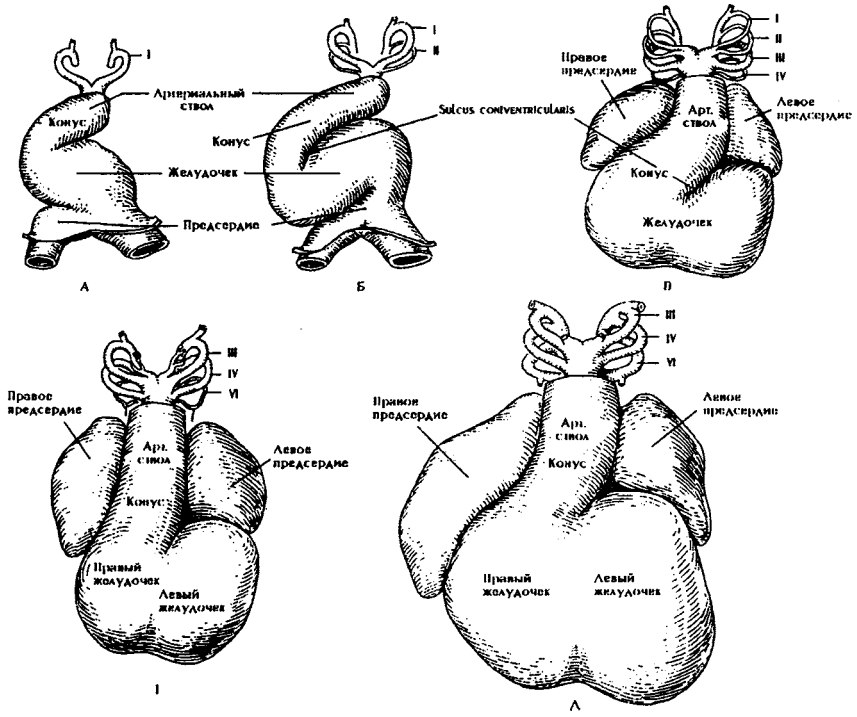


Рис. 248. Развитие сердца эмбриона человека. Вид спереди. Изгибание сердечной трубки и образование отделов сердца (по Kramer, 1942; по Patten, 1959). Эмбрионы длиной: А - 2,08 мм; Б - 3 мм; В - 5,2 мм; Г - 6 мм; Д - 8,8 мм; I - VI - дуги аорты.

У человека встречается патология - двухкамерное сердце. Она связана с остановкой развития сердца на этапе двух камер (гетерохрония). От сердца отходит только один сосуд - артериальный ствол.

Этап трехкамерного сердца. Предсердие разделяется перегородкой. Она образуется в два этапа: сначала формируется первичная перегородка, затем, параллельно ей, вторичная. Между предсердиями остается овальное отверстие, которое закрывается после рождения (рис. 247 В, С; 248 В, С).

У человека часто встречается патология развития (1:1000), связанная с дефектом межпредсердной перегородки (гетерохрония).

Различают дефекты первичной и вторичной межпредсердных перегородок, а также полное их отсутствие - трехкамерное сердце с одним общим предсердием.

Этап трехкамерного сердца с неполной межжелудочковой перегородкой. Зачаток желудочка разделяется межжелудочковой перегородкой. Она неполная и в ней имеется отверстие, которое закрывается на 6 - 7-й неделе (рис. 247 Г,Д; 248 Г).

У человека встречается аномалия развития, связанная с дефектом межжелудочковой перегородки (гетерохрония). Редким пороком является ее полное отсутствие.

Этап четырехкамерного сердца характерен для взрослых млекопитающих и человека. Сердце состоит из двух предсердий и двух желудочков. В правых

предсердии и желудочке кровь венозная, в левых предсердии и желудочке - артериальная. От сердца отходят два самостоятельных сосуда: от левого желудочка - левая дуга аорты, от правого желудочка - легочный ствол. Они образуются путем разделения артериального ствола (рис. 247 Е; 248 Е).

Большой круг кровообращения. Артериальная система. У зародышей млекопитающих от брюшной аорты отходят 6 пар артериальных дуг. Первая, вторая и пятая пары редуцируются. Третья пара образует сонные артерии, левая дуга четвертой пары преобразуется в левую дугу аорты, а правая ее часть редуцируется. Шестая пара дает начало легочным артериям (рис. 217, 249).

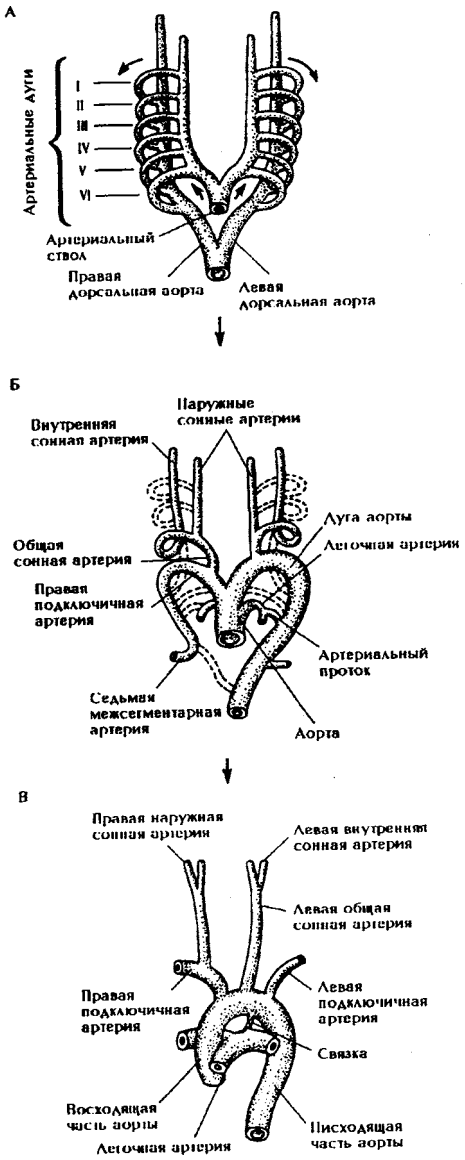


Рис 249. Артериальные дуги у зародыша человека. А - сначала артериальный ствол нагнетает кровь в аорту, которая разветвляется по обе стороны передней кишки. Шесть артериальных дуг получают кровь из вентральной аорты и направляют ее в дорсальную аорту. Б - дуги начинают распадаться или видоизменяться; штриховыми линиями показаны дегенерирующие структуры. В - сохранившиеся дуги изменились и сформировалась артериальная система взрослого организма (по Langman, 1981)

У человека встречаются пороки, связанные с нарушением развития артериальных дуг.

Правая дуга аорты - самая частая аномалия дуг. При развитии происходит редукция левой дуги четвертой пары.

Аортальное кольцо - сохраняется и правая и левая дуги четвертой пары. Они сдавливают пищевод и трахею, которые располагаются между ними (гетерохрония).

Транспозиция сосудов. Патология связана с нарушением расположения сосудов: дуга аорты отходит от правого желудочка, легочные артерии - от левого (гетеротопия).

Открытый артериальный, или боталлов проток. Сохраняется комиссура, связывающая четвертую и шестую пары артериальных дуг (левую дугу и легочную артерию). В результате увеличивается кровоток в легких (гетерохрония).

Открытый сонный проток. Сохраняется комиссура между третьей и четвертой парами артериальных дуг (сонной артерией и дугой аорты). В результате увеличивается кровоток в мозге (гетерохрония). От левого желудочка взрослых млекопитающих отходит левая дуга аорты. При выходе из сердца она разделяется на три сосуда: правую безымянную (от нее отходят подключичная и правая сонная артерии), левую сонную и левую подключичную артерии. Левая дуга переходит в спинную аорту, которая несет кровь к внутренним органам (рис. 250).

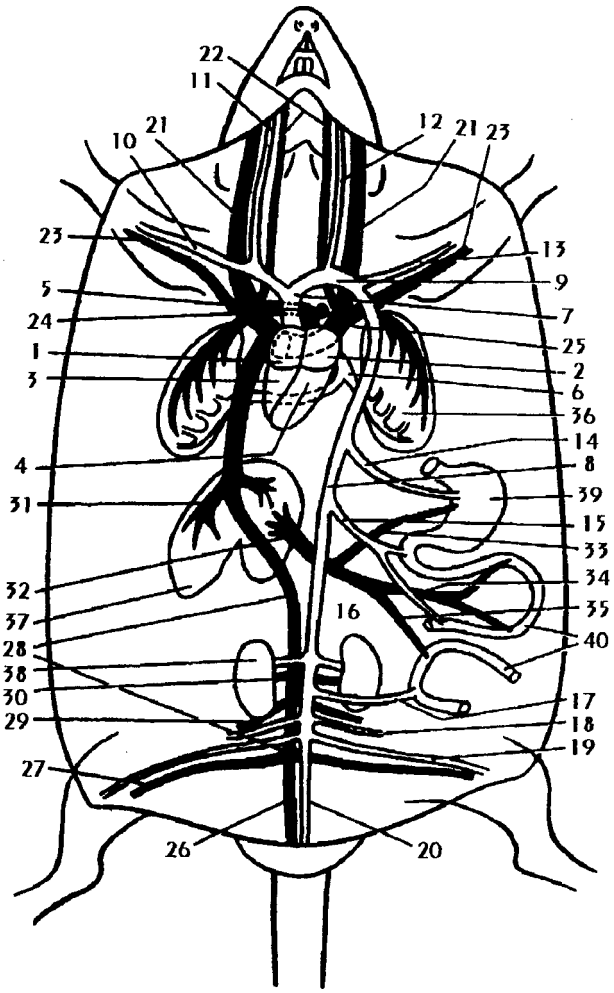


Рис. 250. **Строение кровеносной системы крысы (артериальная кровь показана белым цветом, венозная - черным) (схема): 1 - правое предсердие; 2 - левое предсердие; 3 - правый желудочек; 4 - левый желудочек; 5 - легочная артерия; 6 - легочная вена; 7 - левая дуга аорты; 8 - спинная аорта; 9 - безымянная артерия; 10 - правая подключичная артерия; 11 - правая сонная артерия; 12 - левая сонная артерия; 13 - левая подключичная артерия; 14 - внутренностная артерия; 15 - передняя брыжеечная артерия; 16 - почечная артерия; 17 - задняя брыжеечная артерия; 18 - половая артерия; 19 - подвздошная артерия; 20 - хвостовая артерия; 21 - наружная яремная вена; 22 - внутренняя яремная вена; 23 - подключичная вена; 24 - правая передняя полая вена; 25 - левая передняя полая вена; 26 - хвостовая вена; 27 - подвздошная вена; 28 - задняя полая вена; 29 - половая вена; 30 - почечная вена; 31 - печеночные вены; 32 - воротная вена печени; 33 - селезеночно-желудочная вена; 34 - передняя брыжеечная вена; 35 - задняя брыжеечная вена; 36 - легкое; 37 - печень; 38 - почка; 39 - желудок; 40 - кишечник.**

Венозная система. Венозная кровь от передней части тела собирается по яремным и подключичным венам. Они сливаются в передние полые вены, открывающиеся в правое предсердие. У большинства млекопитающих сохраняется лишь правая полая вена, которая принимает в себя безымянную вену.

У человека аномалией развития является наличие дополнительной левой верхней полой вены.

От задней части тела венозная кровь собирается по нижней полой вене, в которую впадают непарные вены (рудименты задних кардинальных вен). Эти вены характерны только для млекопитающих.

Редко встречается порок - атрезия (отсутствие) нижней полой вены (кровоток осуществляется через непарные или верхнюю полую вену).

Особенностью также является отсутствие воротной системы почек (см. рис. 250).

Малый круг кровообращения. Артериальная система. От правого желудочка отходит легочный ствол, при выходе из сердца он делится на правую и левую легочные артерии.

Венозная система. После окисления в легких артериальная кровь собирается по легочным венам, которые открываются в левое предсердие (см. рис. 250).

Эволюция кровеносной системы идет по пути увеличения количества камер сердца, дифференцировки сосудов и повышения содержания кислорода в крови. Эти изменения направлены на обеспечение более интенсивного обмена веществ, необходимого для активного образа жизни.

5.6. ФИЛОГЕНЕЗ МОЧЕПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ПОЗВОНОЧНЫХ

Развитие выделительной и половой систем тесно связано между собой. Выделительная система закладывается раньше половой.

Органами выделения позвоночных служат парные почки.

У человека встречаются аномалии развития, связанные с изменением числа почек. Например, агенезия почек - полное отсутствие почек; односторонняя арения - единственная почка; добавочная почка - дополнительная почка нормального строения.

В своем развитии у низших позвоночных (Anamnia) почки проходят две стадии: предпочки (pronephros) и первичной почки (mesonephros). У высших позвоночных (Amniota) развитие почек проходит в три стадии: предпочки, первичной и вторичной почки (metanephros) (рис. 251).

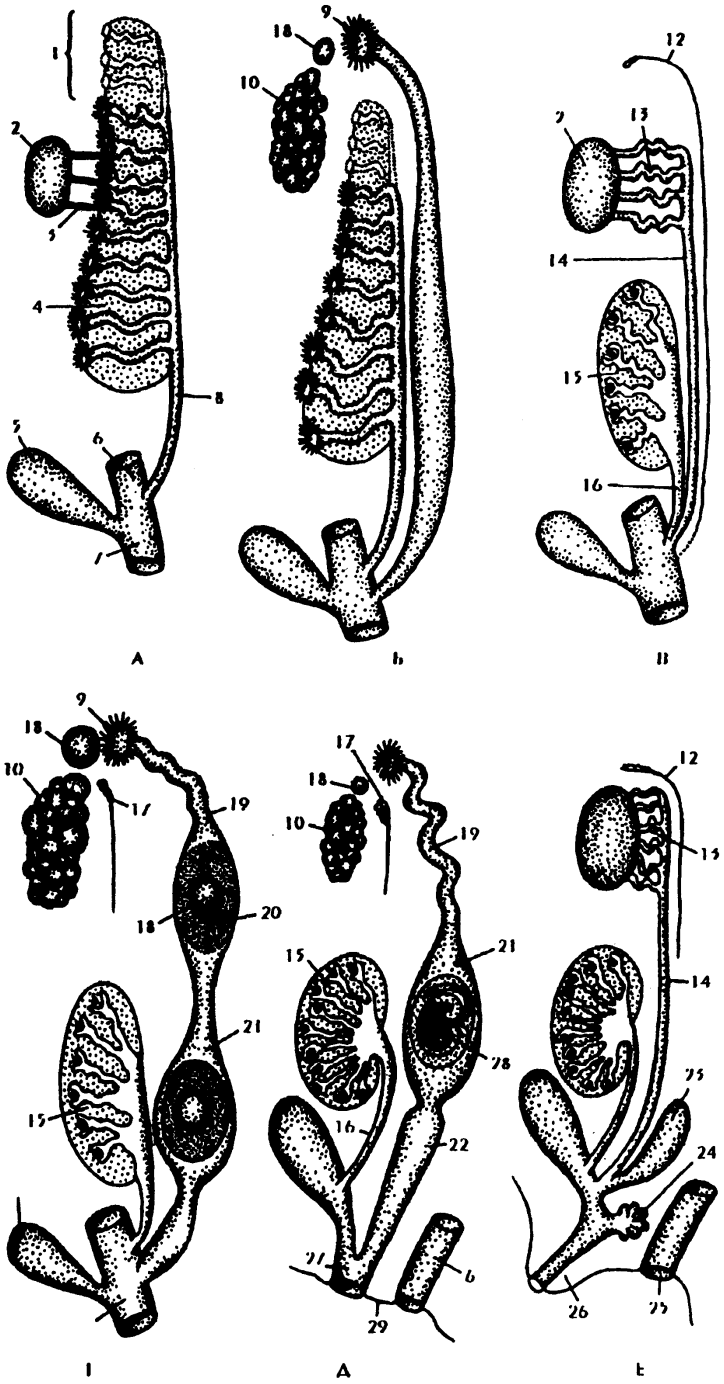


Рис. 251. **Строение мочеполовой системы позвоночных (схема): а, б - акулы и амфибии (а - самец, б - самка); в, г - зауропсиды (в - самец, г - самка); д, е - млекопитающие (д - самка, е - самец); 1 - головная почка; 2 - семенник; 3 - выносящие протоки; 4 - туловищная почка; 5 - мочевой пузырь; 6 - прямая кишка; 7 - клоака; 8 - мезонефральный (вольфов) проток; 9 - воронка яйцевода; 10 - яичник; 11 - парамезонефральный (мюллеров) проток; 12 - рудиментарный парамезонефральный проток у самцов; 13 - придаток семенника (преобразованная туловищная почка); 14 - семяпровод; 15 - тазовая почка; 16 - вторичный мочеточник; 17 - рудиментарная туловищная почка у самок - амниот; 18 - яйцеклетка; 19 - яйцевод; 20 - белковая оболочка, выделяемая железами стенки яйцевода; 21 - матка; 22 - влагалище; 23 - семенной пузырек; 24 - предстательная железа; 25 - анус; 26 - пенис; 27 - мочеполовой синус; 28 - эмбрион в матке, окруженный эмбриональными оболочками; 29 - промежность.**

Структурной и функциональной единицей почек является нефрон. Почки закладываются в мезодерме, а именно в нефротомах. У зародышей всех позвоночных закладывается головная почка, или предпочка. Она состоит из 6 - 12 нефронов, продукты выделения из которых собираются в общий мочеточник (парамезонефрический проток).

Нефрон предпочки состоит из:

1. Воронки - нефростома, которая выстлана ресничками и открывается в целом.

2. Короткого и прямого выделительного канальца (рис. 252 А).

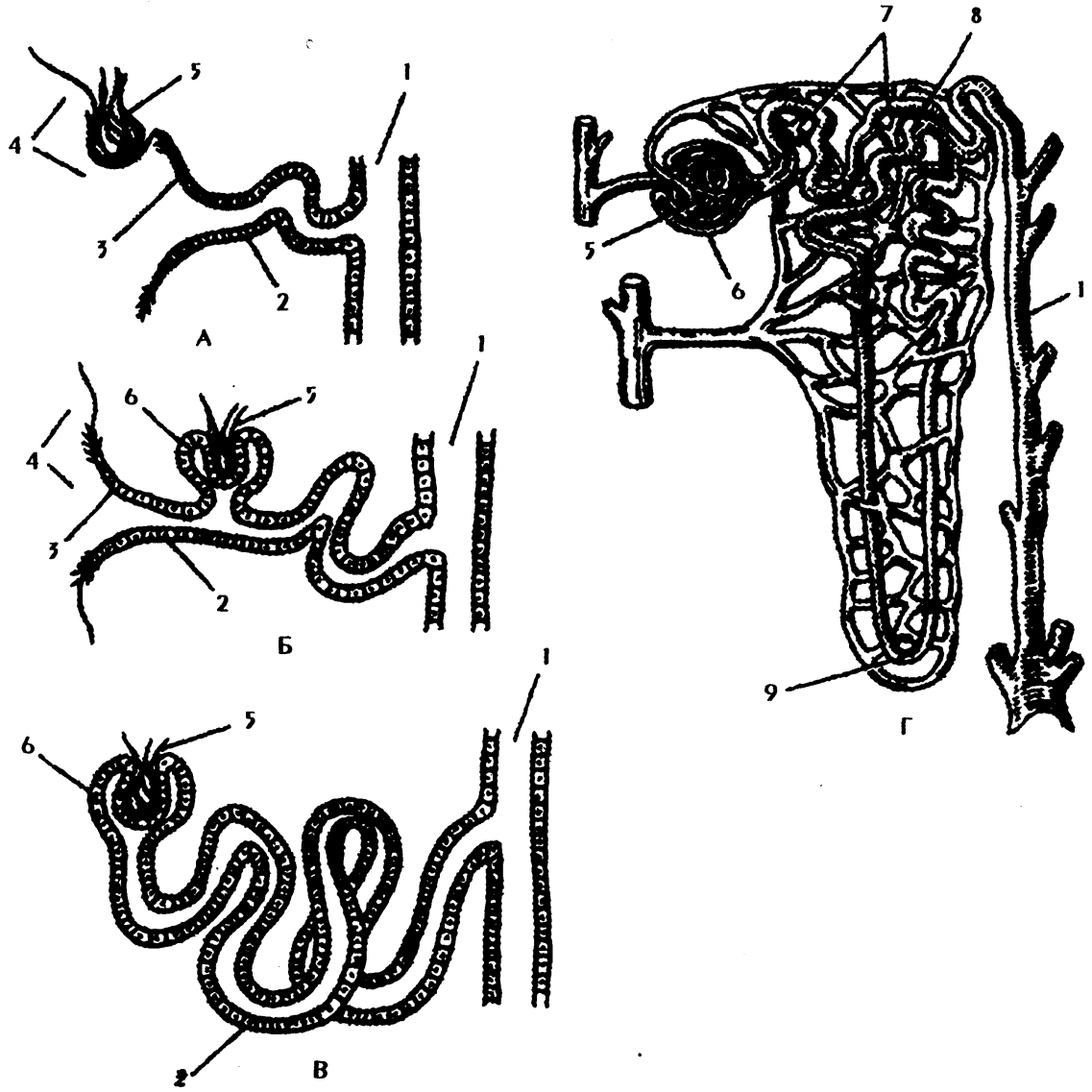


Рис. 252. **Эволюция нефрона. *А* - предпочка; *Б, В* - первичная почка; *Г* - вторичная почка: *1* - собирательная трубочка; *2* - выделительный канадец; *3* - нефростом; *4* - целом; *5* - капиллярный клубочек; *6* - капсула; *7, 8* - извитой каналец; *9* - петля нефрона.**

Около воронок в стенках полости тела образуются грушевидные выросты из клубочков артериальных капилляров. Они отфильтровывают в целомическую полость как продукты выделения, так и полезные вещества. Целомическая жидкость

попадает в воронки, канальцы и, собираясь в общий мочеточник, выводится через клоаку или мочевое отверстие.

Несовершенство нефрона предпочки заключается в отсутствии прямой связи между кровеносной и выделительной системами, а также в постоянном присутствии в целомической жидкости продуктов выделения.

Предпочка подвергается редукции (у зародыша человека она сохраняется около 40 часов). Основная ее роль в эмбриогенезе -образование Вольфова протока, который является индуктором (инициатором) развития первичной почки. К моменту образования первичной почки мочеточник предпочки либо делится на два протока: Вольфов и Мюллеров, либо Мюллеров проток образуется независимо (для млекопитающих и человека характерен последний вариант).

Первичная почка закладывается в туловищных сегментах тела. Она состоит из 30 - 34 нефронов, продукты выделения из которых собираются в мезонефрический проток (Вольфов проток) или мочеточник первичной почки.

Нефрон первичной почки состоит из:

1. Воронки (нефростома), которая выстлана ресничками и открывается в целом.

2. Почечного тельца, которое состоит из двухстенной капсулы Боумена - Шумлянского и клубочка капилляров (мальпигиево тельце).

3. Извитого выделительного канальца (рис. 252 Б, В). Продукты выделения из капиллярного клубочка отфильтровываются в полость капсулы, по извитому канальцу собираются в мочеточник, мочевой пузырь и выводятся через клоаку или мочевое отверстие.

Нефрон первичной почки характеризуется рядом прогрессивных изменений:

1. Появляется прямая связь между кровеносной и выделительной системами.

2. Уменьшается количество продуктов выделения в целоме.

3. Происходит удлинение и изменение формы канальца, в результате начинают осуществляться процессы обратного всасывания нужных веществ и происходит концентрация мочи.

4. Увеличивается количество нефронов в почке.

У низших позвоночных первичные почки функционируют в течение всей жизни как орган выделения.

У высших позвоночных и человека первичная почка редуцируется. Основная ее роль в эмбриогенезе - инициация образования вторичной почки (инициатор - Вольфов проток).

Вторичная почка закладывается ниже первичной почки, но по мере роста и развития смещается кверху и, начиная с 3-го месяца, располагается выше первичной. Одна вторичная почка у человека содержит более миллиона нефронов.

У человека встречаются аномалии развития почек, связанные с их неправильным положением. Например, эктопия почки - расположение почки в необычном месте (в тазовой, поясничной, подвздошной или грудной областях);

сращенные почки.

Продукты выделения из вторичной почки собираются в мочеточники (метанефрические протоки).

Нефрон вторичной почки состоит из:

1. Почечного тельца.

2. Выделительного канальца, который дифференцируется на проксимальный, дистальный отделы и петлю нефрона (петлю Генле) (см. рис. 252).

Продукты выделения поступают в нефрон двумя путями: путем фильтрации крови в полость капсулы (первичная моча) и фильтрации в полость извитых канальцев. В канальцах первичная моча концентрируется за счет реабсорбции - обратного всасывания нужных веществ и образует вторичную мочу. Наиболее интенсивно этот процесс происходит в петле нефрона. Вторичная моча собирается в мочеточники. Они образуются из бокового выроста мочеточника первичной почки (Вольфова протока).

У человека встречаются патологии, связанные с нарушением развития мочеточников: агенезия мочеточника (отсутствие мочеточника), удвоение мочеточников (частичное - расщепленный мочеточник или полное - два мочеточника в двумя лоханками и двумя устьями в мочевом, пузыре), эктопия мочеточников - ненормальное расположение устья мочеточника и др.

Эволюция выделительной системы идет по двум направлениям:

- увеличение выделительной поверхности;
- создание механизма обратного всасывания.

Процесс формирования выделительной системы позвоночных является ярким примером субституции органов.

Субституция - способ преобразования органов, при котором более ранние закладки органа после появления последующих редуцируются.

5.6.1.СВЯЗЬ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ И ПОЛОВОЙ СИСТЕМ

Зачатки половых желез в виде половых валиков формируются на медиальных поверхностях мезонефральных протоков.

У самок низших позвоночных предпочка, как орган выделения, редуцируется, а из увеличенной воронки ее нефрона и Мюллерова протока формируется яйцевод. Первичная почка функционирует как орган выделения (см. рис. 251 Б).

У самок высших позвоночных и человека предпочка, также как и у низших, редуцируется. Воронка ее нефрона и Мюллеров проток формируют яйцевод, который дифференцируется на три отдела: маточные трубы, матку и влагалище (см. рис. 251 Г, Д; 253 А, Б, Г). У высших млекопитающих - плацентарных - дистальные отделы яйцевода срастаются, образуя различные варианты строения женской половой системы (рис. 255, 256, 257, 258, 259, 260).

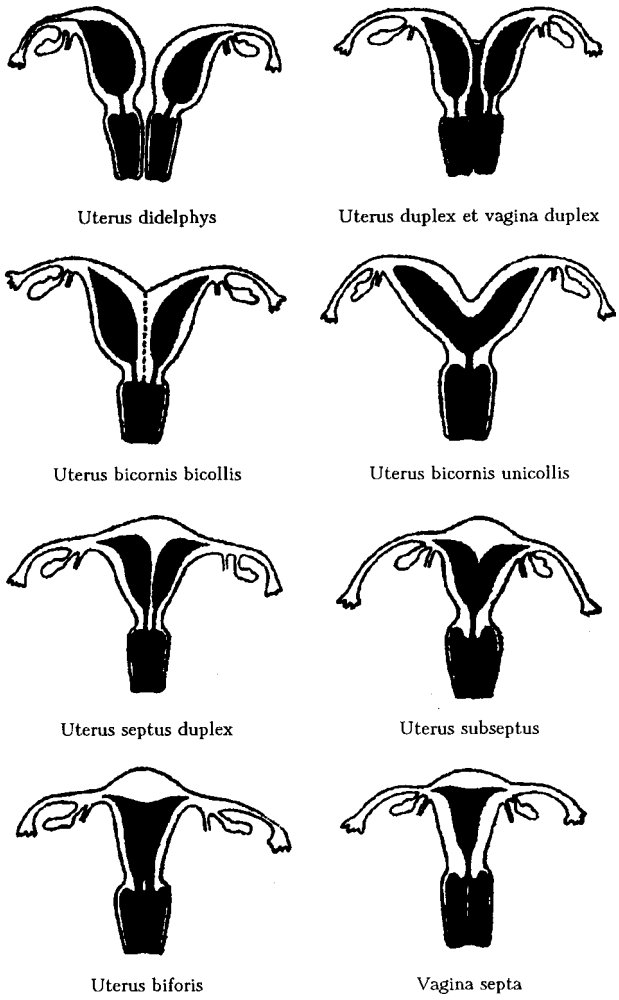


Рис. 255. **Различные варианты строения женской половой системы.**

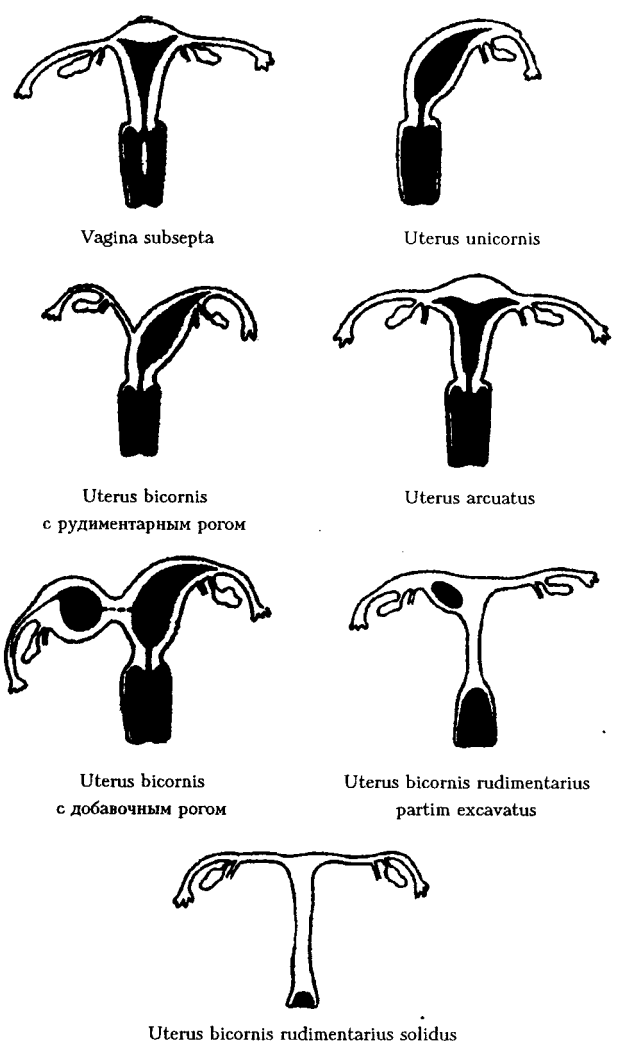


Рис. 256. **Аномалии развития матки.**

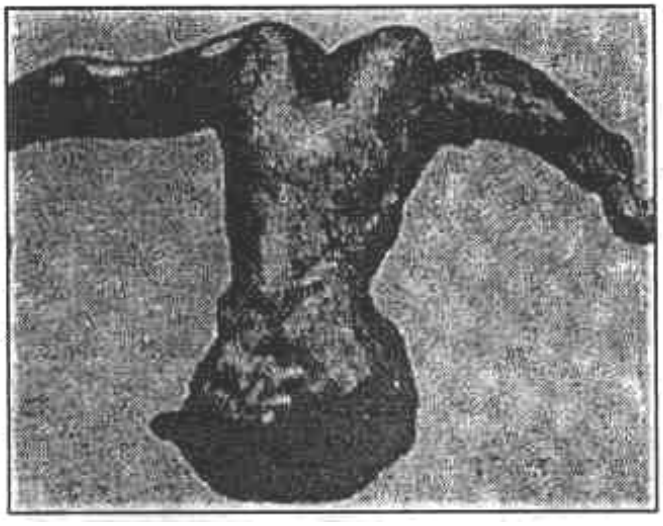


Рис. 257. **Плод 25 - 26 недель. Аномалия развития матки типа uterus subseptum. У матери -**

многократная угроза прерывания беременности.

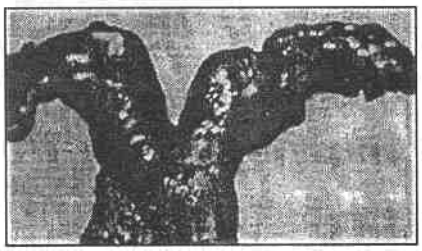


Рис. 258. **Плод 36 - 37 недель. Аномалия развития матки типа uterus duplex et vagina duplex, У матери - гипертоническая болезнь II стадии и поздний токсикоз.**

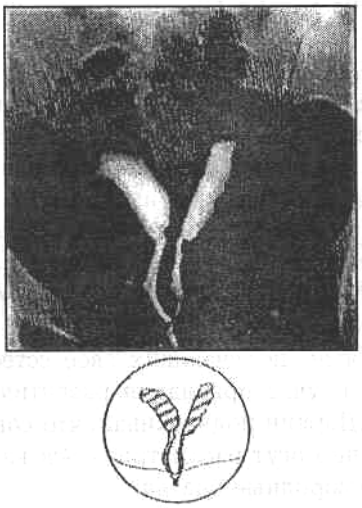


Рис. 259. **Гистерограмма. Удвоение матки. Контуры яичников и маточных труб не определяются.**

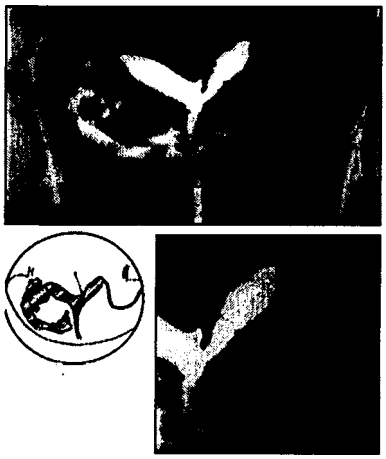


Рис. 260. **Гистерограмма. 1 - перегородка в полости матки.**

У человека встречаются врожденные пороки женских половых органов. Они могут быть связаны:

• с недоразвитием Мюллеровых протоков - агенезия (полное отсутствие) матки, маточных труб, влагалища; гипоплазия матки - рудиментарная матка;

• с нарушением реканализации Мюллеровых протоков - атрезия (отсутствие канала или отверстия) матки, труб, влагалища;

• с нарушением слияния Мюллеровых протоков - двойная, двурогая матка и др.

Первичная почка и ее мочеточник редуцируются. Сохраняются только рудименты первичной почки: epoophoron и paraophoron и участок Вольфова протока - Гартнеров проток (ход) (рис. 254). Вторичная почка функционирует как орган выделения.

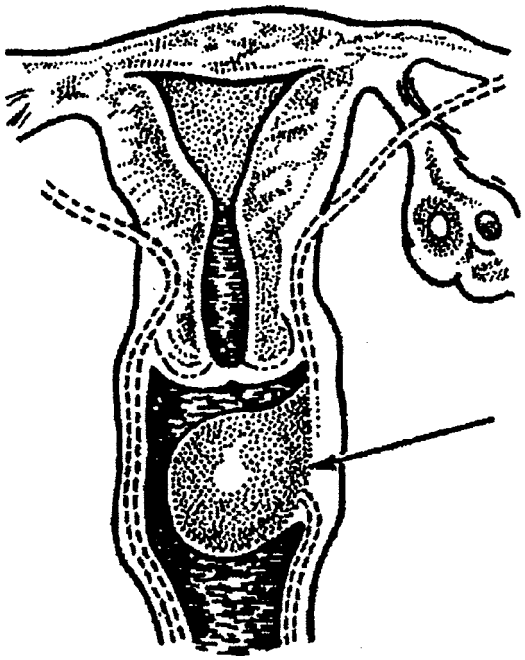


Рис. 254. **Гартнеров ход и киста влагалища - указана стрелкой (схема).**

Эмбрионы всех млекопитающих сочетают в себе гены обоих родителей, поэтому их белки должны распознаваться материнским организмом как чужеродные, что влечет за собой отторжение плода. У сумчатых период внутриутробного развития настолько короткий, что процесс отторжения не развивается. У плацентарных образуется трофобласт. Одной из его функций является образование между материнским организмом и тканями эмбриона активного барьера, предотвращающего отторжение плода.

У самцов низших позвоночных предпочка и ее Мюллеров проток полностью редуцируются. Между первичной почкой и семенником образуются семявыносящие канальцы. Сперматозоиды по ним попадают в почку и по мочеточнику выводятся наружу. Мочеточник первичной почки выполняет две функции: удаление продуктов распада и выведение половых клеток и носит название мочеполового протока (рис. 251 Б).

У самцов высших позвоночных предпочка и ее Мюллеров проток полностью редуцируются. У млекопитающих и человека от Мюллерова протока остается слепое выпячивание - мужская маточка. Из части канальцев первичной почки формируется

придаток семенника - эпидидимис, а остальная ее часть редуцируется. Вольфов проток функционирует как семяпровод.

У человека встречаются пороки развития мужских половых органов - придатка яичка, семяпровода и семянных пузырьков. Существует три типа этих пороков - отсутствие или недоразвитие, удвоение и неправильное расположение (эктопия). Все пороки сочетаются с аномалиями органов выделения.

Вторичная почка и ее мочеточник функционируют как органы выделения (рис. 251 В, Е; 253 А, Б, В).

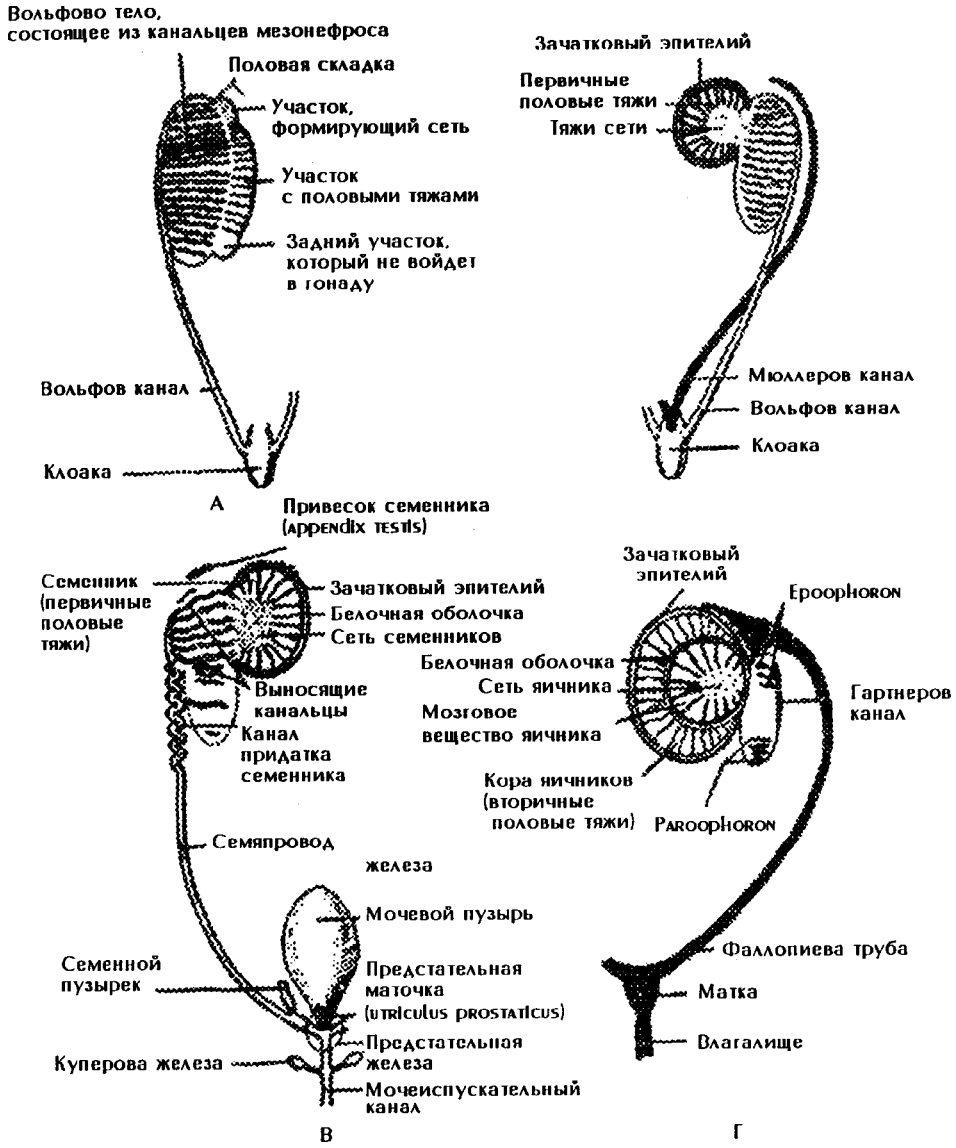


Рис. 253. **Развитие половой системы у зародыша амниот. А - ранняя индифферентная стадия; видны первичные половые тяжи, зарождающаяся сеть семенника, мезонефрическая почка (Вольфово тело) и архинефрический (Вольфов) канал. Б - несколько более поздняя стадия, на которой появился зародышевый яйцевод (Мюллеров канал). В - взрослый самец. Г - взрослая самка (из Turner).**

Закладка предпочки и первичной почки в эмбриогенезе человека является повторением - рекапитуляцией стадий, пройденных в филогенезе, затем они быстро

подвергаются полной или частичной редукции и участвуют в формировании женских и мужских половых путей.

РАЗДЕЛ V

Глава 6.

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ УРОВЕНЬ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

6.1. ЭКОЛОГИЯ

Термин "экология" - предложен в 1866 г. Э.Геккелем. Как самостоятельная биологическая дисциплина экология выделилась в начале XX века.

Экология - комплексная наука, объединяющая данные естественных и общественных наук о природе и взаимодействии ее и общества.

Экология (греч. *oikos* - жилище, местопребывание) - наука о взаимоотношениях живых существ между собой и с окружающей их неорганической природой; о связях в надорганизменных системах (популяциях, биоценозах, биогеоценозах (экосистемах), биосфере, о структуре и функционировании этих систем.

Задачи экологии - изучение закономерностей размещения живых организмов в пространстве, изменение численности организмов, потока энергии через живые системы и круговороты веществ, происходящих при участии живых организмов.

В науке экологии выделяют несколько разделов: общую экологию (биоэкологию), геоэкологию, прикладную экологию, экологию человека и социальную экологию.

Общая экология изучает основные принципы строения и функционирования различных надорганизменных систем. Общую экологию по уровням организации биологических систем подразделяют на аутэкологию, синэкологию, популяционную экологию и др.

Аутэкология изучает действие различных факторов среды на отдельные особи. Интересны те свойства особей, от которых зависит их распределение, численность, роль в круговороте веществ, приспособление к температуре, влажности, солености и другим факторам среды; характеристики роста, размножения (плодовитость, время достижения половой зрелости, продолжительность жизни, темп роста), особенности обмена веществ (состав и количество пищи, скорость дыхания, интенсивность фотосинтеза).

Особи одного вида, находящиеся во взаимодействии между собой и совместно населяющие общую территорию, образуют популяции (лат. *populus* - народ). Популяции состоят из разнокачественных особей, различающихся по возрасту, полу, генотипу и фенотипу, по степени родства. Основными характеристиками популяции являются: численность (общее количество особей на конкретной территории), плотность (среднее число особей на определенной площади), рождаемость (число появившихся новых особей при размножении за единицу времени), смертность (число особей, погибших за единицу времени),

прирост особей (разница между рождаемостью и смертностью), темп роста (средний прирост биомассы за единицу времени). От состава популяции зависит расширение особей в пространстве (пространственная структура и динамика (изменение)) численности популяции. Изучением популяций занята популяционная экология.

Популяции разных видов, занимающие определенные место - обитания (озеро, луг) и взаимодействующие посредством трофических связей, образуют сообщества. В состав сообществ входят растения, животные, микроорганизмы. Экология сообществ исследует видовой состав сообществ, их пространственную структуру. Экологию сообществ (биогеоценозов) и все взаимоотношения между ними, а также обмен веществ и энергии между различными компонентами этих систем называют синэкологией. К общей экологии можно отнести также экологию растений, животных и глобальную экологию (учение о биосфере).

Геоэкология по среде обитания подразделяется на экологию суши, пресных вод, моря, высокогорий и т.д.

В связи с возникшими в последние годы экологическими проблемами стали выделять прикладную экологию (промышленную, сельскохозяйственную, медицинскую, химическую и др.).

В 70 - х годах XX века сформировалась экология человека (ан - тропоэкология) и социальная экология (экология личности, экология культуры, этноэкология).

Во второй половине XX века в связи с неблагоприятными последствиями воздействий человека на биосферу возросло практическое значение экологии. Экологический подход необходим при решении производственных, научно - технических, демографических и других проблем. Для создания благоприятных условий существования человеческой цивилизации на планете необходимо рационально использовать природные богатства, охранять окружающую среду.

Экология изучает организмы на разных уровнях организации материи (организменном, популяционно-видовом, биоценологическом и биосферном).

6.1.1.СРЕДА ОБИТАНИЯ

Живые организмы находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и факторами неживой природы. Видовой состав данной местности определяется историческими и климатическими условиями, а взаимоотношение организмов друг с другом и с окружающей средой - характером питания.

Среда - это комплекс окружающих условий, которые действуют на особь, популяцию, сообщество (биоценоз) в месте их обитания.

Жизнь возникла в воде. Из водной среды организмы вышли на сушу и освоили почвенно-воздушную и почвенную среды. Специфической средой обитания для ряда организмов стали другие живые организмы. Так возникли паразитические формы, симбионты, комменсалы. Любой организм существует в соседстве с другими живыми существами, на которые он влияет и в то же время находится под их воздействием. Оказывают влияние на живые организмы такие факторы, как свет,

температура, влажность, климат и др. Элементы среды обитания, которые способны оказывать прямое или косвенное влияние на живые организмы хотя бы на одной из стадий их индивидуального развития, называются экологическими факторами. Среди них различают три группы факторов.

1. Абиотические, или физические - факторы неживой природы (свет, температура, вода, соленость, радиоактивные излучения, рельеф местности и т.д.) (рис. 278).

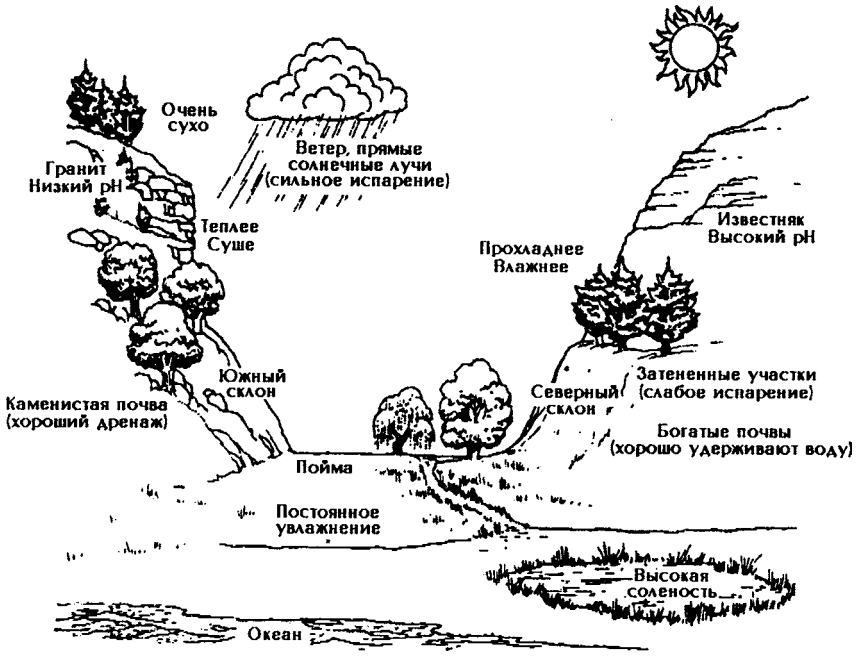


Рис. 278. **Такие абиотические факторы, как рельеф, ветер, тип почв, влияя на температуру и влажность, определяют и различия в условиях среды, т. е. в микроклимате. Ряд других факторов, например, pH и соленость, оказывают непосредственное воздействие на экосистемы.**

2. Биотические факторы - совокупность влияний жизнедеятельности одних организмов на другие. Есть внутривидовые и межвидовые взаимодействия.

К внутривидовым взаимоотношениям относят факторы, проявляющие себя на популяционном уровне (особенности поведения, продолжительность жизни, возраст, половой состав и др.). К внутривидовым взаимоотношениями относят конкуренцию (соперничество между особями одного вида за местообитание и пищевые ресурсы).

Межвидовые взаимоотношения могут быть безразличными, вредными и полезными для партнеров.

При нейтрализме две популяции не влияют друг на друга, так как экологические требования у них различны, например, гидроидные полипы на раковине моллюска.

К вредным взаимоотношениям можно отнести межвидовую конкуренцию. К взаимополезным относят: протокооперацию, симбиоз и мутуализм. К полезнонейтральным относят комменсализм: нахлебничество, квартирантство, сотрапезничество.

Полезно - вредными считаются паразитизм и хищничество.

3. Антропогенные факторы - человек и все формы его деятельности, которые приводят к изменению природы как среды обитания других видов или непосредственно сказываются на их жизни.

Одни экологические факторы необходимы организму, без них невозможна жизнь; другие не являются обязательными. Все факторы, необходимые для жизни организма (популяции, сообщества), определяют условия его существования.

Большинство экологических факторов (температура, влажность, интенсивность солнечной радиации, источники пищи, конкуренты, паразиты и др.), подвержены значительным колебаниям в пространстве и времени. Воздействие экологического фактора зависит от его интенсивности.

Интенсивность действия факторов называют оптимальной *(opt)* в том случае, если обеспечивается наиболее благоприятное существование организма. Для каждой особи, популяции, биоценоза оптимальное значение того или иного фактора различно. Оно меняется с возрастом, зависит от силы воздействия других факторов. Недостаточное или избыточное действие фактора отрицательно сказывается на жизни особи. Минимальное *(min)* и максимальное *(max)* значение действующего фактора, при которых возможна жизнедеятельность, называют пределами выносливости. Это критические точки, за пределами которых существование живого уже невозможно.

Рис. 279. **Схема действия абиотических факторов среды на живые организмы.**

Границы, за которыми наступает гибель, называют верхними и нижними пределами выносливости. Фактор среды в конкретных условиях, наиболее удаленный от оптимума, снижает возможность существования вида в данных условиях, несмотря на оптимальные сочетания остальных факторов. Такой фактор, интенсивность которого приближается к пределу выносливости или выходит за его пределы, называют ограничивающим, или лимитирующим.

Ограничивающие факторы среды определяют географический ареал вида - расселение его по земной поверхности. Так, например, распространение вида на

север может лимитироваться недостатком тепла, а на юг в сухие (аридные) районы - недостатком влаги и слишком высокими температурами. Ограничивающим фактором, определяющим низкую "плотность населения" в глубоководной зоне океана при всей жесткости условий, является пища, ее ограниченность. Биотические факторы также могут быть ограничивающими. Инжир, который на родине (районы Средиземноморья) опыляется одним из видов ос, завезен в Калифорнию, где стал плодоносить только после того, как туда были доставлены опылители - осы.

Выявление ограничивающих факторов очень важно в практике растениеводства, животноводства, в обеспечении комфортного образа жизни человека и сохранения его здоровья.

Факторы среды могут оказаться ограничивающими в одних условиях и неограничивающими в других. Например, в условиях яркого солнечного освещения недостаток цинка в почве может быть ограничивающим фактором для растений. В тени то же количество микроэлемента для данного вида растения оказывается вполне достаточным.

Сочетание всех "ограничивающих" факторов называют сопротивлением среды.

Одни виды способны выдерживать значительные отклонения от оптимального значения фактора, т.е. обладают широким диапазоном выносливости (например, медведь) и могут существовать при значительных изменениях климата и пищи. Их называют эврибионтными. Другие (стенобионтные) имеют узкий диапазон выносливости и существуют в относительно постоянных условиях среды (например, форель).

Иногда может происходить компенсация одного фактора другими, например, в местах, где мало кальция и много стронция, моллюски используют последний для построения раковины. Низкая температура на северном пределе распространения растительности компенсируется продолжительностью в течение суток светового периода (беспрерывный световой день летом).

Компенсация одного фактора другим всегда ограничена. Ни один из необходимых для жизни факторов не может быть заменен другим.

Для жизни и процветания в тех или иных условиях организм должен располагать всеми веществами, которые ему необходимы. Потребности к факторам внешней среды неодинаковы у разных видов, у одного и того же вида в разных условиях, а также на разных этапах жизненного цикла. Например, взрослые крабы из моря могут заходить в реки с достаточным содержанием в воде хлорида. Однако их личинки в реке жить не могут.

6.1.2.ПРИСПОСОБЛЕНИЕ К УСЛОВИЯМ СРЕДЫ

В природе организмы способны приспосабливаться к условиям среды и изменять их в процессе жизнедеятельности. Приспособление организма к постоянно изменяющейся среде называют адаптацией (позднелат. "адаптация" -

приспособление). Адаптивные реакции организмов на влияние факторов среды вырабатываются в процессе естественного отбора (рис. 280). Они позволяют выживать и оставлять потомство. Каждый организм способен реагировать на окружающую среду в соответствии со своей генетической конституцией, использовать ее факторы для своего развития и существования. Например, при подъеме альпинистов в гору на высоту 4 тыс. метров увеличивается количество эритроцитов почти вдвое в 1 мм^3, чтобы компенсировать недостаток кислорода в организме. Экологические возможности организма зависят от нормы реакции по отношению к каждому фактору среды.

Рис. 280. **Примеры адаптации. Каждый вид можно считать комплексом адаптации, позволяющих особям (*1*) переносить действие абиотических факторов; *(2)* добывать пищу и воду (животные) или же биогены, воду и энергию (растения); (3) избегать встречи с врагами или защищаться от них; *(4)* находить и привлекать половых партнеров и спариваться с ними (животные) или же опылять цветки и давать семена или споры (растения); (5) мигрировать или распространять семена и споры. Эти функции могут выполнять самые различные структуры.**

Способность к адаптации - одно из основных свойств живого. При пассивной адаптации происходит снижение активности обмена веществ и подчинение жизненных функций изменению факторов среды. Например, при длительной засухе в пустыне один из наземных моллюсков (хеликс дезерторум) может находиться в состоянии покоя до 5 лет и "оживать" после выпадения дождя. При засухе понижается уровень метаболизма у сусликов, песчанок, и они впадают в летнюю спячку. При недостатке воды сильно понижается обмен веществ у лишайников и напочвенных водорослей.

Есть виды, "избегающие" неблагоприятных воздействий. Например, у растений - эфемеров в песчаной пустыне развитие полностью заканчивается в короткий, но достаточно теплый и дождливый период. В жаркое, сухое летнее время и зимой у них сохраняются только семена, приспособленные к перенесению неблагоприятных условий. Животные с хорошо развитой локомоторной способностью избегают крайне неблагоприятных условий, перемещаясь в другие районы. Поведенческая реакция - одна из форм приспособления организма к постоянно меняющимся условиям (адаптивное поведение). Формы поведения разнообразны. Например, тропизмы (от греч. "тропос" - поворот) свойственны растениям, их отдельным органам. Движение и поворот органов обеспечивается гормонами. В жаркий день листья некоторых растений могут поворачиваться к падающим лучам солнца "ребром", например, как это происходит у дикого салата (отрицательный гелиотропизм). Такая ориентация пластинок защищает организм от чрезмерной потери воды и перегрева.

Напротив, к солнцу поворачиваются соцветия подсолнечника (положительный гелиотропизм). Холоднокровные животные (пой - килотермные, или экзотермные), изменяя поведение, регулируют температуру своего тела. Многие рептилии, чередуя пребывание в норах с выходом наружу, способны поддерживать температуру тела на более или менее постоянном уровне. Предполагают, что в контроле температуры тела у них участвует "теменной глаз". Опыты по его изоляции (удалению, заклеиванию) приводили к тому, что животное, в частности, игуана колючая, беззаботно сидела под палящими лучами солнца до теплового удара.

При изменении морфологических и физиологических свойств организма значительно повышаются его адаптивные качества. У теплокровных животных (гомойотермных, или эндотермных) регуляция температуры тела осуществляется внутренними механизмами.

В специфических условиях существования возможно появление приспособительных признаков. Например, у китов подкожный жировой слой достигает в толщину 50 см и более и защищает животное от воздействия низких температур, сохраняя тепло. Жир понижает массу тела, что важно для обитателя морских и океанических просторов. Такие же приспособления свойственны ластоногим.

Животные, обитающие в условиях недостатка воды, приспособились к

длительному существованию без нее и пьют изредка, например, африканский дикий осел, многие членистоногие Сахары. Одногорбый верблюд "запасает" воду в тканях тела и постепенно ее расходует. Африканский шипохвост из пресмыкающихся, калифорнийская кенгуровая крыса, многие насекомые пустыни удовлетворяют потребность в жидкости за счет растительной пищи. Все животные, обитающие в пустыне, приспособились к минимальному выделению воды с мочой. У некоторых растений из семейства бобовых в Северной Америке корневая система простирается вглубь почвы до 30 м. У других растений происходит сокращение транспирирующей поверхности листьев, образование на них мощной кутикулы, сильное опущение побегов - все это признаки, "выработанные" в условиях повышенной сухости, яркого солнечного освещения, сильного ветра, высокой температуры воздуха. Есть виды растений, по - иному приспособившиеся к засушливому климату. Они запасают влагу и экономно расходуют ее (суккулентные растения - кактусы, алоэ, молочай).

6.1.3.ОБМЕННЫЕ РЕАКЦИИ МЕЖДУ ОРГАНИЗМОМ И ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ

Организм постоянно обменивается веществом и энергией с внешней средой (рис. 281).

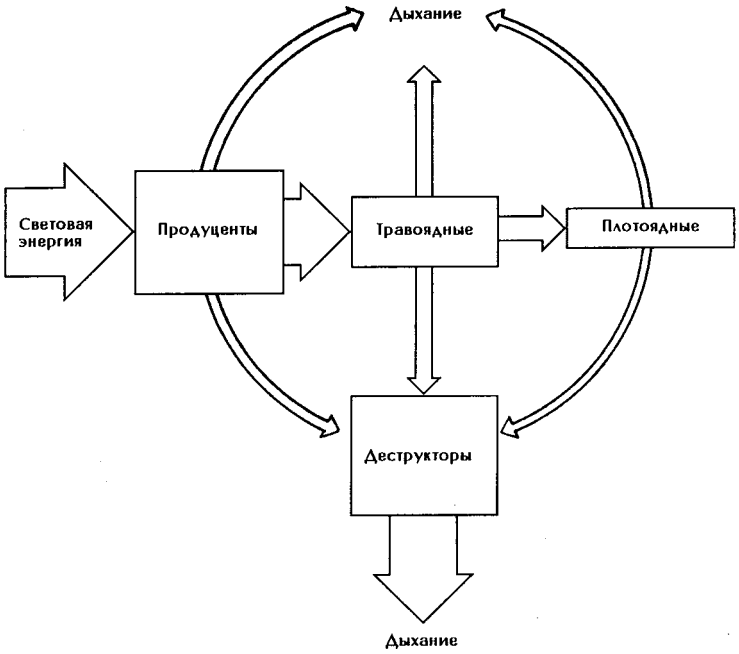


Рис. 281. **Схема главных составных частей экосистемы.**

Те вещества, которые поступают в организм из внешней среды, перерабатываются и включаются в состав его тела или расходуются на химические реакции (например, кислород на дыхание).

Растения из внешней среды получают неорганические вещества и энергию солнца. В их клетках синтезируются органические вещества, а солнечная энергия оказывается заключенной в этих веществах в виде химических связей. Растения, создающие органические вещества из неорганических, называют продуцентами.

Другие организмы - человек, грибы, животные, многие бактерии (их называют консументами), питаясь готовыми органическими веществами, вместе с пищей получают и заключенную в ней энергию. При окислении органических веществ в их клетках эта энергия высвобождается, идет на синтез аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ) и запасается в ней в виде макроэргических (богатых энергией) связей. При разрушении этих связей выделяющаяся порциями энергия расходуется организмом для осуществления всех жизненных процессов, идущих с затратой энергии. Часть ее рассеивается в виде тепла. Таким образом, жизнь поддерживается благодаря постоянному притоку энергии и вещества из внешней среды. Конечные продукты жизнедеятельности (обмена веществ) выделяются во внешнюю среду, изменяя ее. Химический состав и физические свойства среды меняются и при разложении тел погибших организмов. Разложение тела, минерализация органических остатков осуществляется редуцентами.

Таким образом, живущие на одной территории виды - продуценты, консументы, редуценты - тесно связаны друг с другом обменом веществ и энергии.

6.1.4. ЭКОСИСТЕМА, БИОГЕОЦЕНОЗ, БИОЦЕНОЗ

Все живые организмы и неживая среда функционируют как целостная экологическая система - - экосистема. Термин предложен английским ученым А.Тенсли в 1935 г. Любую совокупность организмов и неорганических компонентов, в которой может осуществляться круговорот веществ (биогенов) называют экосистемой. Основными принципами функционирования экосистемы являются: круговорот биогенов, поток солнечной энергии, снижение продуктивности при повышении трофического уровня (рис. 282).

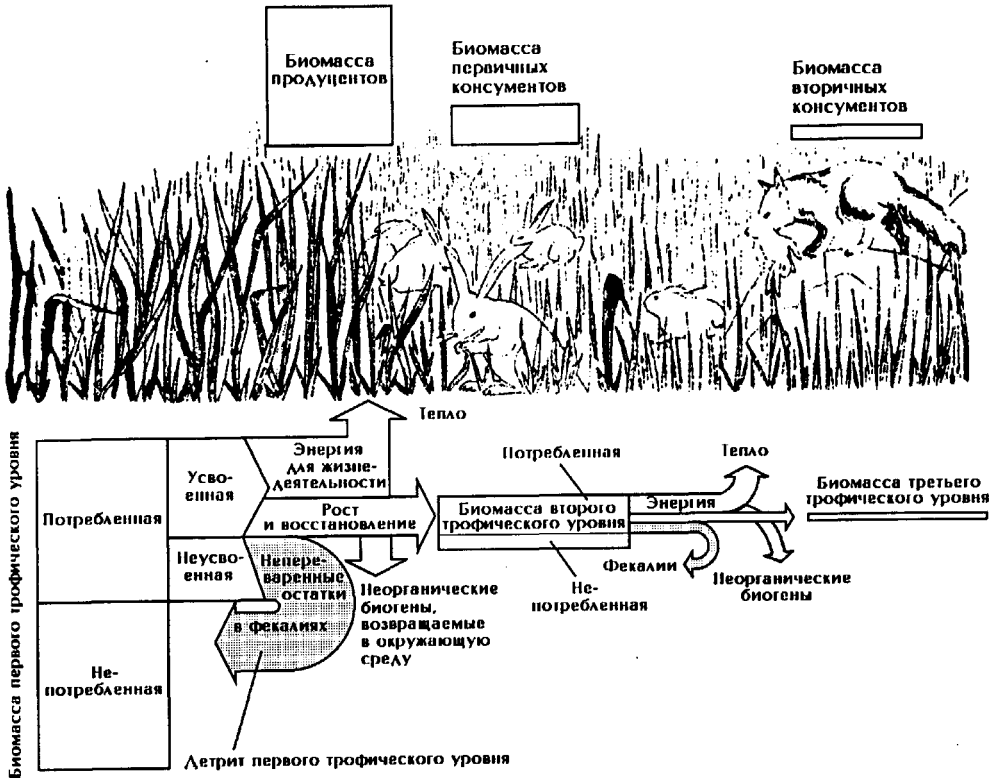


Рис. 282. **Снижение биомассы с повышением трофического уровня. Значительная часть биомассы предыдущего трофического уровня вообще не потребляется, и существенная доля потребленной биомассы используется не на рост, а на получение энергии.**

Выделяют микроэкосистемы (например, гниющий пень), мезо - экосистемы (пруд, лес, озеро и др.) (рис. 283), макроэкосистемы (океан, континент) и глобальную экосистему (биосфера Земли).

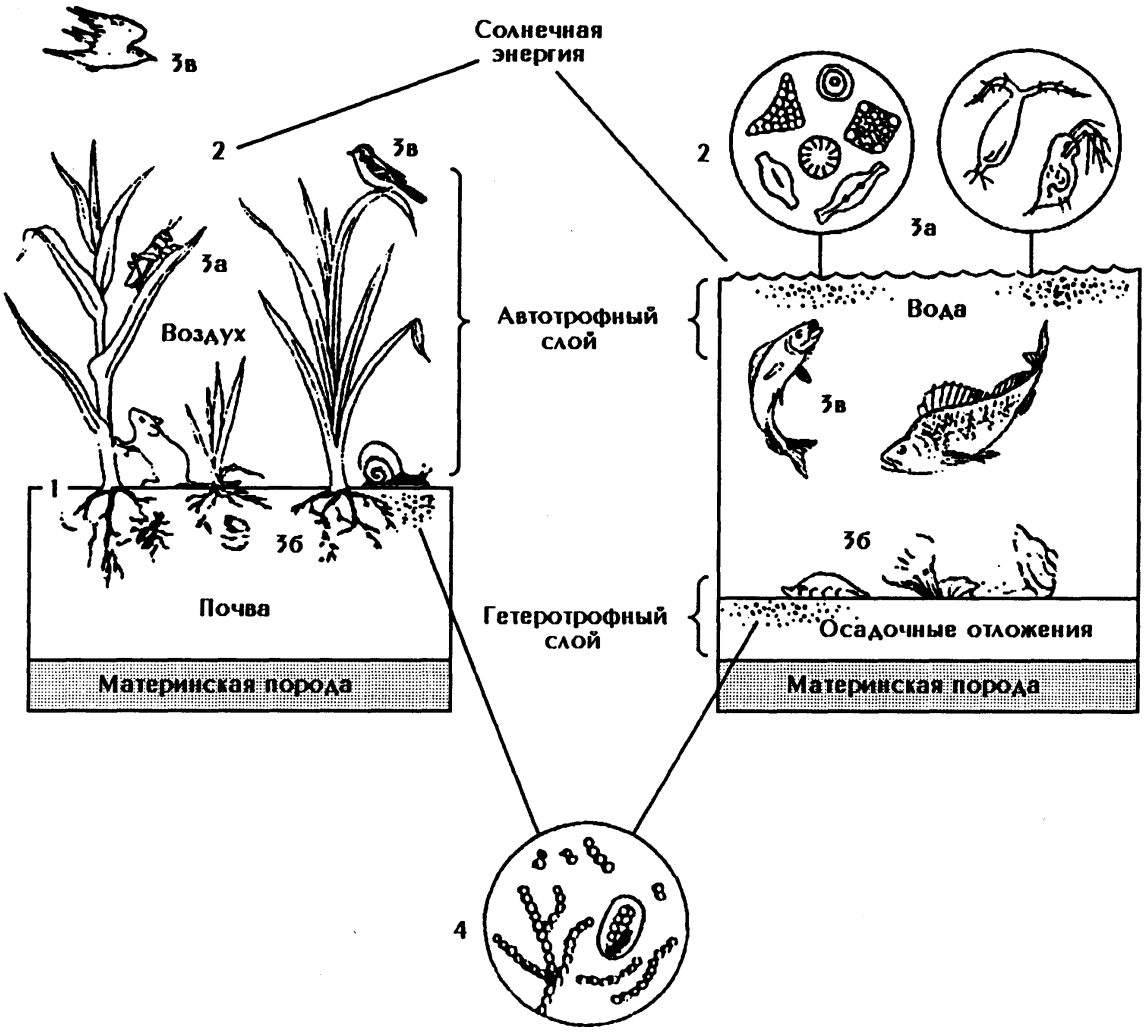


Рис. 283. **Общая структура наземной (луговое сообщество) и водной экосистем: *1* - абиотические вещества; *2* - продуценты (растительность на суше и фитопланктон в воде); *3* - макроконсументы, или животные: *а* - травоядные, *б* - питающиеся детритом консументы (почвенные беспозвоночные - на суше, донные беспозвоночные - в воде), *в* - верховые хищники; *4* - разлагатели.**

Ю.Одум (1986) выделял три группы природных экосистем: наземные (биомы), пресноводные (реки, ручьи, озера) и морские (открытый океан, глубоководные зоны, прибрежные воды).

Параллельно с концепцией экосистем усиленно развивалось учение о биогеоценозах, автором которого был академик В.Л.Сукачев (1940).

Биогеоценоз - однородный участок земной поверхности с определенным составом живых (биоценоз) и косных (приземный слой атмосферы, солнечная энергия, почва и др.) компонентов, объединенных обменом веществ и энергии в единый комплекс (рис. 284). Совокупность биогеоценозов образует биоценологический покров Земли, т.е. всю биосферу.

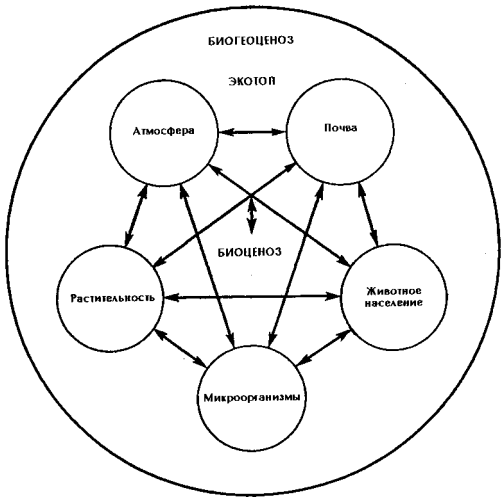


Рис. 284. **Схема биогеоценоза.**

Биогеоценоз - элементарная единица биосферы. В биогеоценоз поступает энергия солнца, минеральные вещества почвы, газы атмосферы, вода, а выделяется тепло, кислород, CO_2, продукты жизнедеятельности организмов. Основная функция биогеоценоза - аккумуляция и перераспределение энергии и круговорот веществ.

Биогеоценоз - динамическая, саморегулируемая система, включающая:

• неорганические (углерод, кислород, азот, вода и др.) и органические (белки, углеводы, жиры, нуклеиновые кислоты) вещества;

• автотрофные организмы - продуценты органических веществ - накопители энергии (растения);

• консументы (животные) - гетеротрофные организмы - потребители готовых органических веществ;

• микроорганизмы - редуценты - разлагающие органические остатки.

Круговорот веществ происходит благодаря пищевым взаимоотношениям (рис. 285).

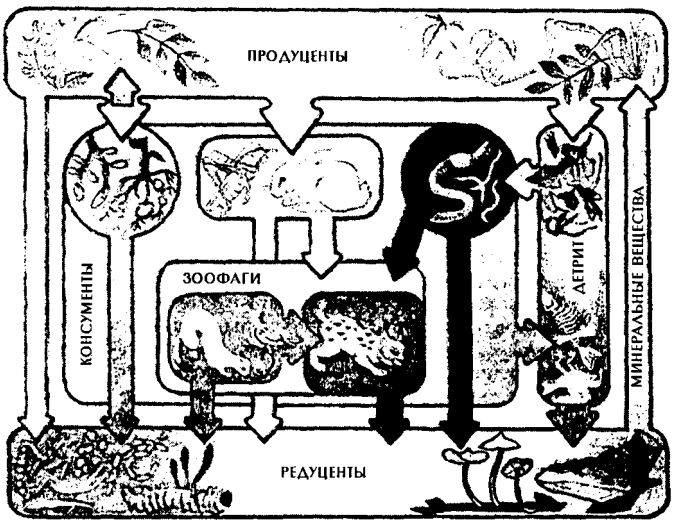


Рис. 285. **Структура экосистемы.**

Биогеоценоз - это совокупность биоценоза и биотопа.

Биотоп (греч. *topos* - место) - участок водоема или суши с одинаковыми условиями рельефа, климата и других абиотических факторов, занятый определенным биоценозом. Комплекс условий, характерный для данного биотопа, определяет видовой состав обитающих организмов.

Биоценоз - совокупность сообществ растений (фитоценоз), животных (зооценоз) и микроорганизмов (микробиоценоз), населяющих относительно однородное пространство (биотоп). Термин введен немецким биологом К.Мебиусом (1877).

Между биоценозом и биотопом существует тесное взаимодействие, основанное на постоянном обмене веществом и энергией. Биоценоз - открытая система. Различают два основных типа биоценозов: естественный и антропогенный.

Естественный биоценоз включает только живые организмы, взаимосвязанные между собой, обитающие в данной местности (лес, пруд, луг, озеро), в функционировании которых отсутствует влияние человека. Биоценозы имеют определенную пространственную, видовую и трофическую структуру.

Пространственная структура проявляется в размещении разных видов друг относительно друга в пространстве (например, ярусность леса). Видовая структура определяется видовым составом населения популяции, соотношением ее численности, плотности (число особей, отнесенных к единице площади).

Стабильность биоценоза и его эффективность определяются степенью сложившихся в процессе эволюции взаимоотношений между образующими его популяциями. Тесная связь между разными видами в биоценозе - необходимое условие питания, размножения, защиты индивидов, но одновременно и опасность их существования вплоть до гибели. Прямые взаимосвязи могут отсутствовать между популяциями одних видов и быть чрезвычайно тесными и жизнеопределяющими для других. Большое значение имеют цепи питания.

Естественному биоценозу свойственно видовое разнообразие (большое число видов, живущих в данном биоценозе). При сильных внешних воздействиях (заморозки и т.д.) видовое разнообразие может меняться.

Цепи питания в биоценозе представляют его трофическую структуру.

Для поддержания структуры биоценоза имеет значение межвидовая и видовая конкуренция, в результате чего все виды образуют различные экологические ниши.

Экологическая ниша - комплекс факторов среды, в пределах которого возможно существование вида в природе, включая его связи с другими видами в сообществе. Экологическая ниша вида определяет его распространение и роль в сообществах. Например, мошками питаются и мухоловки, и летучие мыши, но первые - днем, вторые - ночью. Зарянки поедают земляных червей, дятлы добывают личинок насекомых из коры деревьев, кукушки истребляют разных насекомых - вредителей леса, в том числе и мохнатых гусениц, которых другие птицы поедают неохотно. Стабильность биоценоза возрастает в результате плавного изменения

среды. Напротив, чем специфичнее условия среды, и они далеки от благоприятных для большинства видов, тем беднее видовой состав экосистемы; но это может приводить к возрастанию численности тех популяций, которые приспособлены к данным условиям.

Биоценоз характеризуется определенной биомассой. Биомасса образуется в результате связывания солнечной энергии.

6.1.5.ПОНЯТИЕ О БИОМАССЕ, БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Биомасса - это общая, или суммарная масса (сырого или сухого вещества) особей одного вида, группы видов, сообщества в целом, приходящаяся на единицу поверхности (г/м^2, кг/га) или объема местообитания (г/м^3 и т.д.). Биомассу растений называют фитомассой, биомассу животных - зоомассой, бактерий - биомассой бактерий, грибов - биомассой грибов. Органическую массу, созданную растениями и некоторыми бактериями за единицу времени, называют первичной продукцией экосистемы. Основными создателями первичной продукции на Земле являются зеленые растения. Часть этой продукции (до 40% и даже 70%) идет на поддержание жизнедеятельности самих продуцентов. Оставшуюся часть созданной ими органической массы называют чистой первичной продукцией. Она характеризует величину прироста фитомассы. Чистая первичная продукция - это резерв пищи (и энергии) для гетеротрофных организмов - консументов и редуцентов. В результате ее утилизации консументами возрастает их биомасса. Прирост за единицу времени биомассы консументов составляет вторичную продукцию экосистемы.

Максимальные значения фитомассы имеют влажные тропические леса - 6500 ц/га (в бассейне Амазонки более 10000 ц/га).

Максимум зоомассы (зоопланктона) приходится на единицу площади океана в субтропическом и северном умеренном поясах, которые дают 2/3 мирового улова рыбы.

С развитием биоценоза возрастает его биомасса и видовое разнообразие, усложняется трофическая и пространственная структура. Биоценоз, сложившийся в данной местности при отсутствии вмешательств извне, остающийся неизменным до тех пор, пока не возникают внешние нарушения, называют климаксом.

Любой биоценоз динамичен. В нем постоянно происходят изменения в состоянии и жизнедеятельности его членов и соотношении популяций.

Последовательную смену во времени одних биоценозов другими на определенном участке земной поверхности называют сукцессией (от лат. *successio* - преемственность, наследование). Различают первичные и вторичные сукцессии (рис. 286, 287).

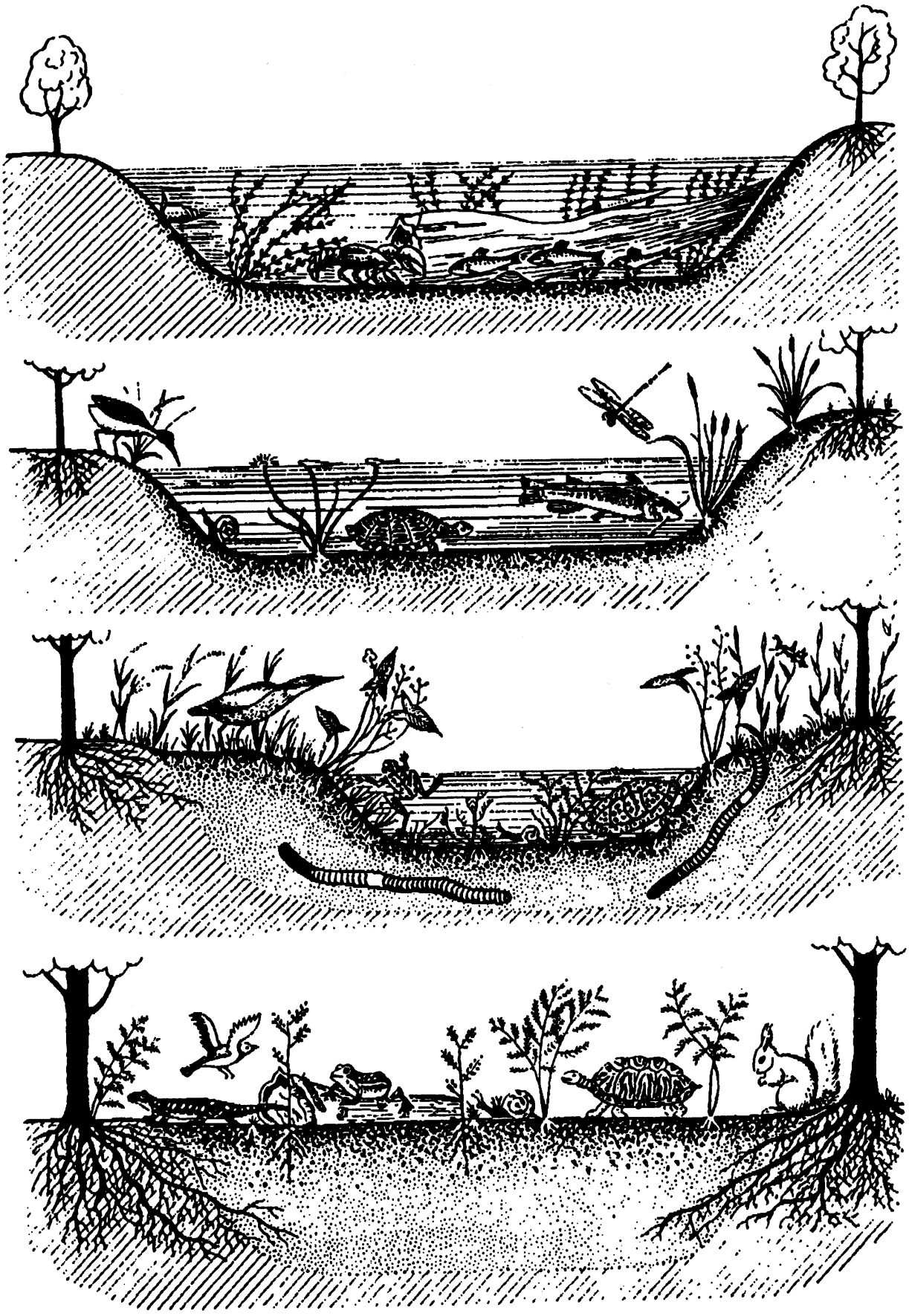


Рис. 286. **Изменения в структуре пруда и образование новых биогеоценозов.**

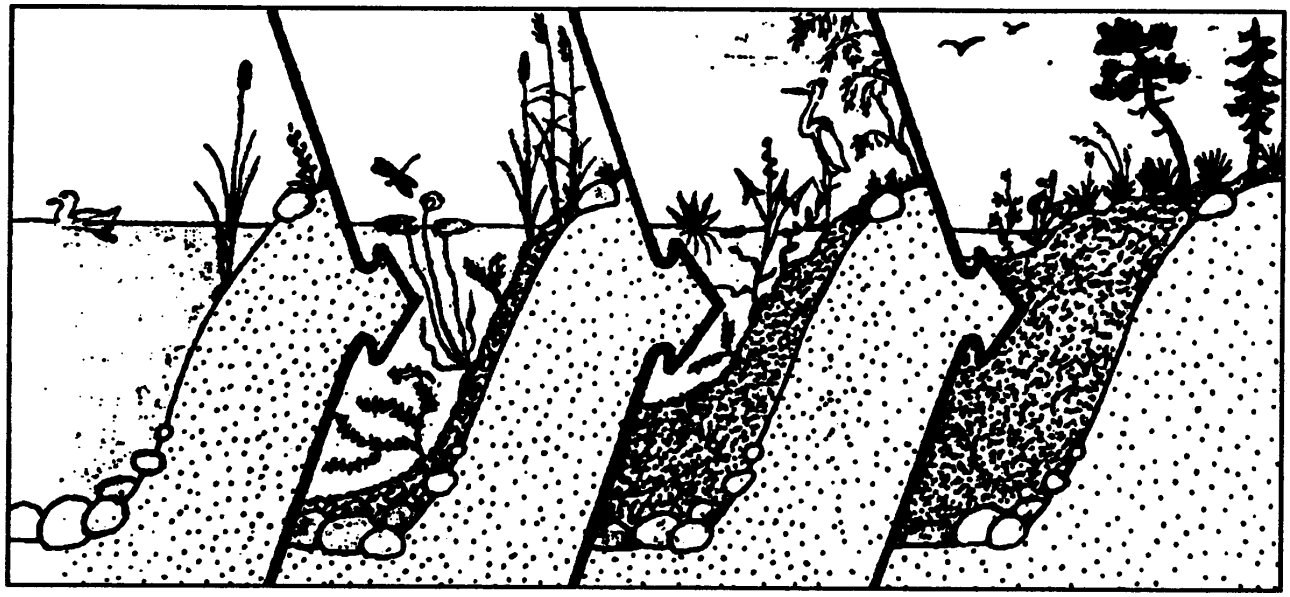


Рис. 287. **Постепенное превращение озера в низинное болото.**

Первичные сукцессии начинаются на местах, лишенных жизни: скалах, обрывах, сыпучих песках и т.д. При заселении таких участков живые организмы необратимо меняют свое местообитание и сменяют друг друга. Например, на участке суши, обнажившейся после отступления ледника на юге Аляски, вначале поселяются мхи, затем осоки, сменяющиеся стелющимися кустарниковыми ивами. На смену им приходят заросли ольхи, ели и формируются еловые леса. Данное местообитание через 100 лет покрыто высоким еловым лесом.

Восстановление биоценозов на месте когда - то существовавших после их нарушения (в результате вулканический извержении, пожаров, вырубки леса и т.д.) называют вторичной сукцессией. Вследствие различных воздействий нарушаются установленные взаимосвязи между организмами.

Например, на месте заброшенных сельскохозяйственных угодий, где произрастала кукуруза, слагается вторичная сукцессия. Сначала появляются сорняки, затем злаки, сменяющиеся соснами с примесью лиственных пород, существующие долгое время (до 100 лет). В нижнем ярусе развиваются дубы. Молодые сосны не могут расти в тени взрослых деревьев, поэтому они гибнут так же, как и старые больные сосны. Начинают преобладать дубы, и через 100 - 150 лет здесь сформируется устойчивое сообщество - климаксный лес (рис. 288).

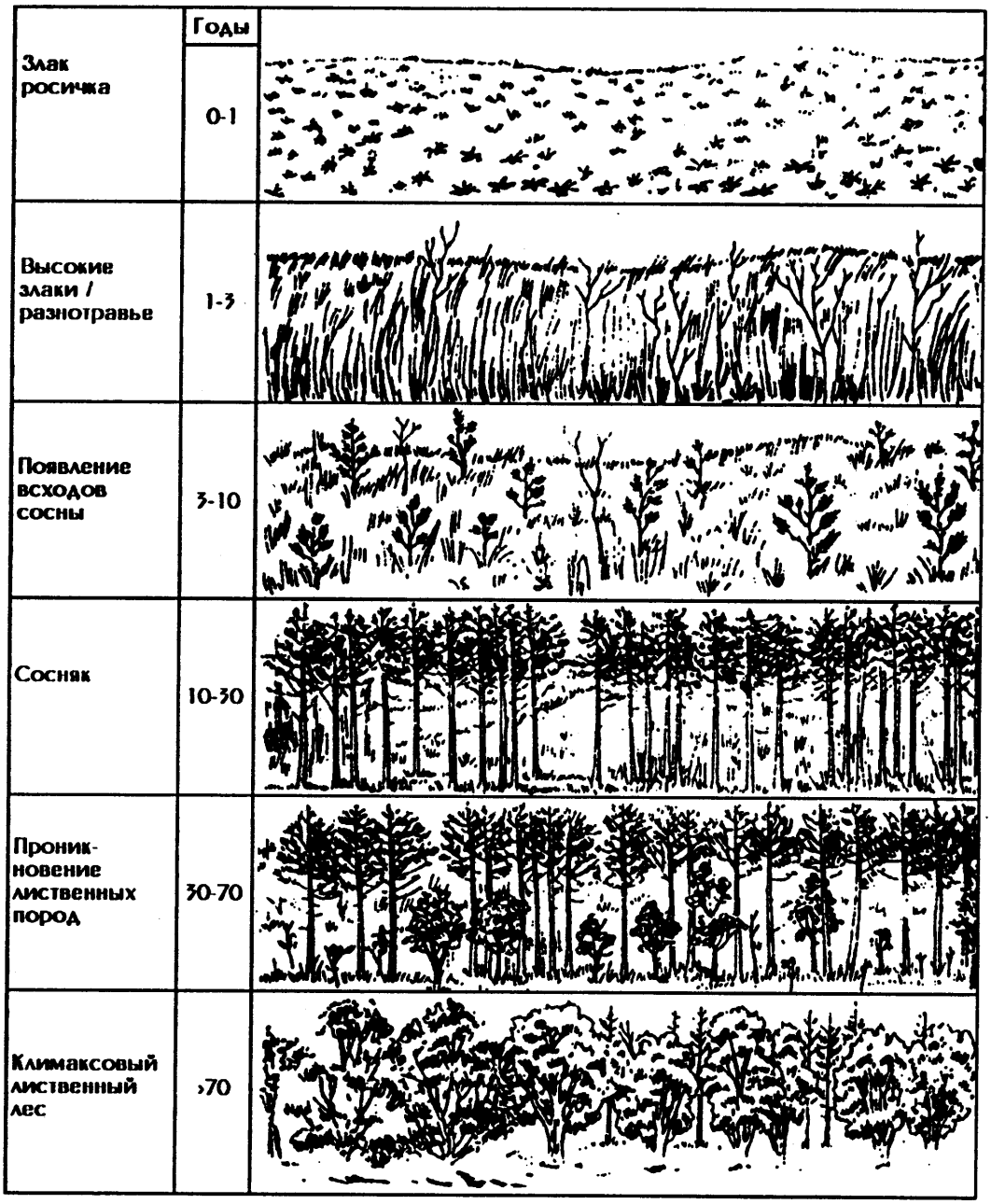


Рис. 288. **Вторичная суксессия. Восстановление леса на заброшенном поле происходит в несколько стадий.**

6.1.6.АГРОБИОЦЕНОЗ

Антропогенный биоценоз (агробиоценоз - от греч. *agros* - поле) - это неустойчивая искусственно созданная и регулярно поддерживаемая человеком экосистема культурных полей (поля, искусственные пастбища, сады, виноградники и др.).

В агроценозах снижено видовое разнообразие живых организмов. Растительный покров создается человеком и представлен одним видом или сортом культивируемого растения (монокультура, например, поле ржи) и сопутствующими

сорными травами. Виды, культивируемые человеком, поддерживаются искусственным отбором. Агроценозы характеризуются высокой биологической продуктивностью по сравнению с естественными биоценозами. Чистая первичная продукция естественных биоценозов умеренной зоны для лесов составляет 600 - 2500 г/м^2 в год, для степей - 150 - 1500 г/м^2, а для возделываемых земель - до 4000 г/м^2.

В агроценозах, как и в биоценозах, комплексы организмов, входящие в их состав, характеризуются пищевыми (трофическими) связями, образующими трофические цепи.

Смена растительного покрова при применении различных защитных средств для сохранения урожая и вместе с тем смена консументов в агроценозах происходит по воле человека (рис. 289).

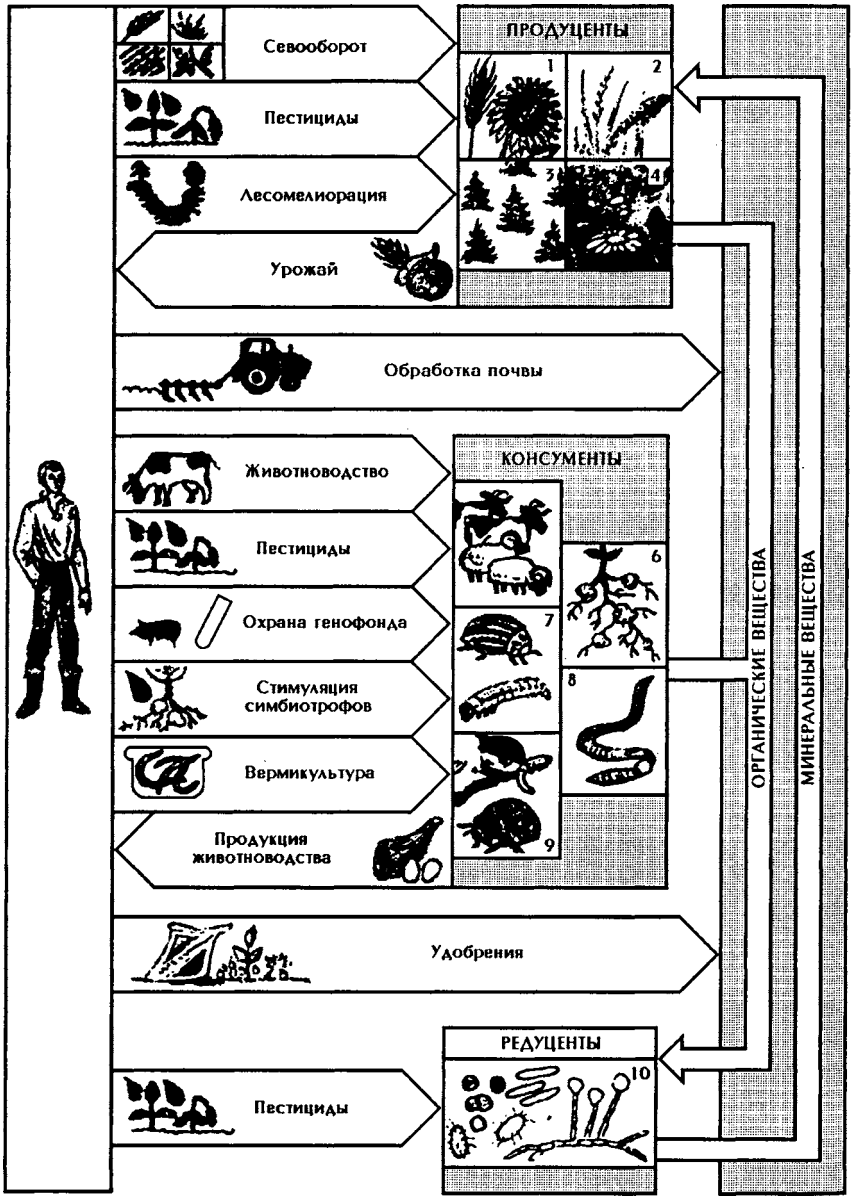


Рис. 289. **Структура агроэкосистемы. Цифрами обозначены: *1* - культурные растения; *2* - сорные растения; *3* - лесопосадки и лес; *4* - луга; *5* - скот; *6* - симбиотрофы; 7 - вредители; *8* -**

детритофаги; *9* - полезная спонтанная фауна; *10* - микроорганизмы - сапротрофы.

Виды культивируемых растений человек выбирает по их способности давать наибольшее количество только полезной биомассы (колосья, клубни), чем снижает возврат в почву элементов питания, образующихся при перегнивании растительных остатков. Это понижает биогеохимическую устойчивость агроценозов.

Степень устойчивости отдельных типов агроценозов зависит от частоты и радикальности изменений, которым подвергается режим земель сельскохозяйственного пользования.

Для сохранения и повышения продуктивности агроценозов вносятся минеральные и органические удобрения, пестициды, которые приводят не только к положительным, но и к отрицательным последствиям.

Чтобы уменьшить негативные последствия хозяйственной деятельности человека, необходимо применение методов агротехники, приближающих агроценозы к естественным биоценозам: снижение потерь воды при орошении, значительное уменьшение норм применения ядохимикатов, использование методов биологической борьбы с вредителями и др.

Изучение биоценозов важно для рационального освоения земель и водных пространств.

6.1.7.ЭКОСИСТЕМА

Биогеоценоз часто используется как синоним термина "экосистема". Эти понятия не совсем совпадают. "Экосистема" - более общее понятие, чем биогеоценоз.

Биогеоценоз в отличие от экосистемы - понятие территориальное, относимое к таким участкам суши, которые заняты определенными единицами растительного покрова - фитоценозами. Экосистемы могут иметь произвольные границы, а биогеоценозы занимают определенную территорию.

Экосистемы характеризуются видовым составом, численностью входящих в нее организмов, биомассой, соотношением отдельных трофических групп, интенсивностью процессов продуцирования и разрушения органического вещества. Существование экосистемы возможно лишь при использовании энергии и веществ, поступающих из окружающей среды. Все экосистемы относят к открытым системам.

В каждой экосистеме два основных компонента:

1) совокупность живых организмов;

2) факторы окружающей их неживой среды.

Все факторы действуют на организмы одновременно. Всю совокупность организмов (растений, животных, микроорганизмов) называют биотой экосистемы *(био* - жизнь).

Биотические компоненты экосистемы можно подразделить на автотрофные и гетеротрофные организмы. Автотрофные организмы (растения и некоторые простейшие, бактерии) способны синтезировать необходимые им органические

вещества из простых неорганических, используя в качестве источника энергии энергию солнечного света или энергию химических реакций (бактерии).

Гетеротрофы (животные, грибы) поглощают готовые органические вещества и для синтеза собственных веществ используют химическую энергию, содержащуюся в потребляемой пище.

Неживые факторы окружающей среды называют абиотическими. Они включают:

1) почву и воду;

2) климат.

Почва и вода содержат органические и неорганические вещества.

В понятие климата входят освещаемость, влажность, температура, соленость, определяющие видовой состав организмов в экосистеме (рис. 290).

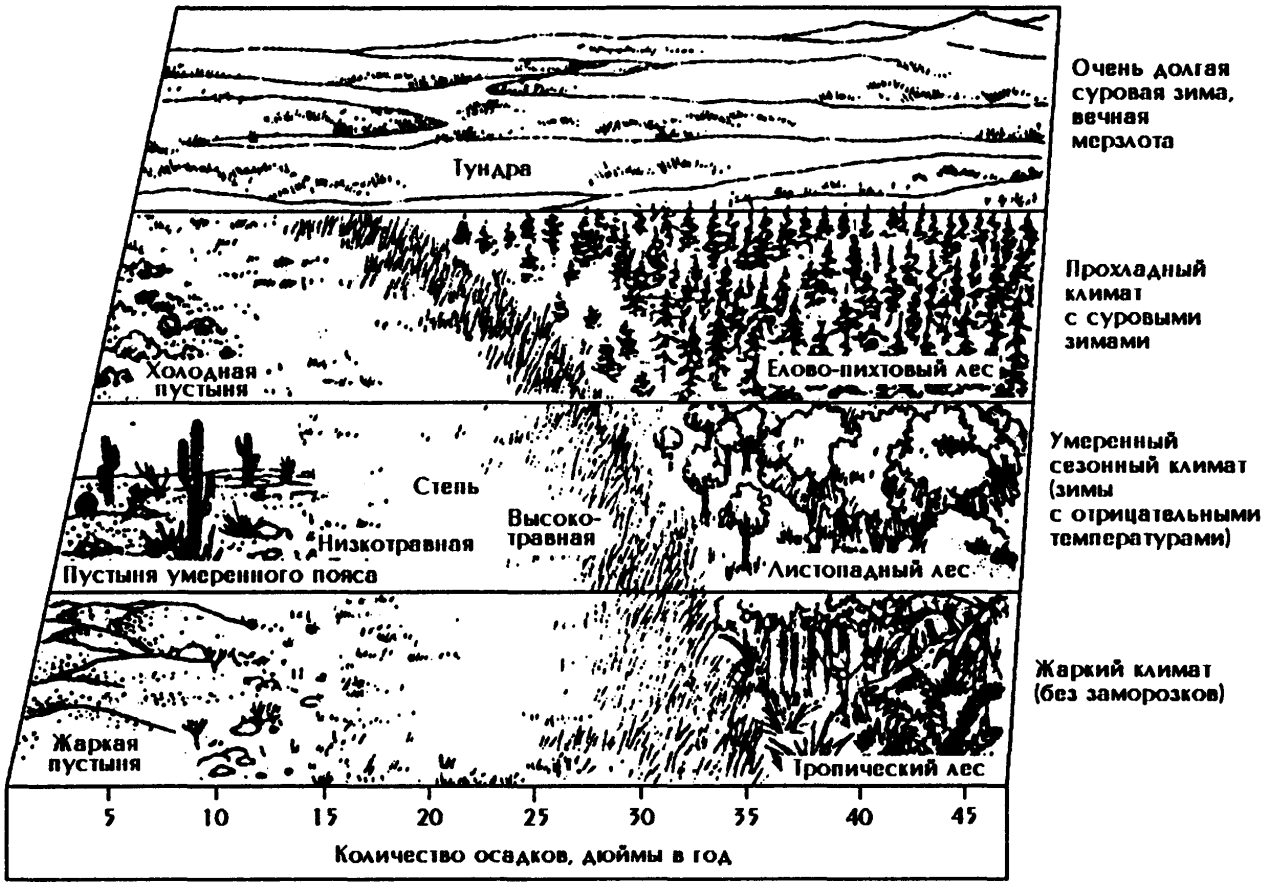


Рис. 290. **Абиотические факторы и основные биомы. Влажность обычно главный фактор, определяющий тип биома. Например, при достаточно большом количестве осадков, как правило, развивается лесная растительность; температура при этом будет определять тип леса. Точно так же обстоит дело со злаковниками и пустынями. Смена типов растительности в холодных регионах происходит при меньших годовых суммах осадков, так как при низких температурах меньше воды теряется на испарение. Температурный фактор становится главным только в очень холодных условиях с вечной мерзлотой.**

Организмы в экосистеме связаны общностью энергии и питательных веществ (рис. 291).

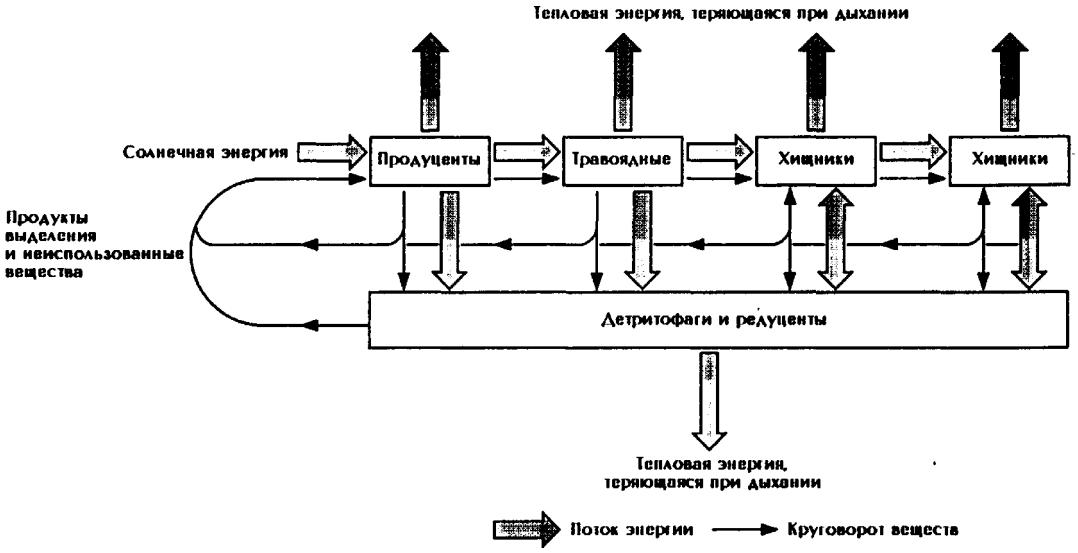


Рис. 291. **Поток энергии и круговорот веществ в типичной пищевой цепи. Обратите внимание на существование двух путей обмена между хищниками, с одной стороны, и детритоядными и редуцентами, с другой. Последние питаются мертвыми хищниками, хищники могут питаться живыми детритоядными.**

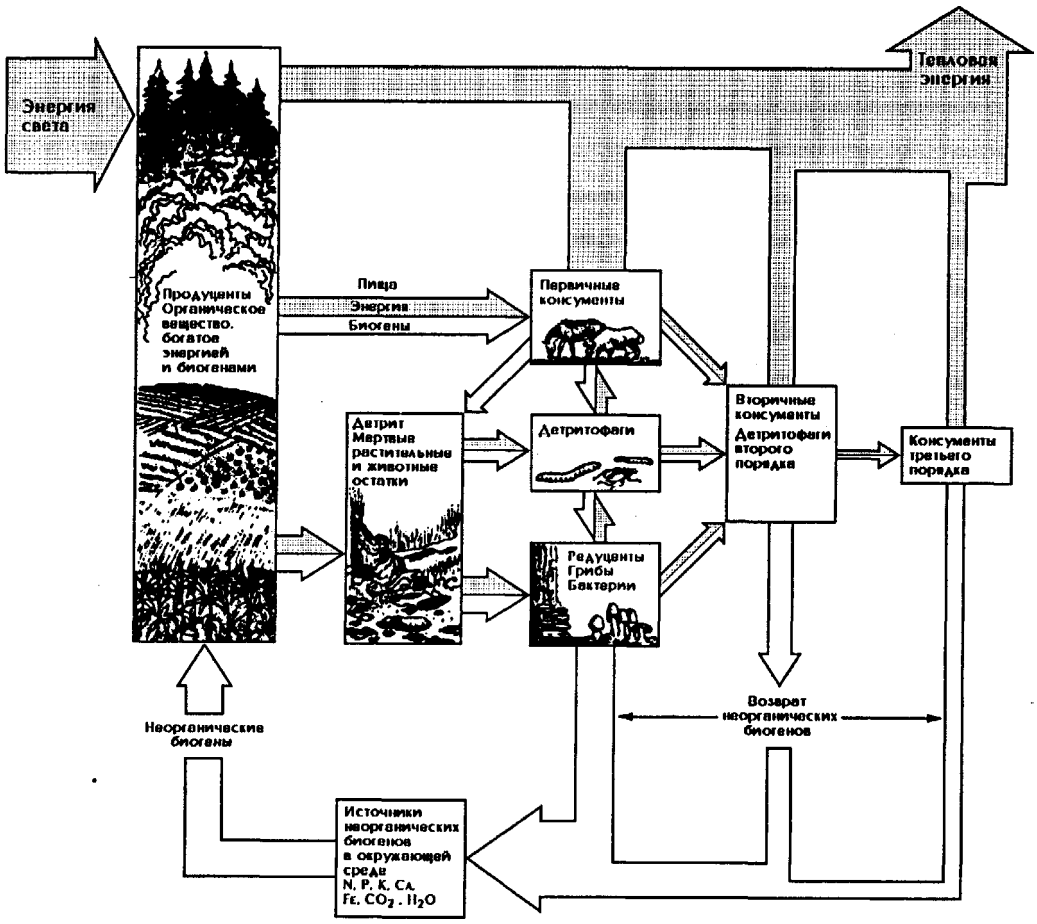


Рис. 292. **Круговорот биогенов в экосистемах и поток энергии через них. Если расположить организмы в соответствии с их пищевыми взаимоотношениями, указав для каждого из них "вход" и "выход" энергии и биогенов, станет очевидно, что биогены непрерывно рециклизируются внутри экосистемы, а поток энергии проходит через нее.**

В естественных экосистемах постоянно осуществляется круговорот неорганических биогенов, или биогенных элементов: N, P, K, Na, C, Ca, Fe и др. (рис. 292). Биогенными называют химические элементы, входящие в состав клеток живых организмов и имеющие определенное биологическое значение. Одни из них обязательны для всех, другие свойственны определенным группам живых существ. В наибольшем количестве в живом веществе содержится O, C, H, N. Они вместе с S, P играют важнейшую роль в построении биосистемы, так как входят в состав таких важных соединений, как белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, липиды. Остальные элементы также важны для нормального функционирования организма. Микроэлементы входят в состав ферментов, витаминов, гормонов. Например, кобальт стимулирует кроветворение, участвует в синтезе белков и в регуляции углеводного обмена.

Содержание некоторых элементов в организме определяется их видовой принадлежностью, условиями обитания, качеством пищи. При недостаточном или избыточном поступлении необходимых элементов в организм могут наблюдаться нарушения функционирования органов и возникать заболевания - биохимические эндемии - у растений, животных и человека. Например, увеличение щитовидной железы (эндемический зоб) у человека и животного может быть вызвано недостаточностью йода в воде, почве, продуктах питания; недостаток фтора понижает устойчивость зубов к кариесу, а его избыток при длительном поступлении в организм способствует развитию хронического заболевания (флюороза), связанного с накоплением элемента в костях с последующей их деформацией, а также в тканях зубов с образованием пятен на зубной эмали. Марганец (Mn) в малых количествах стимулирует процесс кроветворения, а в больших - угнетает его.

Организмы получают биогенные элементы из внешней среды в усвояемой форме, включают в состав тела и в последующем возвращают во внешнюю среду. Запасы биогенных элементов в природе небезграничны. Возвращение их во внешнюю среду обязательно. Круговорот веществ в экосистеме обеспечивается наличием функционально различных групп организмов: продуцентов, консументов, редуцентов. Их совокупная деятельность создает на Земле неорганическую среду, необходимую для существования живого. В природе в рамках круговорота биогенных элементов происходит использование естественных ресурсов и избавление от отходов, превращение их в форму, вновь доступную для автотрофных организмов, что предполагает первый принцип функционирования экосистем.

Большое значение всех живых организмов определено их, способностью:

• аккумулировать и трансформировать солнечную энергию;

• размножаться и этим обеспечивать непрерывность своей деятельности, результаты которой накапливаются;

• совершать химические реакции с такой скоростью, которая во много раз превышает скорость реакции в неживой природе.

Поддержание жизнедеятельности организмов и круговорот веществ в экосистемах возможен только за счет постоянного притока энергии, что является вторым принципом функционирования экосистемы. Вся жизнь существует за счет энергии солнечного излучения, которое переводится фотосинтезирующими организмами в химические связи органических соединений. Гетеротрофы получают энергию с пищей. Все живые существа являются объектами питания других и связаны между собой энергетическими отношениями.

Пищевые связи в сообществах - это механизмы передачи энергии от одного организма к другому. Питательные вещества первоначально происходят из абиотического компонента системы, в которой возвращаются либо в качестве отходов жизнедеятельности, либо после гибели и разрушения организмов. В экосистеме происходит постоянный круговорот питательных веществ, в нем участвуют живые и неживые компоненты.

Внутри экосистемы органические вещества, содержащие энергию, создаются автотрофными организмами и служат пищей для гетеротрофных. Например, животные поедают растения. Эти животные могут быть съедены другими животными, и таким путем происходит перенос энергии через ряд организмов. Такая последовательность называется пищевой цепью, каждое звено - трофическим уровнем (рис. 293).

Рис. 293. **Три термина, описывающие перенос питательных веществ и энергии в экосистеме. Каждый из обозначенных стрелками путей от основания к вершине представляет собой пищевую цепь. Взаимосвязанные пищевые цепи образуют пищевую сеть. Разные этапы переноса - трофические уровни.**

6.1.8. ТРОФИЧЕСКИЕ УРОВНИ

Первый трофический уровень занимают автотрофы - зеленые растения, способные к фотосинтезу (первичные продуценты). Из неорганических веществ и

воды, получаемых из почвы, используя энергию солнца, растения синтезируют сложные органические вещества. Фотосинтезирующие растения продуцируют пищу для всех остальных организмов экосистемы.

Растения усваивают лишь 0,5% (1%) лучевой энергии от того количества, которое достигает Земли. Отсюда очевидна избыточность солнечной энергии на нашей планете. Эта энергия экологически чистая. Она высвобождается при ядерных реакциях, идущих в недрах Солнца, но радиоактивное ее загрязнение остается в 150 млн. км от Земли.

Таким образом, естественные экосистемы функционируют за счет экологически чистой, следовательно, не загрязняющей среду солнечной энергии, количество которой относительно постоянно и избыточно.

Все остальные организмы, потребляющие готовые органические вещества как источник пищи и энергии, называются консументами.

Организмы второго трофического уровня называются первичными консументами.

Животных, питающихся только растениями, называют фитофагами. Они растительноядны, например, грызуны, копытные (лошади, овцы, крупный рогатый скот).

В водных экосистемах к травоядным формам относят моллюсков (брюхоногих). К первичным консументам можно отнести паразитов растений.

Третий трофический уровень занимают вторичные консументы, которые питаются травоядными животными. Их называют плотоядными. Виды животных, употребляющих в пищу как растения, так и животных, относят к всеядным.

Животных, поедающих консументов второго порядка, называют консументами третьего порядка. Консументы второго и третьего порядка могут быть хищниками или паразитами. Хищники охотятся за жертвой, убивают ее и съедают.

Хищники первого порядка нападают на травоядных животных, второго порядка - охотятся на более слабых хищников. Хищники, способны переключаться с одной добычи на другую, более многочисленную и доступную в данный момент. Взаимоотношения между популяциями хищника и жертвы разнообразны и сложны (рис. 294). Хищничество относится к биотическим факторам. Это один из видов межвидовых взаимоотношений, определяющих регуляцию численности организмов. Колебания численности жертвы могут быть связаны с изменением количества пищевых ресурсов, а колебания численности хищников следуют за циклическими изменениями популяций жертв. Например, заяц - беляк питается кончиками побегов кустарников в лесах Северной Америки, что приводит к объеданиям кустов. У растений вследствие этого начинают отрастать побеги с высоким содержанием ядовитых веществ, делающих эти побеги непригодными для поедания зайцами. Происходит колебание численности зайцев, приводящее к колебаниям численности хищников (рыси) [Риклефс, 1979].

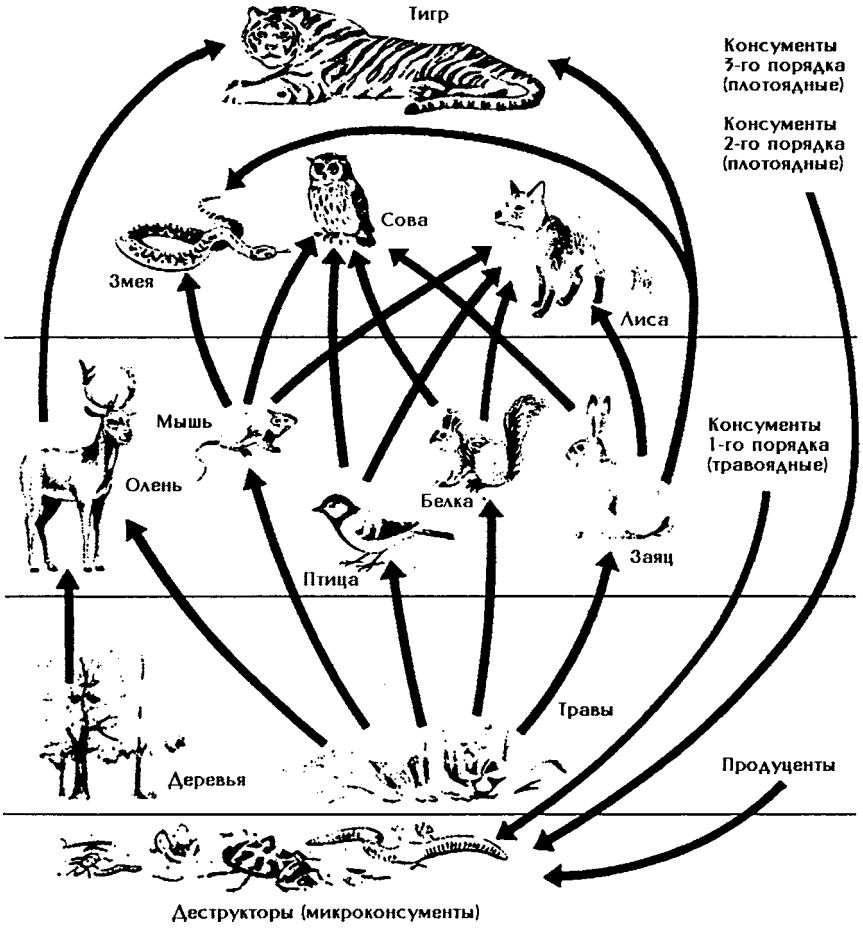


Рис. 294. **Пример пищевой сети и направление потоков вещества.**

Хищники уничтожают ту часть популяции, которая оказывается более слабой в конкуренции за территорию. Обновление популяции жертвы происходит быстрее, так как быстрый рост ведет к более раннему участию особей в размножении. Потребление пищи жертвами увеличивается (быстрый рост может происходить при более интенсивном питании).

Количество энергии, заключенное в пище и проходящее через популяцию быстрорастущих организмов, также возрастает. Таким образом, воздействие хищников увеличивает скорость потока энергии в экосистеме. Хищники часто нападают на слабых, больных животных. Среди жертв выживают наиболее сильные и выносливые. Так, например, норка уничтожает больных и старых ондатр. На взрослых животных, занимающих прочное положение на своем участке, норки не нападают.

В трофических пищевых цепях хищников плотоядные животные оказываются крупнее на каждом следующем трофическом уровне. Примером пищевых цепей могут быть следующие:

нектар цветов → муха → паук → землеройка → сова

или

сок розового куста → тля → божья коровка → паук → насекомоядная птица →

→ хищная птица

Важная группа консументов - паразиты, живущие за счет питания тканями или соками другого организма (хозяина), тесно связанных в своем жизненном цикле. Паразитизм - одна из форм межвидовых отношений, относится к биотическим факторам. Паразиты причиняют вред хозяину, но редко приводят к быстрой его гибели. Паразиты могут обитать временно или постоянно в теле или на поверхности тела хозяина, поэтому они обычно мельче хозяина. В результате естественного отбора паразиты достигли узкой специализации и тесно связаны со своими хозяевами (рис. 295).

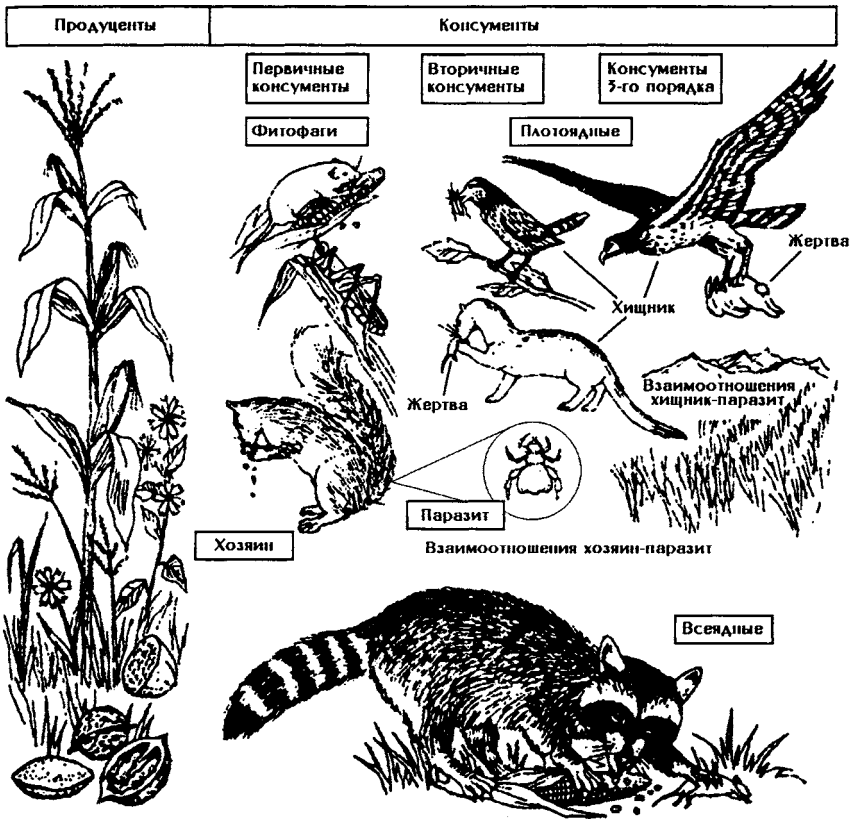


Рис. 295. **Основные пищевые связи между организмами.**

Паразиты могут принимать участие в регуляции численности популяций хозяев (на этом основаны биологические методы борьбы). Иногда они определяют направленность микроэволюционных процессов (например, у некоторых групп населения Африки как реакция на действие возбудителя малярии может сохраняться ген серповидно - клеточной анемии). Можно привести цепь питания, включающую паразитов например: кукуруза (продуцент) → мышь полевая (первичный консумент, фитофаг) → ласка (вторичный консумент, хищник) → клещ (временный паразит) → беркут (третичный консумент, хищник).

Взаимоотношения между организмами одного и того же вида (внутривидовые) или разных видов, соревнующихся за одни и те же ресурсы (пища, место под солнцем) внешней среды при их недостатке, называют конкуренцией (рис. 296).

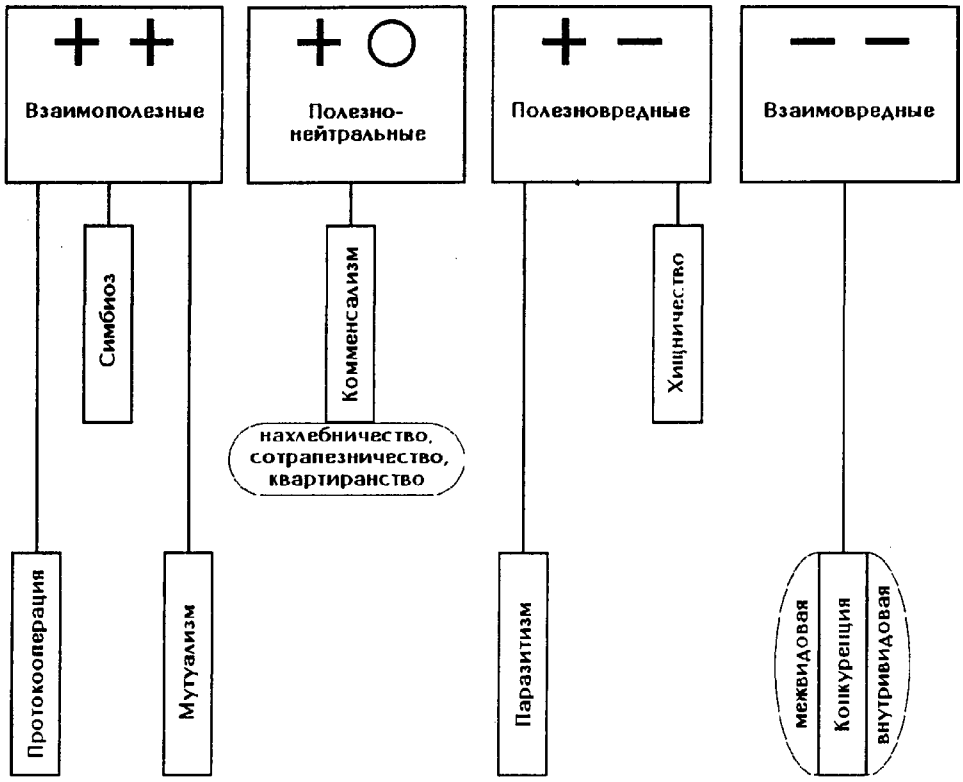


Рис. 296. **Основные типы экологических взаимодействий.**

При высоких плотностях популяции интенсивная внутривидовая конкуренция снижает наличие ресурсов, тем самым регулирует численность популяции. Например, падальные мухи, первыми поедающие падаль, откладывают яйца, и большая часть вышедших из яиц личинок бывает обеспечена достаточным количеством пищи. Личинкам, вылупившимся позже, пищи может не хватать, и они погибнут.

При недостатке ресурсов или переуплотнении популяции возникает крайняя форма внутривидовых взаимоотношений - каннибализм (поедание особей своего вида). Он наиболее развит у хищных животных (волки, рыси) и рыб (щука, окунь).

Межвидовая конкуренция наблюдается между особями разных видов, использующих одни и те же факторы среды, количество которых недостаточно для всех потребителей. Один из двух видов с одинаковыми экологическими потребностями, как правило, вытесняет другой. Например, серая крыса в городах Европы вытеснила другой вид крыс того же рода - черную, которая теперь живет в лесных и пустынных районах. Серая крыса более крупная, агрессивная и поэтому победила черную.

В результате межвидовой конкуренции могут ужиться лишь те виды; которые смогли занять другую экологическую нишу. Например, насекомоядные птицы, кормящиеся на деревьях, избегают конкуренции друг с другом за счет разного характера поиска. Зимой большие синицы ищут корм на деревьях, в кустах, на пнях, на снегу, а синицы - гаички - на крупных ветвях.

Конкуренция между видами, нуждающимися в одних и тех же ресурсах, определяет организацию каждого трофического уровня и тем самым способствует регулированию структуры и функции экосистемы.

В структуре экосистемы преобладают взаимоотношения, при которых один из видов извлекает пользу, а другому наносится вред. Но виды могут вступать в нейтральные или взаимовыгодные отношения (рис. 297, 298). Симбиоз (от греч. *sym* - вместе) - тесное сожительство двух и более организмов разных видов - приносит пользу (клубеньковые бактерии на корнях бобовых). Самый простой тип симбиотических связей - протокооперация (первичное сотрудничество). При этой форме совместное существование выгодно для обоих видов, например, опыление пчелами луговых растений. При таком взаимодействии отсутствует необходимая тесная связь конкретной пары партнеров.

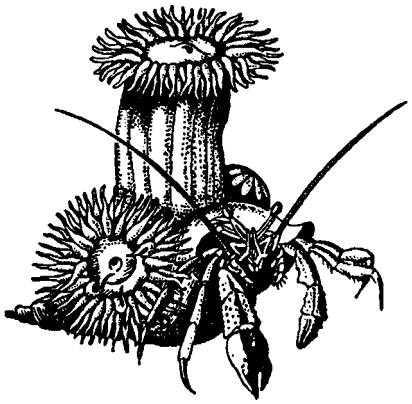


Рис. 297. **Симбиоз рака - отшельника и актинии.**

Рис. 298. **Лишайник - симбиоз гриба (*1*) и водоросли *(2).***

Мутуализм (от лат. *mutuus* - взаимный) - форма симбиоза, при которой существуют взаимовыгодные отношения, и ни один партнер не может существовать без другого, например, термиты и живущие в их кишечнике жгутиконосцы, способны переваривать поглощаемую термитами клетчатку, которую иначе организм насекомых не может усвоить.

Формы взаимодействия, при которых один вид получает преимущество, не принося вред и пользу другому, называют коменсализмом. Например, собаки могут переносить семена репейника на определенные расстояния, не нанося вреда и не получая пользы.

Одним из вариантов коменсализма может быть нахлебничество - потребление остатков пищи хозяина, например, взаимоотношения льва и гиены.

Сотрапезничество - потребление разных веществ из одного и того же ресурса. Например, таковы взаимоотношения между различными видами почвенных бактерий - сапрофитов, перерабатывающих разные органические вещества из перегнивших растительных остатков.

Квартирантство - использование одних видов другими в качестве жилища (рис. 299), например, в гнездах птиц и норах грызунов обитает много видов членистоногих.

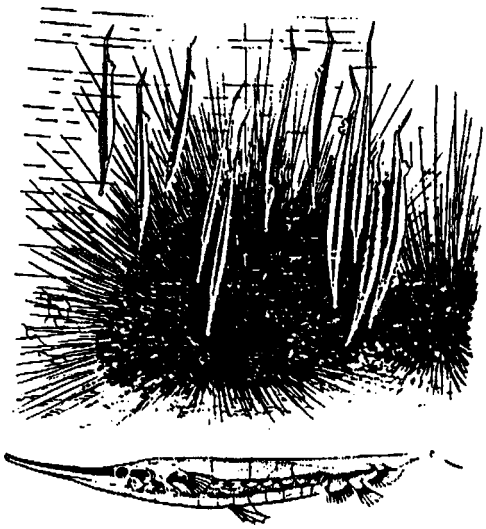


Рис. 299. **Квартирантство. Кривохвостки (отряд колюшкообразных) среди игл морских ежей.**

Нейтрализм - форма биотических отношений, при которых сожительство двух видов на одной территории не влечет ни положительных, ни отрицательных последствий. Виды не связаны друг с другом непосредственно, но зависят от состояния сообщества в целом. Например, белки и лоси обитают в одном лесу, не контактируя друг с другом.

Взаимодействие, при котором один из двух видов влияет на другой отрицательно, сам не получая при этом ни вреда, ни пользы, называют аменсализмом. Такая форма взаимодействия встречается у растений, например, в еловом лесу светолюбивые травы страдают от затемнения, а самим деревьям это безразлично.

6.1.9. ПИЩЕВЫЕ ЦЕПИ И СТРУКТУРА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПИРАМИДЫ

Существуют два типа пищевых цепей - пастбищные и детритные. В пастбищных цепях первый трофический уровень занимают фотосинтезирующие организмы (зеленые растения), второй - пастбищные животные (травоядные), третий - хищники.

Тела погибших растений и животных содержат энергию и пищевой материал. Эти органические остатки при гниении разлагаются микроорганизмами -

сапрофитами (бактериями и грибами). Такие микроорганизмы называются редуцентами. Они выделяют пищеварительные ферменты на мертвые остатки и отходы жизнедеятельности и превращают их в минеральные соединения, доступные автотрофным организмам (продуцентам).

Цепи, которые начинаются с отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных, называют детритными цепями разложения.

Мертвые растительные и животные остатки, например, гниющие травы, называют детритом. Многие мелкие животные питаются им, ускоряя процесс разложения. Таких консументов называют детритофагами, например, грифы, земляные черви, раки, муравьи, жуки и т.д. Детритофагами могут питаться другие организмы. Например, цепь питания, включающая детритофагов:

листовая подстилка → дождевой червь (детритофаг) →
→ черный дрозд → ястреб

Количество энергии в экосистемах, идущей от солнечного света через растения и животных, определяет общую численность организмов и их биомассу. По мере переноса энергии с одного уровня на другой происходит уменьшение количества энергии - третий принцип функционирования экосистемы. В каждой цепи питания организмы последующих трофических уровней способны использовать лишь 5 - 15% энергии поступившей биомассы на построение вещества своего тела. Остальная энергия превращается в теплоту или рассеивается, не усваиваясь.

Общую массу организмов (их биомассу) на каждом трофическом уровне можно измерить, собирая или отлавливая и взвешивая животных и растения. Выяснено, что на каждом трофическом уровне биомассы на 90 - 99% меньше, чем на предыдущем (рис. 300, 301). Допустим, биомасса продуцентов на участке 0,4 га составляет 10 тонн, биомасса фитофагов на той же площади равна 100 кг, а плотоядных видов не более 10 кг. Графически можно изобразить в виде пирамиды массы:

Рис. 300. **Упрощенная пирамида чисел, показывающая отношения между плотоядными, растительноядными (фитофагами) и растительными организмами (орел - змеи - лягушки - кузнечики - злаки).**

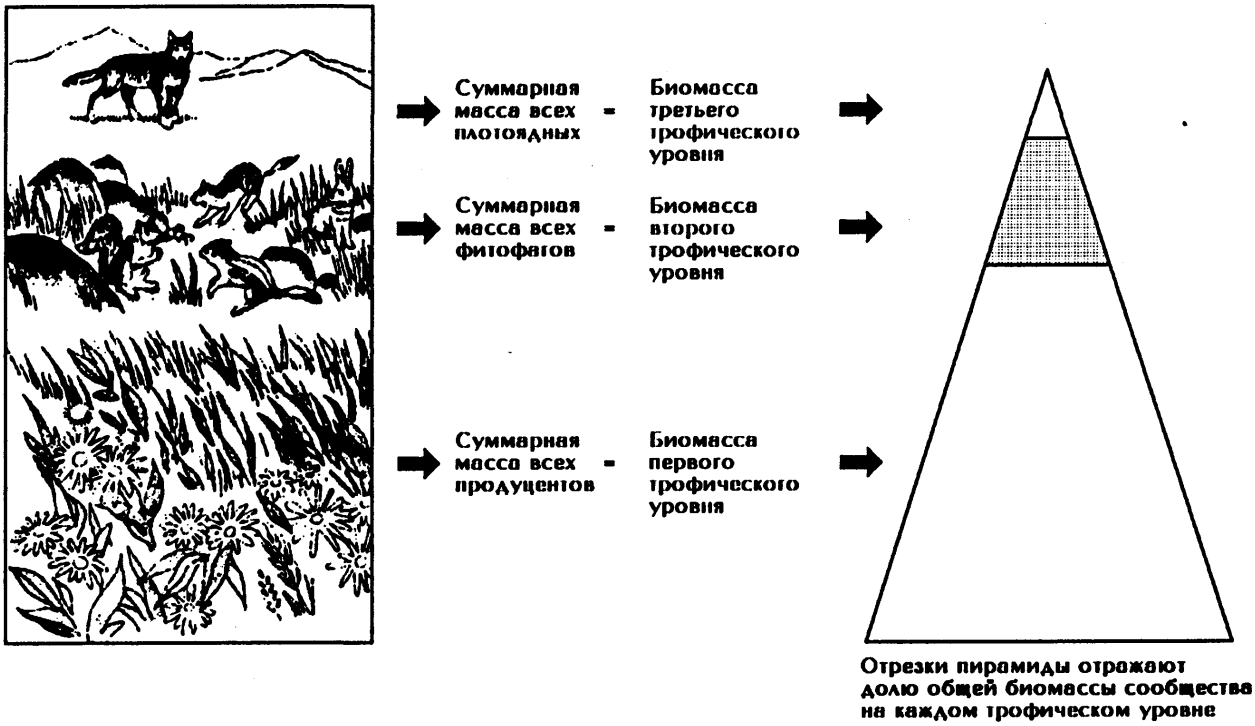


Рис. 301. **Пирамида биомассы. Ее количество на разных трофических уровнях.**

Причины резкого снижения биомассы при повышении трофического уровня заключаются в том, что большая часть потребляемой пищи используется организмами для получения энергии, а меньшая - на формирование тел консументов.

Ни один организм не существует вне связи с другими и может жить только при взаимодействии с окружающими в рамках экосистемы. Устойчивая экосистема - - основное условие жизни на Земле.

6.2. МЕДИКО - БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ АНТРОПОГЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК СРЕДЫ

6.2.1.ЭКОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

Экология человека (антропоэкология) - комплексная наука, изучающая воздействие человека как биосоциального существа со сложным многокомпонентным окружающим миром, с постоянно усложняющейся динамической средой обитания. Термин "экология человека" введен американскими учеными Р.Парком и Э.Бюргессом в 1921 г. В нашей стране планомерные исследования в области экологии человека начались в 70-х годах XX столетия.

Задача экологии человека - установление закономерностей производственно - экономического, целевого освоения и преобразования разнообразных географических ландшафтов под воздействием социальной деятельности человека, изучение естественных законов сохранения и развития здоровья людей в ходе такого освоения.

Развитие человека на Земле было связано с изменением окружающей среды. На современном этапе этот процесс значительно ускорился под влиянием целого ряда антропогенных факторов.

Экология человека - это область исследования, охватывающая такие факторы внешней среды (естественной и искусственной), живой и неживой природы как видимые, так и "невидимые", которые могут повлиять на биологию и здоровье человека сейчас или в отдаленном будущем.

6.2.2. ПОНЯТИЕ О ЧЕЛОВЕЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Популяция человека - это сообщество людей, длительное время занимающих определенную территорию с экологически сходными условиями и объединенных единством происхождения, что выражается в общности наследственных качеств. Внутри популяции браки заключаются чаще, чем с членами других популяций. Это обеспечивает поддержание генофонда. При сохранении в его пределах генетической гетерогенности, резерва наследственной изменчивости обеспечивается приспособляемость популяции к факторам среды. С развитием человечества, с возникновением социальных отношений в обществе, популяция человека включается в систему специфических для людей социальных структур. Популяция человека в этих условиях зависит от природных и социальных факторов и оказывает на них влияние.

Человеческие популяции сильно различаются как по численности, так и по характеру организации. Популяции численностью 1500 - 4000 человек называют демами, популяции численностью до 1500 человек - изолятами. Для демов и изолятов типичен относительно низкий прирост населения: для демов - 20%, для изолятов - не более 25% за поколение.

Вид *Homo sapiens* представляет сеть популяций, существующих в самых

разнообразных условиях обитания. Человеческие популяции политичны как по своим характерным признакам, так и в отношении экологической взаимосвязи популяций.

На начальных этапах человеческой истории на основе сложных взаимоотношений между смежными популяциями начали образовываться человеческие расы.

В экологическом смысле раса - более или менее искусственное понятие, основанное для многих популяций на выделении их из различных экосистем и объединении на основе общности или частоты появления некоторого числа физиологических признаков.

Расы человека исторически сложились как совокупность близких популяций, связанных единством происхождения, изначально обитающих в сходных условиях и обладающих определенной генетически обусловленной устойчивостью. Люди разных рас по всем основным биологическим и психологическим особенностям близки друг другу и принадлежат к одному виду - человек разумный.

По мере развития экономического, социального и биологического взаимодействия, усиления миграционных процессов возникают сообщества людей с разнообразным сочетанием расовых признаков, а нередко наблюдается стирание расовых различий.

6.2.3. ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА И РЕАКЦИЯ ЧЕЛОВЕКА НА ЕЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ

Окружающая человека среда состоит из четырех неразрывно взаимосвязанных компонентов:

- собственно природной среды;
- среды, созданной агротехникой;
- искусственной среды;
- социальной среды.

Природная среда, окружающая человека, - это факторы естественного происхождения, обладающие свойствами самоподдержания и саморегуляции без постоянного корректирующего воздействия со стороны человека. К числу этих факторов можно отнести магнитное и гравитационное поля, химический и динамический характер атмосферы, влажность воздуха земной поверхности, химический состав вод, наличие или отсутствие воды, химический, физический и механический характер поверхности земли (равнины, горы, холмы), состав биологической части экосистемы (растительность, животный мир, микробы), сочетание непахотных сельскохозяйственных земель с естественными экосистемами, землетрясения, наводнения, ураганы, природно-очаговые заболевания, плотность населения и взаимовлияние самих людей как биологический фактор и др. Из площади суши 48 051 840 км^2 около 1/3 не несет видимых следов пребывания человека. Например, в Антарктиде почти 100%, в Северной Америке - 37,5%, в СССР - 33,6%, в Африке - 27,5%, в Европе - 2,8%

суши. Природная среда сохранилась там, где она была недоступна людям для успешного преобразования.

Среда, связанная с агротехникой, - это все модификации природной среды, искусственно преобразованные людьми, которые постепенно разрушаются без регулярного воздействия со стороны человека. Это пахотные земли, грунтовые дороги, внешние пространства населенных мест с его природными характеристиками и внутренней структурой (постройки, заборы, зеленые полосы, пруды и др.), зеленые насаждения (газоны, бульвары, сады парки). Все эти образования имеют природное происхождение, представляют собой видоизмененную человеком природную среду. Сюда можно отнести домашних животных и домашние растения.

Третья среда - искусственный мир, созданный человеком, не имеющий аналогов в живой природе, чуждый природе и без непрерывного обновления немедленно разрушающийся. К этой среде можно отнести асфальт, бетон современных городов, внутреннее пространство мест жизни и работы, транспорта и предприятий сферы обслуживания, технологическое оборудование, мебель, всю культурно - архитектурную среду.

Социальная среда - культурно - психологический (информационный, политический) климат, сознательно или бессознательно создаваемый для личности, социальных групп, человечества в целом самими людьми и слагающийся из влияния людей друг на друга в коллективах непосредственно и с помощью изобретенных ими средств материального, энергетического и информационного воздействий.

Все факторы каждой среды тесно взаимосвязаны между собой и составляют объективные и субъективные стороны и "качества среды жизни".

Расширяя хозяйственную и производственную деятельность, изыскивая новые сырьевые и энергетические ресурсы, человек освоил огромные площади и проник в недоступные для проживания районы. В условиях нового местожительства его организм нередко испытывает большое напряжение под давлением жестких факторов среды. В иные, отличные от обычных, условия попадает человек при выполнении работы в специфической среде: шахты, подводные сооружения, горячий и холодный цех и т.д. Знание реакций организма на те воздействия, которым он подвергается, имеет большое значение для медицины.

Взаимодействие организма со средой происходит в двух направлениях. Одно связано с биохимическими изменениями в организме человека, которые обусловлены требованиями среды или возникают в процессе воздействия человека на среду. Индивидуальные реакции мужского, женского и детского организма отличаются от реакций всей группы в целом. Индивидуальные реакции в первую очередь носят физиологический характер: в силу общего соматического свойства физиологической приспособляемости, организм может приобрести адаптацию, акклиматизироваться или выработать иммунитет к самым разнообразным внешним факторам - алиментарным, климатическим, патологическим.

Приспособляемость - свойство вида: все представители вида *Homo sapiens* способны проявлять необходимую пластичность реакций в ответ на изменение внешних условий.

Второе направление - это биологические реакции, специфические для данного индивидуума и определяемые данным частным генотипом. Такие реакции и признаки могут быть свойственны лишь немногим индивидуумам; иногда они гарантируют особые преимущества целым популяциям (как, например, узкий нос у жителей холодных и засушливых стран). Появление приспособительных признаков, выработка их в процессе естественного отбора сыграли важную роль в эволюции первых гоминид.

6.2.4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ НА УРОВНЕ ОРГАНИЗМА

Человек со дня рождения до смерти находится под воздействием меняющихся условий среды (суточные и сезонные ритмы, производственные отношения, смена труда и отдыха и т.д.). Эти изменения будут еще более существенными и ощутимыми, когда меняется род занятий, образ жизни, местожительство с перемещением в районы с отличным от прежнего климатом и другими физико-химическими характеристиками. Не остаются одинаковыми потребности человека на разных этапах его индивидуального развития. В ответ на варьирующие условия среды на каждом отрезке жизни организм отвечает функциональными перестройками, направленными на оптимизацию его жизнедеятельности. Процесс приспособления организма к условиям среды называется адаптацией.

Физиологическая адаптация - достижение организмом в новых условиях устойчивого гомеостатического состояния, при котором обеспечивается согласованная работа всех функциональных систем, поддерживается нормальная жизнедеятельность и трудовая активность человека, способность его к воспроизведению здорового потомства.

Сдвиги, происходящие в организме в процессе физиологической адаптации, затрагивают все уровни его организации: от молекулярно - субклеточного до организменного. Закалка и тренировка организма повышают его функциональные резервы, раздвигают границы существования. Амплитуда колебания условий не может быть беспредельной; ограничены и функциональные возможности человека.

Наиболее комфортные условия для организма создаются при оптимальном значении воздействующих на него природных и социальных факторов. Это среда, идеальная для каждого человека. Биологическая сущность человека, как и популяции в целом, сформировалась в процессе длительной эволюции в конкретном районе Земли, со свойственными этому району климатическими и геохимическими условиями. Выработались генетически устойчивые механизмы адаптации к конкретному набору факторов. В условиях, где гармонично сочетаются природные и социальные факторы в полной мере раскрываются способности человека, осуществляется их реализация в трудовой деятельности, сохраняется его

здоровье и жизнь продлевается на многие годы. Организм и среда сосуществуют в единстве. Средой для каждого отдельного индивида и коллектива являются и окружающие их люди. Форма и характер поведения каждого члена общества - это важнейший фактор в обеспечении полноценной жизни не только отдельной личности, но и средство к достижению устойчивости популяции и человечества в целом. При отклонении от оптимальных условий в ту или иную сторону биологическая и социальная активность человека снижается; в условиях крайнего отклонения от оптимума (и тем более за пределами минимума и максимума) даже одного из жизнеобеспечивающих факторов организм не сможет существовать.

6.2.4.1. ОБЩИЙ АДАПТАЦИОННЫЙ СИНДРОМ

В ответ на действие значительных по силе и продолжительности внешних и внутренних раздражителей организм отвечает защитными реакциями, направленными на восстановление нарушенного равновесия. Этот процесс называют "общим адаптационным синдромом" [Селье, 1936]. Факторы, вызывающие адаптационный синдром, - резкое изменение температуры, большая мышечная нагрузка, физическая и психическая травма и тому подобное - называют стрессорами, а состояние организма, вызванное тем или иным стрессором или их совокупностью, - стрессом (от англ. *stress* - напряжение). Стрессовое состояние может завершиться повышением устойчивости организма к вызвавшему его фактору или может окончиться гибелью человека, если действие раздражителя велико по силе и продолжительности, а резервы организма оказываются недостаточными, чтобы противостоять стрессу.

Сохранение организмом способности к нормальному функционированию, несмотря на продолжающееся воздействие фактора, к которому сформировалась адаптация, называют критерием адаптации.

6.2.4.2. АДАПТИВНЫЙ ТИП

Эволюционно возникший тип организмов, приспособленный к условиям среды, с выраженными изменениями их внешних и внутренних особенностей называют адаптивным типом. Адаптивный тип не зависит от расовой и этнической принадлежности популяции.

К комплексам признаков адаптивных типов относят показатели костно-мускульной массы тела, количество иммунных белков сыворотки крови человека. Эти элементы повышают общую сопротивляемость организма к неблагоприятным условиям среды.

Одним из результатов приспособления человека к окружающей среде является изменение размеров тела и веса. Установлено, что средний вес жителя северной Финляндии равен 69,3 кг, монголов, проживающих в более южных

широтах, - 63,9 кг, испанцев - 59,4 кг, коренного населения тропического Вьетнама - 50,4 кг. Бушмены, живущие в пустыне Калахари, имеют вес 40 кг и менее. Ученые считают, что крупному человеку легче переносить холод, по сравнению с теми, кто имеет малый рост и вес. Чем крупнее организм, тем медленнее происходит охлаждение и наоборот.

Специфические признаки отличаются разнообразием и связаны с преобладающими условиями в данном месте обитания, например, жизнь в странах с жарким или холодным климатом.

Выделяют шесть адаптивных типов человека: тропический, высокогорный, арктический, континентальный, пустынный, умеренного пояса.

6.2.4.3. АККЛИМАТИЗАЦИЯ

Привыкание живых организмов к новым климатическим условиям, в которые они попадают в результате переселения, называют акклиматизацией.

Акклиматизация осуществляется при помощи морфологических, физиологических, биохимических, биофизиологических и поведенческих реакций, сочетающихся между собой. Это сложный процесс, зависящий не только от климатических, но и от экологических, гигиенических и психологических факторов.

Выделяют несколько фаз акклиматизации:

• ориентировочная - для нее характерна общая заторможенность, снижение газообмена, кровообращения, работоспособности при комфортных условиях среды;

• высокая реактивность - стимуляция физиологических функций. Она выражается в нервно - психической возбудимости, повышении основного обмена, тонуса симпатической нервной системы, активации эндокринной, сердечно - сосудистой и дыхательной систем;

• нормализующая фаза - характерен выраженный газообмен при высоком коэффициенте использования кислорода вдыхаемого воздуха, увеличение минутного объема сердца, возрастание выносливости, работоспособности;

• полная акклиматизация наступает после длительного воздействия климатических условий.

Повышение сопротивляемости организма к неблагоприятным условиям достигается рациональным питанием, улучшением режима труда и отдыха.

6.2.4.4. БИОРИТМЫ

В любом явлении окружающей нас природы есть строгая ритмичность - повторяемость процессов, день и ночь, отлив и прилив, зима и лето.

Ритмичность биологических процессов - одно из основных свойств живой материи. Любое биологическое явление, любая физиологическая реакция периодичны. Функциональные системы организма - ритмические системы.

Биологические ритмы - это эволюционная форма адаптации, определяющая выживаемость живых организмов. Выработанная в результате эволюции временная последовательность взаимодействия различных функциональных систем организма с окружающей средой способствует согласованию разных ритмических биологических процессов и таким образом обеспечивает нормальную жизнедеятельность целостного организма.

Нарушение этого согласования приводит к поломке регуляторных физиологических механизмов организма, к возникновению отклонений - болезненных состояний.

Четкий ритм энергетических процессов обеспечивается последовательностью взаимодействия многочисленных физиологических и биохимических реакций.

Точность, с которой каждый организм придерживается свойственного ему ритма, привела к возникновению понятия "биологические часы".

В повседневной жизни человека окружают многочисленные процессы и явления, способствующие наилучшему согласованию ритмов организма с ритмами окружающей среды.

Периодичность жизненных процессов связана со сменой дня и ночи, с чередованием света и темноты, с суточными колебаниями температуры и влажности воздуха, барометрического давления, напряженности электрического и магнитного полей Земли, космического излучения. На ритмические жизненные явления оказывает влияние распорядок нашей производственной и бытовой деятельности.

Важное значение имеет не только регулярное чередование труда и отдыха, сна и бодрствования, но и организация учебного процесса в институте, быта в доме, колебания интенсивности городского шума, освещения улиц, а также совпадение ритма каждого индивидуума с общим ритмом жизни коллектива.

Биологические ритмы выявлены на всех уровнях организации жизни, начиная от простейших биохимических реакций в клетке и кончая сложными поведенческими реакциями.

Каждая клетка, каждый организм имеет свой собственный "рабочий ритм". Рабочие ритмы связаны друг с другом на основе суточного ритма с периодом около 24 часов (циркадный ритм).

Суточные ритмы у живых организмов имеют широкий диапазон проявления (рис. 302). С ними связаны периодические колебания дыхания и температуры тела, сердечной деятельности и картины крови, работа органов пищеварения и выделения. В различное время суток изменяется ощущение боли, способности видеть, запоминать, ощущать вкус и запах, восприимчивость к болезням, чувствительность к шуму, психическим травмам, страху и т.д. Периодическим циклам подчиняются выработка ферментов, время репродуцирования клеток и протекание биохимических процессов, а также процесс размножения, ритмы рождения и смерти.

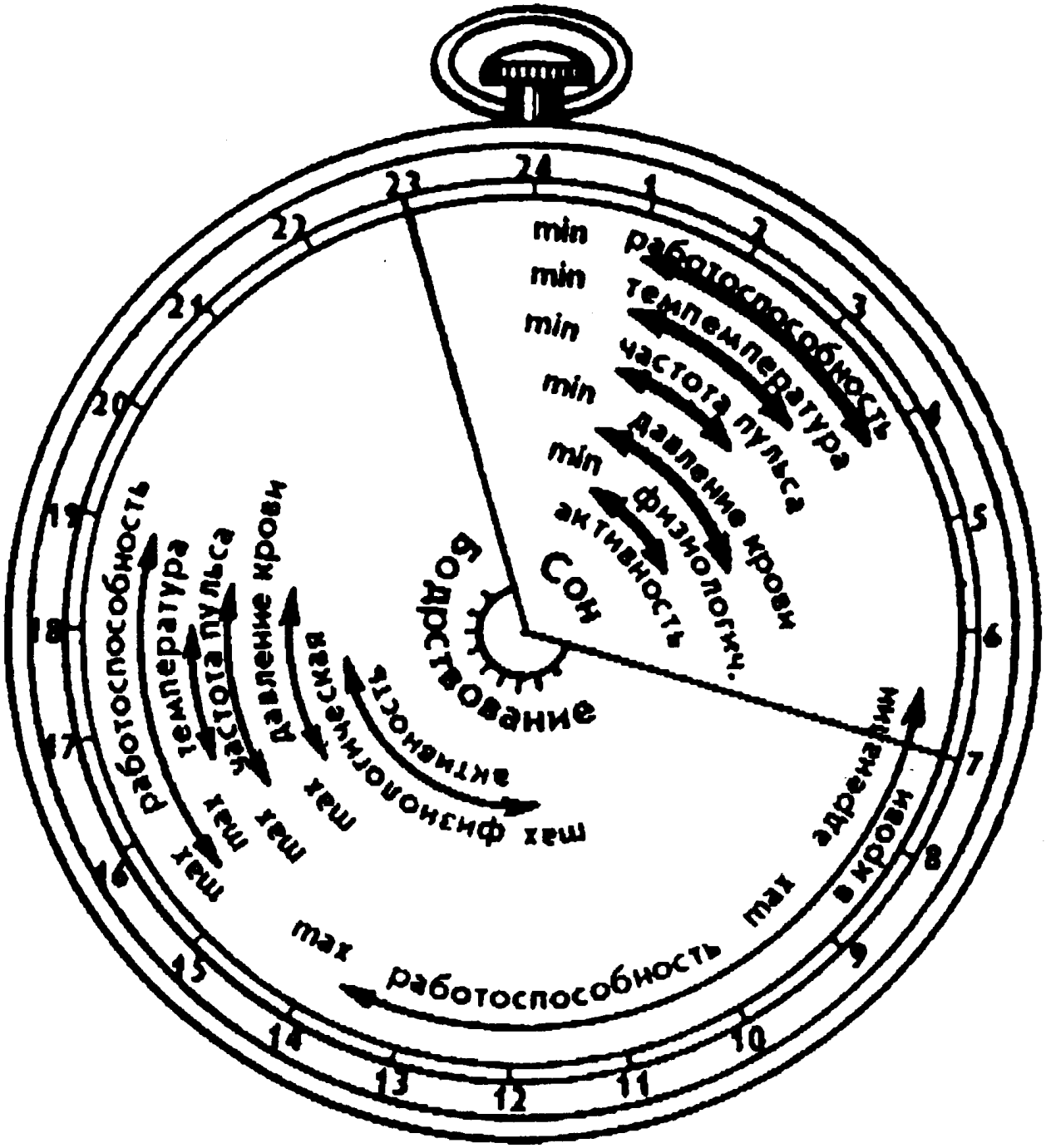


Рис. 302. **Суточная периодизация физиологических функций организма.**

Биологическая значимость смены дня и ночи велика и является частью самих жизненных процессов. Адаптация к смене дня и ночи имеет генетическую основу. Суточный ритм физиологических функций организма наиболее ярко выражен в периодах бодрствования и сна, в необходимости смены периодов активной деятельности и покоя. Во время сна происходит восстановление биоэнергетических ресурсов организма, предохраняющих мозг и другие ткани от истощения.

Сохранение энергетического баланса на определенном уровне в течение

суток обеспечивается за счет ритмических колебаний температуры тела. Суточная динамика температуры тела имеет волнообразный характер с максимальным значением периода близким к 18 часам и самым низким уровнем между 1 часом ночи и 5 часами утра. У человека колебания температуры не превышают 1 градус.

Длительное проживание людей в определенном часовом поясе формирует биологический ритм, соответствующий интенсивности жизненных процессов в течение суток. Быстрый перелет человека в другие часовые пояса, особенно с большой разницей во времени, нарушает биологический ритм. В организме возникают болезненные ощущения: головная боль, перепады кровяного давления, состояние слабости, усталости, расстройство сна и снижается работоспособность.

Полная адаптация к новым биологическим ритмам наступает после длительного пребывания в иных условиях смены дня и ночи.

Для жизнедеятельности организма и его выживания в постоянно изменяющейся окружающей среде требуется координация и регуляция сложных и разнообразных процессов, имеющих место в организме. Некоторые процессы регуляции протекают быстро, в течение долей секунды, другие длятся часами. Они нуждаются в постоянной корректировке, обеспечивающей приспособление - тончайшую связь различных элементов сложной системы между собой и всего их комплекса с окружающей обстановкой.

Бурный технический прогресс, появление сложных видов трудовой деятельности постоянно нарушают "привычный" ритм жизни человека, предъявляя особенно серьезные требования к его нервно - психической сфере. Нервно - эмоциональное напряжение, обусловленное темпами современной жизни, ведет к существенным нарушениям регуляции функций организма человека, прежде всего к нарушению систем, обеспечивающих психофизиологическую стабильность организма, возможность его активного функционирования.

Рассогласование биологических ритмов приводит к неврозам и неврозоподобным состояниям. Нарушение биологических закономерностей жизнедеятельности .человека вызывает неизбежные социальные последствия.

Биологические ритмы необходимо учитывать при лечении и предупреждении различных заболеваний. Например, установлено, что определенную роль в увеличении частоты приступов при стенокардии, гипертонической болезни, бронхиальной астме играет снижение уровня физиологических функций в ночное время. Тромбоз мозговых сосудов, инсульт, инфаркт миокарда чаще возникают ночью.

Причиной более частого возникновения инфаркта миокарда в ночное время является изменение ночью уровня протромбина и других компонентов свертывающей системы крови.

Для успешного лечения больных необходимо учитывать время применения в течение суток различных фармакологических веществ, биостимуляторов, физиотерапии, лечебной физкультуры и т.д.

Экспериментально подтверждено, что в определенное время суток, а именно в 23 часа, организм в 2 раза чувствительнее к гистамину, чем в утренние часы. При введении антигистаминного препарата в 7 часов эффект длится около 14 часов, в при введении в 19 часов - только 6 часов.

На людей с сердечно - сосудистыми заболеваниями один препарат в 4 часа утра действует в 40 раз сильнее, чем в другое время суток. При диабете введение инсулина в 4 часа утра оказывает наиболее сильное действие.

Суточному ритму подчинена работа всего человеческого организма как единой, сложной саморегулирующейся системы. Благодаря этому обеспечивается приспособление к изменяющимся во времени условиям внешней среды (так физиологическая подготовка организма к активной деятельности начинается до пробуждения, а подготовка ко сну - задолго до засыпания).

Самочувствие людей связано также с сезонными ритмами, в формировании которых основное значение имеет обращение нашей планеты вокруг Солнца, смена времен года. По мере этого меняется температура, влажность воздуха, длительность светового дня, интенсивность солнечной радиации и многие другие природные процессы, которые особенно контрастны в умеренных широтах.

С сезонными ритмами связана чувствительность и устойчивость организма к различным внешним воздействиям: ионизирующим излучениям, кислородному голоданию, токсическим веществам, инфекциям. Содержание общего белка в сыворотке крови увеличивается зимой, а летом быстро нарастает усвоение кальция и фосфора. Отмечена неуравновешенность настроения и повышение функций эндокринных желез в переходные сезоны года.

Синхронизация биологических ритмов с природными циклами важна для нормального функционирования организма современного человека и адаптации его к окружающей среде.

6.2.4.5. СПЕЦИФИКА АДАПТАЦИИ ЧЕЛОВЕКА

На основе достижений науки и техники человек способен противостоять жесткому давлению неблагоприятных физико-биологических факторов созданием комфортных сооружений для жилья и работы, рациональной организацией труда и отдыха, медицинского обслуживания. "Умелые машины" и автоматы - роботы в ряде производств освободили человека от физического труда, хотя и повысилась нагрузка на психику при обслуживании пультов управления. Развитие транспортных средств обеспечивает быстрое преодоление расстояний без локомоторных напряжений и повышенных энергетических затрат. Сверхскоростные лайнеры за короткое время доставляют человека из одного пункта в другой, удаленный от первого. Все накопленные человечеством блага направлены на удовлетворение его потребностей и обеспечение благосостояния. Нередко стремление как можно полнее оградить себя от природной среды и мышечного напряжения сказываются отрицательно на функциональных отправлениях; понижается сопротивляемость

организма. Например, увлечение теплой одеждой снижает возможности естественной терморегуляции, и незначительное охлаждение тела может вызвать серьезное заболевание. Злоупотребление искусственной иммунизацией и медикаментозными средствами приводит к детренированности собственных иммунологических механизмов. Ограничение физических нагрузок, особенно при параллельном усилении психических, негативно сказывается на всех системах, в том числе нервной, в которой под влиянием двигательной активности возникают и устанавливаются сложные координационные соотношения. Мышечное напряжение оказывает существенное положительное влияние на развитие психики. Напротив, гипокинезия негативно проявляется на всех уровнях организации человеческого тела, начиная с субклеточного. В частности, уменьшение уровня физической активности - один из существенных факторов риска заболеваний сердечно - сосудистой системы, представляющих важную проблему современной медицины. Быстрое транспортное перемещение в пространстве из среды, к которой адаптирован организм, к новому месту пребывания, существенно отличному от первого природными и прежде всего климатическими условиями, может вызвать перенапряжение в функциональных отправлениях, и они будут тем значительнее, чем менее тренирован организм; в последнем случае удлиняется и адаптационный период. Блага, приобретенные человечеством за длительную историю развития, должны разумно сочетаться с биологическими качествами человека и не противостоять его естественной природе. Рациональное использование среды - естественной и искусственной - должно идти параллельно с укреплением здоровья человека через закаливание и тренировки организма.

6.2.4.6. АДАПТАЦИЯ ОРГАНИЗМА И МЕДИЦИНА

В практической деятельности врача и медицинского работника любого уровня должны непременно учитываться диапазон адаптивных свойств человека, его функциональные резервы, факторы, влияющие на физиологические перестройки и границы допустимости их воздействия на человека, а также механизмы, вызывающие нарушение функций.

Несмотря на то, что все люди принадлежат к одному виду, они обладают сугубо индивидуальными качествами, в том числе и разными адаптационными возможностями. Это должно учитываться в медицинской практике и обеспечиваться индивидуальным подходом к каждому пациенту.

Адаптивные свойства организма определяются рядом причин. Исходным является генотип, комплекс наследственных признаков. В процессе жизни и взаимодействия со средой вырабатываются индивидуальные фенотипические признаки в пределах нормы реакции. В значительной мере адаптация к природной и, особенно, социальной среде зависит от сочетания резервных возможностей организма к функциональным перестройкам, социального положения человека в обществе и формы поведения, определяющейся интеллектуальным и духовным

состоянием человека. Гибкость поведения и способность к созданию искусственной среды, изолирующей от воздействия негативных факторов, у человека выражена гораздо сильнее, чем у других обитателей планеты и отличает его от последних.

6.2.5. МЕХАНИЗМ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ОРГАНИЗМА К ФАКТОРАМ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ (НА ПРИМЕРЕ ТЕМПЕРАТУРНОГО ФАКТОРА)

Искусственная среда обитания, созданная человеком, может сгладить прямое воздействие природных факторов, но не может полностью отделить его от природы. В отношении каждого фактора организм вырабатывает приспособительные реакции. Например, рассмотрим влияние температурного фактора на организм человека и ответную реакцию на него.

6.2.5.1. ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ОРГАНИЗМА ЧЕЛОВЕКА К ТЕМПЕРАТУРЕ В ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЕ

Температурный фактор - обязательное условие существования живого; температура влияет на все функции организма. В процессе эволюции животного мира имело место совершенствование систем регуляции теплообмена со средой.

Внешние температурные воздействия человек воспринимает периферическими рецепторами - холодовыми и тепловыми. От них сигналы о температурном воздействии поступают в головной мозг, в центр терморегуляции - гипоталамус, а от него в кору больших полушарий. Кора и гипоталамус регулируют работу органов, непосредственно участвующих в ответных реакциях, обеспечивая приспособление организма к новым температурным условиям.

При низких температурах во внешней среде происходит сужение кожных и подкожных сосудов, перераспределение крови в кровеносном русле. В результате уменьшается ее количество в периферической зоне и сокращается теплоотдача с поверхности тела. Увеличение крови в сосудах брюшной полости способствует сохранению тепла во внутренних органах. При резком охлаждении тела включается особый механизм - холодовая дрожь, приводящая к увеличению теплообразования. Дрожь - это непроизвольная мышечная активность. Кроме того, усиливается выделение физиологически активных веществ, стимулирующих энергообмен во всех тканях. В результате этого происходит накопление тепла, и температура тела поддерживается на устойчивом уровне.

Перераспределение кровотока и мышечное дрожание называют физической теплорегуляцией. Эти реакции проявляются моментально при попадании человека в условия пониженной температуры во внешней среде. Биохимические процессы, обеспечивающие выработку тепла, называют химической терморегуляцией.

В условиях повышенных температур и перегревания организма первыми также активизируются механизмы физической терморегуляции. Происходит перераспределение крови, увеличивается ее количество в поверхностных тканях при расширении кожных и подкожных сосудов. Это обеспечивает теплоотдачу посредством радиации (теплоизлучения) и конвекции (скорости движения воздуха).

Успешное протекание этих процессов возможно в тех случаях, когда температура наружных слоев кожи выше температуры окружающей среды. Возрастает теплоотдача при испарении жидкости с поверхности дыхательных путей и кожи. Велико значение потоотделения для поддержания температуры тела в условиях нагревающего микроклимата. Теплоотдача путем испарения с поверхности кожи особенно важна, когда окружающая температура превышает температуру поверхности тела. Лица с ослабленным потоотделением обычно обладают пониженной сопротивляемостью к высоким температурам. Хорошо выраженная способность к секреции пота обеспечивает лучшую приспособленность организма к тепловым нагрузкам, его более высокую термоустойчивость.

Выработка организмом тепла уменьшается при химической терморегуляции.

Процесс терморегуляции сложный и затрагивает все системы организма. В регуляции температуры тела участвуют не только центральная нервная система, но и железы внутренней секреции, щитовидная и надпочечники, деятельность которых контролируется нервной системой.

Эффективность механизмов защиты от перегревания и переохлаждения организма повышается в случае длительного пребывания человека в условиях высоких или низких температур во внешней среде. Это явление называют температурной адаптацией, или температурной акклиматизацией.

В условиях температурного комфорта в теплонейтральной зоне организм не нуждается в работе механизмов терморегуляции, не требуется ни дрожи, ни выделения пота, и кровоток в периферических органах сохраняет обычную скорость.

6.2.5.2. ВНЕШНЯЯ ТЕМПЕРАТУРА И ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЧЕЛОВЕКА. ПОНЯТИЕ О ГИПЕРТЕРМИИ И ГИПОТЕРМИИ

1. Адаптация к температурному фактору протекает неодинаково у разных людей, что определяется наследственными качествами, состоянием здоровья, длительностью пребывания в иной температурной среде, к которой был приспособлен человек, закаленностью и тренированностью организма. Она легче и полнее осуществляется у людей с хорошим здоровьем и привыкших к температурным колебаниям в окружающей среде. Ослабленное здоровье, резкая смена условий могут явиться причиной нарушений в согласованном функционировании жизненно важных систем; период адаптации в этом случае затягивается. Все это должно учитываться в медицинской практике. Людям, выезжающим в районы с другим климатом по сравнению с тем, к которому приспособлен их организм, а также приступающим к работе в условиях холодного и жаркого микроклимата (горячий или холодный цеха, холодильники и т.д.) должны быть выданы соответствующие рекомендации по охране здоровья. Желательно проведение мероприятий по закаливанию и тренировке организма, повышению его резистентности (устойчивости) к изменяющимся условиям среды. Необходимость этого возрастает, если учесть, что при длительном пребывании человека в экстремальных температурных условиях могут оказаться недостаточными

механизмы физической и химической регуляции и происходит перегревание тела - гипертермия или переохлаждение - гипотермия. Резкая гипертермия, при которой значительно повышается температура тела, почти прекращается потоотделение, общее состояние организма становится тяжелым, носит название теплового удара, который может иметь различную степень тяжести, вплоть до летального исхода. Риск теплового удара повышается при недомогании, утомлении, физических нагрузках и недостатке воды в организме.

При длительном неблагоприятном для организма температурном режиме во внешней среде не исключены необратимые хронические изменения. Они могут выразиться в термических профессиональных заболеваниях с нарушением не только вегетативных, но и репродуктивных функций. Поэтому необходимо устанавливать границы допустимых температурных воздействий с учетом их продолжительности с целью обеспечения индивидуальной защиты человека в экстремальных условиях.

6.2.5.3. ЧЕЛОВЕК В УСЛОВИЯХ ЖАРКОГО И ХОЛОДНОГО КЛИМАТА

В естественных условиях человек обычно подвергается одновременному воздействию многих факторов, и его организм отвечает перестройками всех функциональных систем.

6.2.5.3.1. *Человек в условиях жаркого климата*

Высокие температуры во внешней среде в районах тропиков, субтропиков, на юге умеренной зоны могут сочетаться с большей или меньшей влажностью воздуха. Легче человек адаптируется к высокой температуре при пониженной влажности воздуха. Такие условия, например, складываются в саваннах, в степных районах. Здесь наиболее полно реализуется физическая терморегуляция. В условиях высоких температур и влажности механизм физической терморегуляции оказывается малоэффективным. Возможна теплоотдача за счет конвекции и излучения, но вызванное жарой потоотделение не обеспечивает должного охлаждения организма, так как в условиях насыщения воздуха влагой затруднено испарение, и пот стекает по телу. Напротив, химическая терморегуляция при таком сочетании факторов оказывается весьма важной. В жаркой и сухой пустыне, где температура воздуха близка к температуре на поверхности тела, большое значение приобретает потоотделение и испарение.

Существенное значение имеет поведение человека ("поведенческая терморегуляция"). Человек не пассивно приспосабливается к окружающей среде, а сознательно изменяет ее, создавая сооружения с соответствующим микроклиматом.

Для коррекции возникающих в организме изменений при секреции воды и электролитов необходимо адекватное их возмещение. При выраженных сдвигах в водно - электролитном балансе заметно снижается устойчивость организма у перегреву. Кроме того, в условиях нагревающего микроклимата, особенно с одновременным выполнением физической работы, вызывающей повышенную

выработку и накопление организмом тепла, важное значение приобретают гигиенические условия, включая характер одежды.

6.2.5.3.2. *Человек в условиях холодного климата*

Человек, прибывший из средних широт в регион с холодным климатом, а у нас - это обширные районы Арктики и субарктики, подвержен негативному воздействию не только низких температур, но и целому ряду иных, ранее ему неведомых факторов, таких как фотопериодичность - длинная полярная ночь зимой и круглосуточный день в период короткого лета, иной уровень радиации, повышенные колебания геомагнитного поля и т.д. Адаптация организма к комплексу непривычных факторов протекает сложно и по - разному у разных людей. В данных условиях особо важное значение приобретают факторы ("социальные механизмы адаптации"), необходимость создания таких условий жизни, при которых максимально сглаживаются негативные влияния среды, хотя полностью и не устраняются.

Медицинское обслуживание и забота о состоянии здоровья способствуют развитию адаптационных процессов. Важную роль в условиях Крайнего Севера, где возрастают энергетические затраты организма, играет полноценное питание и включение в пищевой рацион не только белков, жиров, углеводов, но и комплекса необходимых минеральных солей, в том числе микроэлементов, витаминов, органических кислот. Обустраивая быт и разворачивая производственные мощности, человек не должен забывать, что природная среда Севера очень уязвима. Вызванные непредсказуемыми действиями нарушения в природной экосистеме могут легко стать необратимыми. Ущерб, нанесенный природе, обернется и оборачивается против человека, его здоровья, материальных и духовных интересов.

6.2.6.АНТРОПОГЕННАЯ ЭКОСИСТЕМА

Для антропогенных экосистем характерно преобладание искусственной среды над естественной (рис. 303). К антропогенным экосистемам относят города, сельские поселения, транспортные коммуникации. В этих системах доминирующим экологическим фактором является человек и его хозяйственно - культурная деятельность. Города - особая среда обитания человека, представляющая собой сочетание высокоразвитых промышленных и социально - бытовых условий. Несколько лет назад появился термин урбанизация. Процесс урбанизации - мощный экологический фактор, сопровождающийся преобразованием природных экосистем, массовым выбросом различных отходов в окружающую среду. Этот процесс связан с превращением естественных ландшафтов в искусственные под влиянием городской застройки. Человек осваивает неосвоенные пространства, формирует их в соответствии со своими потребностями (рис 304).

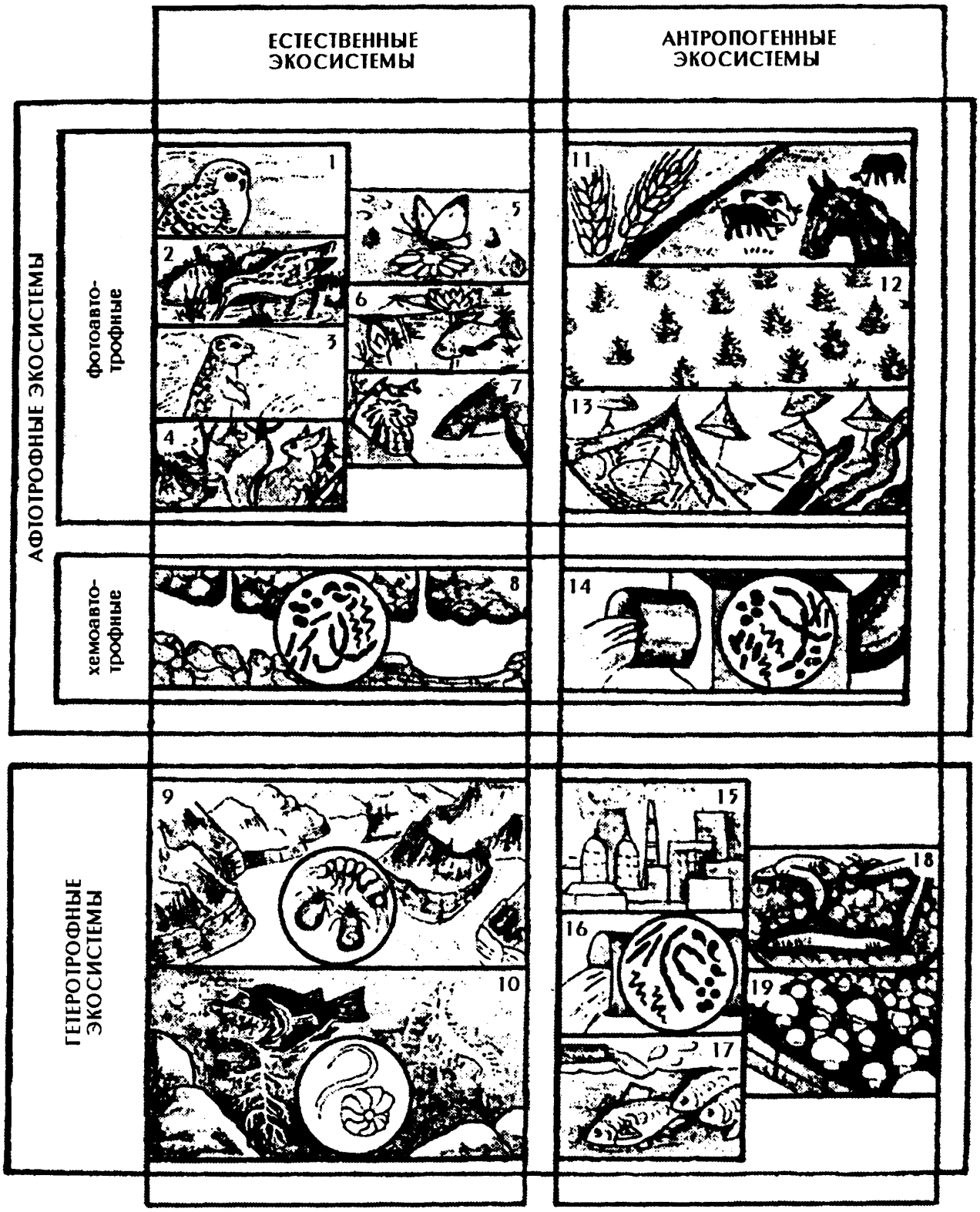


Рис. 303. **Основные типы экосистем. Цифрами обозначены: *1* - тундры, *2* - болота, *3* - степи, *4* - леса, *5* - луга, *6* - пресноводные водоемы, *7* - моря, *8* - экосистемы подземных вод, *9* - экосистемы высокогорных ледников, *10* - экосистемы океанических глубин, *11* - сельскохозяйственные экосистемы, *12* - лесные культуры, *13* - морские "огороды", *14* - экосистемы биологических очистных сооружений, *15* - города и промышленные предприятия, *16* - экосистемы биологических очистных сооружений, *17* - рыборазводные пруды, *18* - культура дождевого червя, *19* - плантации шампиньонов.**

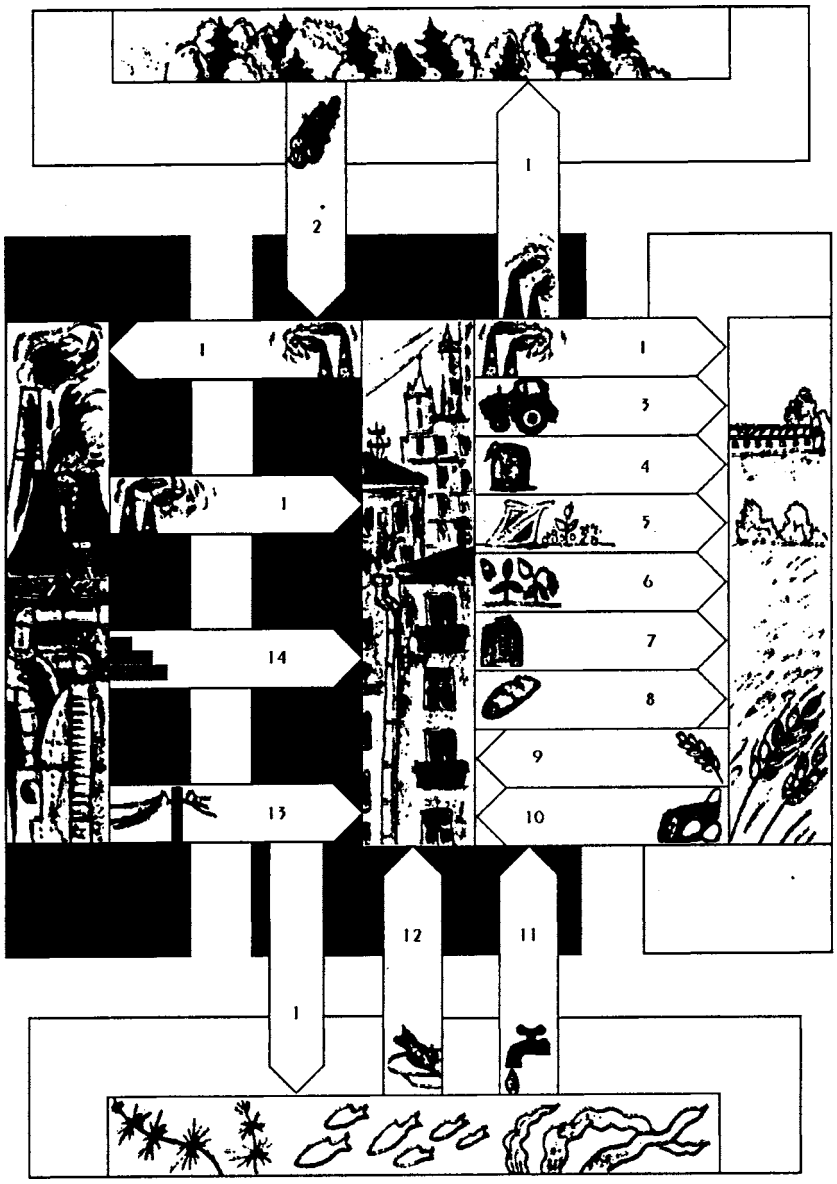


Рис. 304. **Связь городской экосистемы с другими экосистемами. Цифрами обозначены: *1* - загрязнение, *2* - ресурсы, *3* - сельскохозяйственные машины, *4* – горючее, *5* - удобрения, *6* - пестициды, *7* - предметы быта, *8* - переработанная сельскохозяйственная продукция, *9* - сырье, *10* - продукты питания, *11* - вода, *12* - продукты питания, *13* - энергия, *14* - ресурсы.**

В Европе доля городского населения с 1950 по 2000 г.г. возрастет с 56 до 79%. По прогнозам ООН к 2000 г. половина населения мира будет жить в городах. Город - экосистема, созданная человеком. Главная особенность городов - большая плотность населения. К крупнейшим городам мира относят Мехико (19 млн. человек), Сан - Паулу (18 млн.) и др. Появление таких крупных городов (мегаполисов) связано со слиянием десятков близко расположенных городов и поселков в единую систему, занимающую большие пространства. Городам сопутствует нехватка жилья для населения, загрязнение окружающей среды, шум, травматизм, заболеваемость, преступность, терроризм и т.д.

Крупный город изменяет все компоненты природной среды: атмосферу,

растительность, воду, рельеф, почву, климат.

Город - центр культуры, образования. Он много дает человеку в его культурном развитии, выборе профессии, обеспечении современными условиями существования. Но в городе человек находится в трудных условиях существования. Темпы адаптивных возможностей не всегда успевают за темпом роста научно - технического прогресса. Городские жители терпимы к шуму, высокой плотности населения. Но они подвержены стрессам, иммунитет часто бывает снижен, что приводит к различным заболеваниям. Отмечается рост гиподинамии, аллергических заболеваний, болезней сердечно - сосудистой системы, органов пищеварения, болезней крови, онкологических заболеваний. Одной из причин может быть загрязнение окружающей среды.

В крупных городах велико загрязнение воздушного бассейна (рис. 305). По данным ВОЗ наибольшие превышения предельно допустимых норм концентрации диоксидом серы, зафиксированы в Милане, Лондоне, Мадриде и других крупных городах мира.

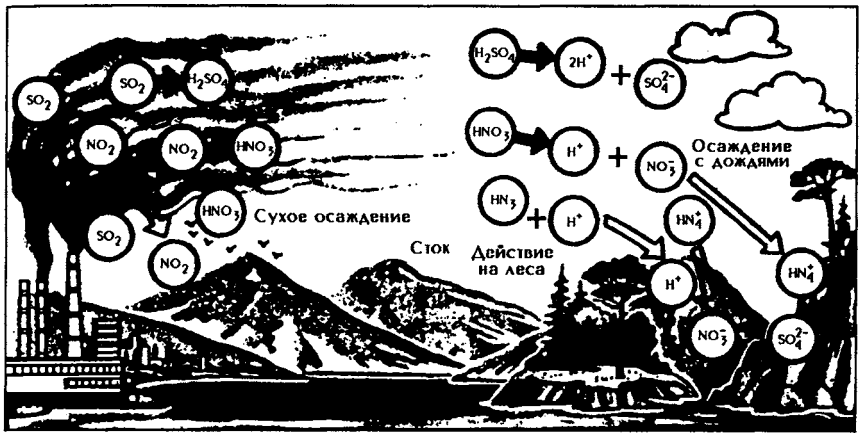


Рис. 305. **Соединение загрязнителей в атмосфере.**

Аэрозольные загрязнения приводят к повышению облачности, нарушают теплообмен и способствуют увеличению месячной, годовой температуры в городах по сравнению с окружающей средой, что отрицательно сказывается на здоровье горожан. В атмосферный воздух городов с технологическими выбросами промышленных предприятий и электростанций, с выхлопными газами автомобилей и авиационного транспорта поступает огромное количество пыли, золы, диоксида серы, азота, фенола, оксидов углерода и других веществ.

С действием атмосферных загрязнителей связаны токсические туманы, наблюдаемые в периоды неблагоприятных метеоусловий, сопровождающиеся резким увеличением концентрации сернистого газа и взвешенных веществ (рис. 306). Это отрицательно сказывается на здоровье людей, особенно страдающих сердечно - сосудистыми и бронхо-легочными заболеваниями. Многие аллергические заболевания связаны с загрязнением воздуха биологическими продуктами, такими как белковая пыль. Задымленность воздуха снижает интенсивность

ультрафиолетовой радиации зимой на 30%, летом - на 5%. Развивается световой голод, вызывающий авитаминоз D, и связанная с ним утомляемость, снижение иммунитета.

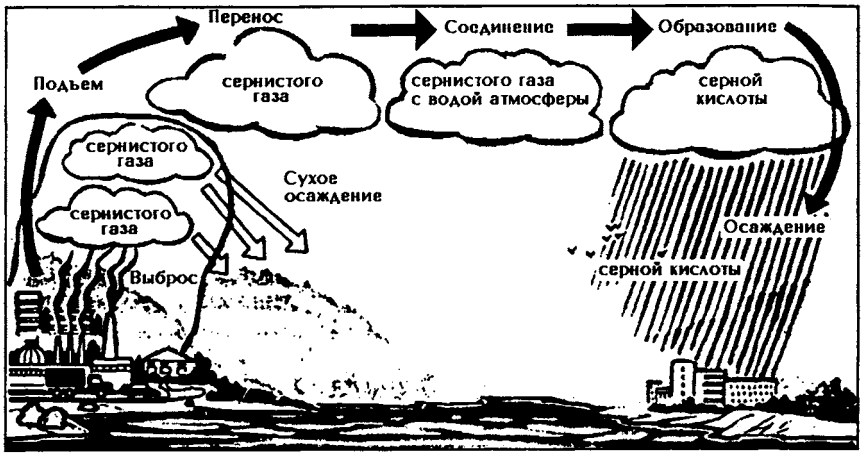


Рис. 306. **Схема образования кислотных дождей.**

Загрязнение атмосферы отрицательно сказывается не только на здоровье людей, но и негативно влияет на городскую флору, фауну, почву, памятники архитектуры, искусства, на работу транспортных средств.

Город потребляет огромное количество воды, но лишь незначительную ее часть человек использует на личные нужды. Основную часть воды тратят на производственные процессы. Использованная вода возвращается в природу загрязненной различными отходами: тяжелыми металлами, нефтепродуктами, органическими соединениями и т.д. Так, например, через канализационные сети Москвы ежегодно сбрасывается около 2,4 млрд. тонн загрязненных сточных вод. Загрязнение воды тяжелыми металлами (ртутью) способно вызвать тяжелую интоксикацию организма. В 1956 г. в шести городах Японии была зарегистрирована странная болезнь, названная впоследствии болезнью Минамата. У больных возникали поражения почек, нервной и кровеносной систем. Жители данной местности употребляли в пищу морепродукты, содержащие большое количество ртути, которая попадала в море вместе с промышленными отходами химических заводов.

В питьевой воде некоторых городов обнаружены диоксины, обладающие высокой токсичностью. Выявлено, что химические предприятия Уфы ежесуточно сбрасывают в реку Уфу около 0,3 кг диоксина.

Главными источниками загрязнения почвы являются тяжелые металлы - отходы металлургического производства, угольные, тепловые электростанции, автотранспорт. Только один алюминиевый завод выбрасывает в год около 700 тонн фтора. Загрязнение почвы отмечается на удалении до 20 км от источника.

Весьма опасные загрязнители - промышленные и бытовые свалки. Например, посчитано, что количество мусора на каждого горожанина составляет до 600 кг в год. В США производят мусора 520 кг в год на одного жителя, в Москве - 320 кг. Свалки

опасны еще и тем, что служат местом обитания грызунов, являющихся распространителями и источниками таких заболеваний, как чума, бешенство, туляремия и др. В загрязненной почве размножаются мухи, переносчики различных инфекций.

Одна из форм загрязнения окружающей среды - отрицательное воздействие шума на человека. Шум бывает бытовой, производственный, транспортный, авиационный, городской и т.д. Основным источником городского шума служат промышленные предприятия и транспорт. Шум приводит к повышению утомляемости, неврозам, росту сердечно - сосудистых заболеваний, является постоянным раздражителем нервной системы. Многолетнее воздействие шума ведет к ухудшению слуха, расстройствам сна. Разработаны нормы допустимых уровней внешнего шума от различных источников. Допустимый шум уличного движения у стен домов составляет днем 50 дБ, а ночью - 40 дБ. Общий уровень шума в жилых помещениях не должен превышать днем 40 дБ, а ночью - 30 дБ.

Для ликвидации шумового загрязнения используют шумозащиту - комплекс мероприятий по снижению шума.

Транспорт может быть не только источником шума, но и загрязнять вредными компонентами (окисью углерода, углеводородами, окисью азота, канцерогенами) окружающую среду. В отработанных газах автомобилей содержится около 280 вредных веществ. Автомобили используют кислород атмосферы и большое количество топлива. Выхлопные газы - одна из причин образования смогов, выпадения кислотных осадков, роста респираторных заболеваний. В городе Москве 2/3 общего загрязнения атмосферы приходится на автомобильный транспорт. Один из эффективных путей снижения загрязнения воздуха от автотранспорта - улучшение качества топлива, замена двигателей внутреннего сгорания на экологически чистые (электромобили).

Города полностью или частично лишены продуцентов и поэтому называются гетеротрофными. Главная особенность экосистемы городов в том, что в них невозможно экологическое равновесие. Все процессы регулирования потоков вещества и энергии человек берет на себя. Человек должен регулировать как потребление энергии, сырья для промышленности, пищи для людей, так и количество ядовитых отходов, поступающих в атмосферу, воду, почву в результате деятельности промышленных объектов и транспорта.

Проблемы экологии городов связаны с уменьшением выбросов в окружающую среду различных загрязнителей и защитой от них воды, атмосферы и почвы. Эти проблемы решают, создавая малоотходные технологии, эффективные очистные сооружения.

Большое влияние на экологию города оказывают зеленые насаждения, улучшающие микроклимат, улавливающие пыль, газы и благотворно влияющие на психическое состояние горожан. По мере насыщения городов зелеными насаждениями увеличивается разнообразие городской фауны. В городах средней

полосы России обитает до 1/3 всех видов птиц, живущих в данной местности.

Процесс урбанизации отдельных видов животных и птиц базируется на отборе особей, не боящихся человека. Они создают устойчивые многочисленные популяции, размножающиеся в городских условиях. Затем формируется настоящая городская экосистема с продуцентами, консументами, редуцентами. В этой экосистеме большое участие принимает человек. Роль продуцентов могут играть отходы и мусор, производимый горожанином, и подкормка, которую он осуществляет.

Потребность городских жителей в регулярном общении с природой - одна из жизненно важных. Сбережение естественных участков природы в городах имеет важнейшее значение для биосферы.

6.3. ПАРАЗИТИЗМ И ПАРАЗИТАРНЫЕ БОЛЕЗНИ ЧЕЛОВЕКА

Паразитизм - одна из форм взаимоотношений между особями разных видов. Один (паразит) использует другого (хозяина) как источник питания и очень часто как место обитания (рис. 307).

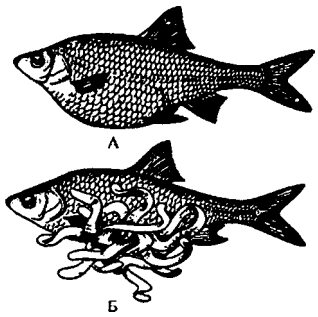


Рис. 307. **Паразитизм. *А* - раздувшаяся рыба, зараженная ремнецами (класс ленточные черви). *Б* - ремнецы, высунувшиеся наружу из разреза стенки тела рыбы.**

Паразитизм широко распространен в природе. Приблизительно *6 - 7%* общего числа видов животных - паразиты.

Формы проявления паразитизма разнообразны. Паразиты могут обитать в различных органах и тканях хозяина временно или постоянно (рис. 308). Паразитов называют временными, нападающими на хозяина только для питания (кровососущие насекомые, клещи) (рис. 416, 417, 403) или постоянными, обитающими в теле человека и покровах хозяина большую часть жизненного цикла.

Постоянные паразиты способны обитать у одного хозяина (аскарида, острица) (рис. 386) или нескольких (печеночный сосальщик, бычий цепень) (рис. 341, 367). Постоянные паразиты могут быть безусловно постоянными, если всю жизнь они проводят на хозяине или внутри него, например, вши (рис. 421), чесоточный зу - день (рис. 403) и др. Относительно постоянные, или периодические паразиты часть жизненного цикла проводят свободно, вне организма хозяина. Например, взрослые особи вольфартовой мухи живут свободно, а личинки паразитируют, вызывая миаз (рис. 415).

Различают паразитизм истинный и ложный. При истинном паразитизме взаимоотношения паразита и хозяина закономерны и эволюционно закреплены. Например, половозрелый бычий цепень обитает в кишечнике человека (рис. 367).

Ложный паразитизм связан с тем, что некоторые свободноживущие организмы временно могут стать паразитами. Например, свободноживущая *Acantamoeba* может случайно попасть через носоглотку в мозг и вызвать тяжелое заболевание у человека. По степени зависимости от хозяина паразиты подразделяются на факультативных и облигатных.

Факультативные паразиты способны жить и размножаться самостоятельно, независимо от хозяина.

Облигатные паразиты не могут размножаться вне хозяина, т.е. без питания за

счет хозяина (например, аскарида) (рис. 381).

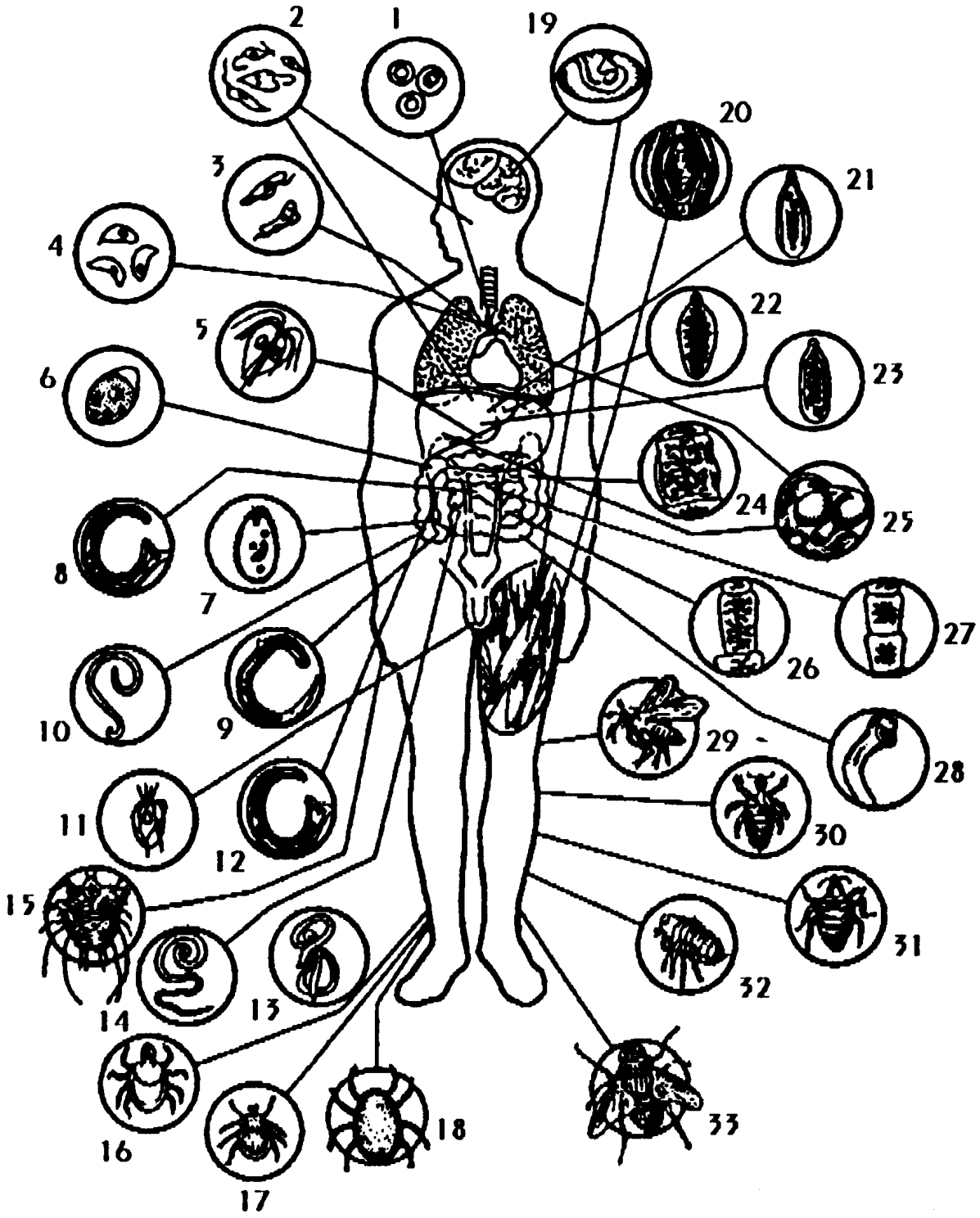


Рис. 308. **Паразиты человека. *1* - малярийный плазмодий, *2* - лейшмании, *3* - трипаносома, *4* - токсоплазма, *5* - лямблия, *6* - дизентерийная амеба, *7* - балантидий, *8* - некатор, *9* - острица, *10* - аскарида, *11* - трихомонада, *12* - кривоголов - ка, *13* - ришта, *14* - власоглав, *15* - чесоточный зудень, *16* - иксодовый клещ, *17* - клещ дермацентор, *18* - поселковый клещ, *19* - финна вооруженного цепня, *20* - трихина, *21* - ланцетовидный сосальщик, *22* - печеночный сосальщик, *23* - кошачий сосальщик, *24* - вооруженный цепень, *25* - эхинококк (финна), *26* - невооруженный цепень, *27* - лентец широкий, *28* - карликовый цепень, *29* - москит, *30* - вошь, *31* - клоп**

постельный, *32* - блоха, *33* - муха жигалка.

В зависимости от локализации в организме хозяина различают наружных (эктопаразитов) и внутренних (эндопаразитов) паразитов.

Эктопаразиты находятся на поверхности тела хозяина (блохи, вши, клещи и др.) (рис. 420, 421, 404). У них имеются специализированные приспособления, позволяющие удержаться на теле хозяина.

Эндопаразиты приспособились к обитанию внутри организма хозяина, в его органах, тканях, клетках. Микропаразиты (вирусы, бактерии, некоторые грибы) способны обитать внутри клеток хозяина. Макропаразиты, некоторые гельминты (аскарида, трематоды, цестоды) (рис. 381, 341, 364) приспособились к обитанию в бескислородных условиях. Для этих паразитов характерна редукция некоторых систем органов, наличие защитных покровов, органов прикрепления, большая плодовитость. Например, самки аскариды откладывают до 200 тыс. яиц в сутки (см. рис. 381).

6.3.1. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМЕ ПАРАЗИТ - ХОЗЯИН

Организм хозяина представляет собой среду обитания для паразита.

Часто хозяин бывает заражен несколькими видами паразитов, локализующихся в разных органах и тканях и образующих своеобразное сообщество - паразитоценоз.

Компонентами паразитоценоза могут быть простейшие, гельминты, вирусы, членистоногие и другие виды паразитических организмов. Между отдельными паразитами в организме хозяина складываются сложные взаимоотношения.

Определение видового состава паразитов, присутствующих в теле хозяина имеет большое значение. Результаты взаимоотношений отражаются на состоянии здоровья организма. Процесс взаимодействия паразита с организмом хозяина может проявляться различным образом.

Патогенные паразиты способны вызвать заболевание. Например, люди, страдающие аскаридозом или любым другим гельминтозом, тяжело переносят бактериальную дизентерию. Иногда наблюдается цистоносительство. Непатогенные формы заболеваний не вызывают.

Патогенность паразитов определяется рядом условий: состоянием паразита, состоянием организма хозяина, условиями внешней среды.

Воздействия паразита на хозяина разнообразны.

1. Механические воздействия связаны с повреждениями тканей, возникающими при контакте с органами прикрепления паразитов (присоски, крючья у ценней, ротовой аппарат у клещей и т.д.). Большое скопление паразитов (аскарид) в кишечнике может вызвать закупорку и непроходимость.

2. Токсическое влияние связано с воздействием продуктов жизнедеятельности паразитов. Например, действие слюны и других пищеварительных соков эктопаразитов, выделяемых во время питания на хозяине. Пребывание гельминтов

в кишечнике человека вызывает потерю аппетита, тошноту, рвоту и другие явления, связанные с интоксикацией организма продуктами жизнедеятельности паразитов.

Приступы лихорадки при малярии возникают вследствие разрыва эритроцитов и поступления в кровь продуктов диссимиляции паразитов.

3. Питание паразитов происходит за счет хозяев. Паразиты, в зависимости от вида и локализации, способны поглощать тканевую жидкость, кровь, нанося вред здоровью хозяина. Например, анкилостома, питаясь кровью, вызывает у человека малокровие.

Паразиты, как правило, не приводят к гибели хозяина, чтобы не погибнуть самим.

Воздействие хозяина на паразита ослабляет его жизнедеятельность. Ответные реакции хозяина могут быть общего характера (гуморальные) и местные (клеточные и тканевые).

Гуморальные реакции представляют собой иммунные реакции, связанные с выработкой антител в ответ на поступление антигенов паразита.

При некоторых паразитарных заболеваниях вырабатывается стойкий иммунитет (например, при лейшманиозе, трипаносомозе). При гельминтозах (например, аскаридозе, энтеробиозе) иммунитет относительный и потому возможны повторные заражения.

Клеточные реакции проявляются в увеличении размеров клетки. Эритроциты, пораженные малярийным плазмодием крупнее не пораженных.

Тканевая реакция связана с образованием соединительной капсулы вокруг паразита, изолирующей его от окружающих тканей.

Процесс взаимодействия паразита и хозяина происходит в определенных условиях среды. Переутомление, голод, перегревание и т.д. ослабляют защитные силы организма. Это приводит к усилению отрицательного воздействия паразита на организм хозяина и может вызвать даже его гибель.

6.3.2.АДАПТАЦИЯ К ПАРАЗИТИЧЕСКОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ

Переход к паразитическому образу жизни связан с возникновением различных способов адаптации у паразитов.

Для паразитов характерна хорошо развития половая система, высокая плодовитость: например, аскарида способна откладывать 200 000 яиц в сутки. Некоторые простейшие могут размножаться множественным делением.

У большинства паразитов имеются органы прикрепления к телу хозяина (присоски, крючья и т.д.).

Для кровососущих характерно наличие колюще - сосущего ротового аппарата, антикоагулянтов в слюне, увеличение вместимости пищеварительной системы (например, у клещей).

У некоторых паразитов происходит редукция ряда систем органов. Например, у ленточных червей отсутствует пищеварительная система.

6.3.3. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ПАРАЗИТОВ

Для эффективной борьбы с паразитами большое значение имеет изучение их жизненных циклов.

Жизненный цикл - совокупность последовательных стадий развития данного паразита от исходной стадии (яйцо, циста) до конечной стадии (половозрелая стадия). В процессе жизненного цикла изменяется среда обитания (например, личинки комара обитают в воде, а взрослые особи в воздушной среде), способы питания, локализация в организме хозяина (плазмодий у человека сначала обитает в клетках печени, а затем в эритроцитах).

Личинки паразитов могут вести паразитический образ жизни или быть свободноживущими. Некоторые паразиты в период жизненного цикла способны менять хозяев. Хозяина, в котором паразит находится в личиночной стадии или размножается бесполым путем, называют промежуточным. Например, человек в цикле развития малярийного плазмодия - промежуточный хозяин. Окончательным (основным или дефинитивным) хозяином называют организм, в котором паразиты находятся в половозрелой форме или размножаются половым путем. Например, малярийный комар, в цикле развития малярийного плазмодия - окончательный хозяин.

Некоторые паразиты для завершения жизненного цикла используют двух и более хозяев различных видов. Это связано с тем, что каждая стадия завершает цикл развития в организме определенного вида. Например, в цикле развития лентеца широкого два промежуточных хозяина (циклоп и рыбы) и один окончательный (человек) (рис. 380).

Хозяев, в организме которых паразит может размножаться, накапливаться, долго сохранять жизнеспособность и расселяться, называют резервуарными. Например, таежный клещ может быть резервуарным хозяином для вируса весенне-летнего энцефалита (рис. 406).

Характерная особенность паразитизма - высокая специфичность паразита, способного обитать в организме определенного хозяина. Например, аскарида человеческая становится половозрелой только в тонком кишечнике человека.

Расселение паразитов осуществляется на разных стадиях жизненного цикла. Обычно это происходит покоящимися стадиями (цистами) у простейших или яйцами и личинками у гельминтов. Иногда при перемещениях в расселении принимают участие промежуточные, окончательные или резервуарные хозяева, имеющие яйца или личинки в своем организме.

Способы передачи возбудителя различны. Некоторыми гельминтами можно заражаться через промежуточных хозяев. Например, съев рыбу, плохо обработанную термически, можно заразиться описторхозом (рис. 346), дифиллоботриозом (рис. 380).

6.3.4. ТРАНСМИССИВНЫЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Паразит может проникать в организм хозяина через переносчиков (насекомые, клещи). Этот способ называют трансмиссивным. Например, лейшманиозом заражаются при укусе человека москитом.

Заболевания человека в зависимости от того, к какому типу животных или растений относится возбудитель, делят на инфекционные (бактериальные, вирусные) и инвазионные (паразитарные). В распространении инвазионных и инфекционных болезней принимают участие кровососущие насекомые. Такие заболевания называют трансмиссивными. Различают облигатно-трансмиссивные и факультативно-трансмиссивные заболевания.

Облигатно-трансмиссивные заболевания передаются только через переносчика. Например, малярию передает малярийный комар. Факультативно-трансмиссивные заболевания могут передаваться как через переносчика, так и без него. Например, чумой можно заразиться не только через укус блох, но при контакте и воздушно - капельным путем.

Выделяют три группы трансмиссивных заболеваний.

Антропонозы - болезни, свойственные только человеку (амебиаз).

Антропозоонозы - болезни, возбудители которых могут поражать как человека, так и животных. Например, таежный клещ передает вирус весенне-летнего энцефалита от животных человеку и наоборот.

Зоонозы - болезни, свойственные только животным (например, малярия птиц).

6.3.5. ПРИРОДНО - ОЧАГОВЫЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Большинство трансмиссивных заболеваний связаны с определенными районами, где распространены дикие животные - носители этих заболеваний. Переносчики и носители трансмиссивных заболеваний обитают среди животных, населяющих данную территорию и находятся в сложных взаимоотношениях между собой и с условиями окружающей среды. Они хорошо приспособлены к месту обитания. Природные очаги трансмиссивных заболеваний возникли в процессе эволюции и существуют независимо от человека. Попадая на территорию природного очага человек может заразиться трансмиссивной болезнью при укусах переносчиками.

Учение о природной очаговости трансмиссивных заболеваний было разработано Е.Н. Павловским (1884 - 1965). Он внес большой вклад в развитие науки паразитологии. Им было введено понятие паразитоценоза, создана школа ученых - арахноэнтомологов, изучавших особенности экологии клещей и их роль в переносе заболеваний.

Е.Н.Павловский (1884–1965)

Трансмиссивные заболевания с природной очаговостью характеризуются следующими особенностями:

• циркулируют в природе независимо от человека;

• резервуаром являются дикие животные, составляющие с возбудителями и переносчиками биоценотический комплекс;

• распространены на территории с определенным ландшафтом, климатом и биоценозом. Компоненты природного очага:

• возбудитель;

• резервуарный хозяин;

• комплекс природных условий;

• наличие переносчика, если трансмиссивное.

Примером трансмиссивного заболевания с природной очаговостью может быть клещевой возвратный тиф. Очаги обнаружены в пустынях и полупустынях. Резервуарные хозяева - дикобразы, песчанки и др. Переносчики - поселковые клещи (рис. 410), обитающие в норах, пещерах, заброшенных жилищах. Питаясь кровью резервуарных животных, клещи поддерживают очаг в течение многих лет.

Возможна трансовариальная передача возбудителя, т.е. передача через яйцевые клетки от одного поколения к другому. Из зараженной яйцеклетки развиваются личинки, нимфы и имаго, зараженные спирохетами, вызывающими клещевой возвратный тиф. Такой способ передачи возбудителя позволяет сохранять его длительное время. Клещи не только переносчики, но и резервуарные хозяева возбудителя.

К трансмиссивным заболеваниям с природной очаговостью относят чуму, лейшманиоз, клещевой весенне - летний энцефалит и др.

К природно-очаговым заболеваниям можно отнести некоторые гельминтозы (дифиллоботриоз, описторхоз, трихинеллез и др.).

Учение о природной очаговости позволило разработать меры профилактики и

защиты от этих заболеваний. Профилактика предусматривает индивидуальную защиту и уничтожение резервуарных животных.

Наука, изучающая явления паразитизма, называется паразитологией. Ее задачи связаны с изучением биологии, экологии паразитов, вызываемых ими заболеваний, мерами борьбы с ними и методами профилактики.

В медицинской паразитологии выделяют следующие разделы:

медицинскую протозоологию, изучающую паразитарных простейших; медицинскую гельминтологию, изучающую паразитарных червей; медицинскую арахноэнтомологию, изучающую переносчиков и возбудителей заболеваний, относящихся к паукообразным и насекомым.

Основные задачи медицинской паразитологии:

1) изучение особенностей строения паразита на всех стадиях развития, определение видовой принадлежности;

2) изучение систематики паразита;

3) определение особенностей цикла развития паразита, путей циркуляции в природе;

4) изучение взаимоотношений в системе паразит - хозяин;

5) диагностика, лечение, профилактика и ликвидация паразитов.

6.4. ОБЩАЯ И МЕДИЦИНСКАЯ ПРОТОЗООЛОГИЯ

Наука о паразитических простейших, вызывающих заболевания человека, называют медицинской протозоологией.

6.4.1. ТИП ПРОСТЕЙШИЕ (PROTOZOA)

6.4.1.1. ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА

К типу Простейших относят более 30 000 видов. Простейшие широко распространены на нашей планете. Они обитают в самых различных средах - в морях, океанах, пресных водах и почве. Многие простейшие приспособились к паразитированию внутри клеток, в крови и тканевой жидкости человека и животных.

Клетка простейших - самостоятельная особь, выполняющая все функции целостного организма - состоит из цитоплазмы и одного или нескольких ядер и покрыта оболочкой. Части тела простейших, выполняющие различные функции, называют органеллами. Клетка простейших имеет те же органеллы общего назначения, что и клетки тела многоклеточного организма: рибосомы, комплекс Гольджи, митохондрии и др.

У простейших есть органеллы передвижения, питания, защиты, выделения, осморегуляции и др.

Органеллы передвижения могут быть временными (ложноножки или псевдоподии, рис. 309) и постоянными (жгутики и реснички, см. рис. 310, 338) образованиями.

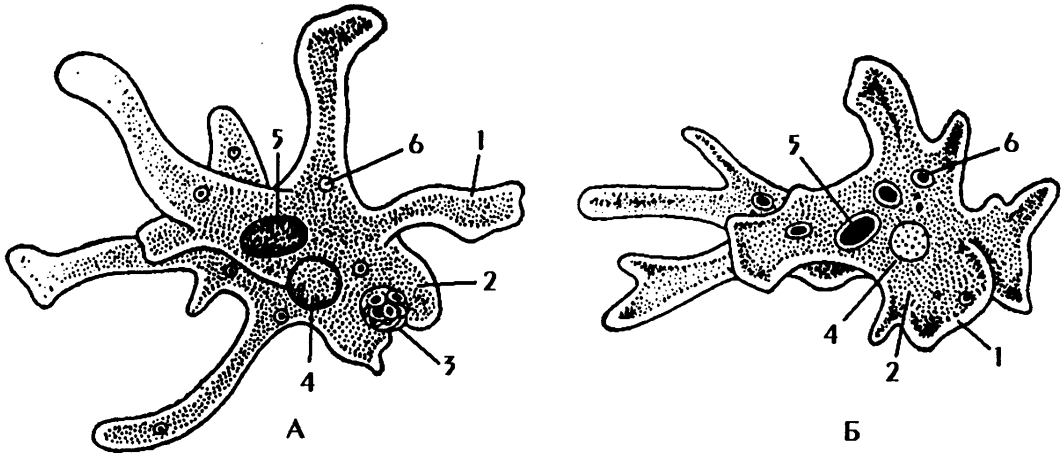


Рис. 309. **Амеба протей *(Amoeba proteus). А* - захватывающая пищу. *Б* - ползущая: *1* - эктоплазма, *2* - эндоплазма, *3* - заглатываемые пищевые частицы, *4* - сократительная вакуоль, *5* - ядро, *6* - пищеварительные вакуоли.**

Ложноножки (псевдоподии) - временные выросты цитоплазмы, разнообразные по форме и размеру.

Жгутики - постоянные органеллы, имеющие вид длинных и тонких нитей цитоплазмы, начинающиеся обычно на переднем конце тела. Число жгутиков невелико: 1 - 2 (рис. 310), реже 4 - 8 (рис. 311).

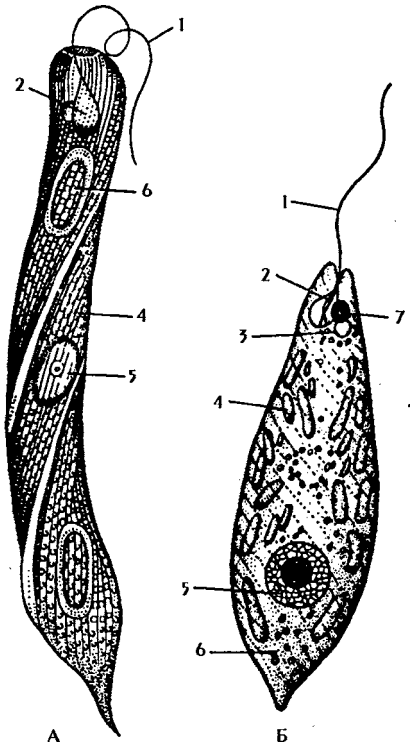


Рис. 310. **Два вида эвглен. *А - Euglena oxyiris* и *Б - Euglena viridis* (по Дофлейну): *1* - жгутик, *2* - резервуар сократительной вакуоли, *3* - сократительная вакуоль, *4* - несущие хлорофилл хроматофоры, *5* - ядро, *6* - парамиловые зерна, *7* - глазок.**

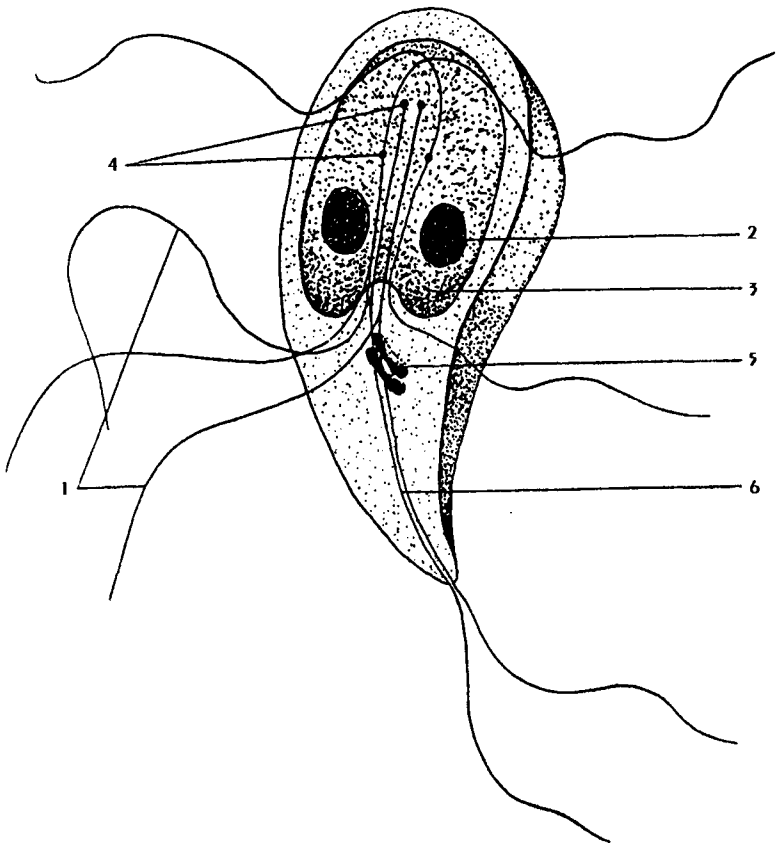


Рис. 311. **Паразитирующий в кишечнике человека жгутиконосец *Lamblia intestinalis: 1* - жгутики, *2* - ядро, *3* - присоска, *4* - базальные зерна, *5* - парабазальное тело, *6* - аксостиль.**

Реснички - многочисленные короткие выросты цитоплазмы, расположенные по всей поверхности тела.

Цитоплазма простейших распадается на два слоя: наружный, более светлый и плотный, называемый эктоплазмой; и внутренний, содержащий многочисленные включения, называемый эндоплазмой. Цитоплазма ограничена наружной мембраной, которая может увеличивать толщину и плотность наружного слоя, образуя пелликулу, или более прочную кутикулу.

По типу ассимиляции большинство простейших можно отнести к гетеротрофным организмам. Но среди свободноживущих есть аутотрофные (вольвокс, рис. 312) и миксотрофные (эвглена зеленая, см. рис. 310) организмы.

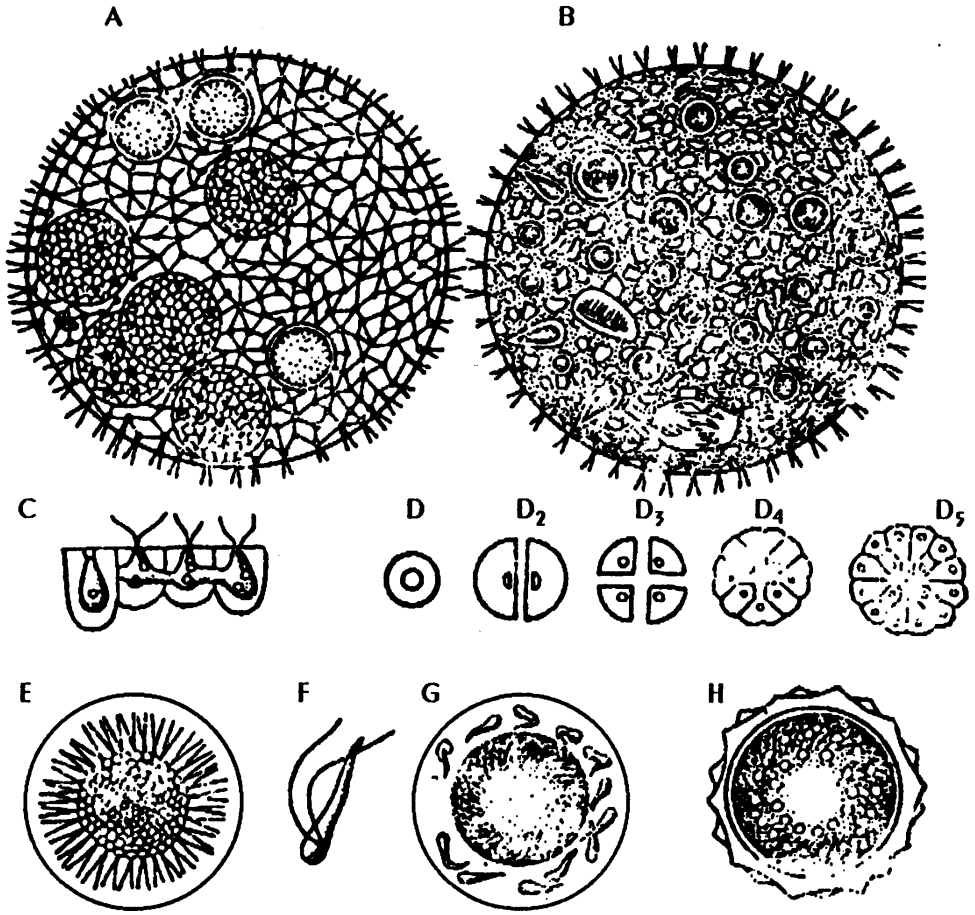


Рис. 312. ***Volvox globator*** **(По Паркер - Гасвелю).** ***A*** **- колония, в которой находится несколько дочерних колоний;** ***B*** **- такая же колония в период полового размножения; C - четыре мелких особи из стенки колонии (видно сообщение клеток при помощи плазматических мостиков);** ***D*** **- 05 - деление клетки, дающей начало новой колонии;** ***E*** **- зрелая группа микрогамет;** ***F*** **- микрогамета; G - макрогамета, окруженная микрогаметами;** ***H*** **- зигота, выделившая плотную оболочку.**

Простейшие могут питаться частицами твердой пищи и иметь органеллы для их захвата, заглатывания и переваривания. У таких простейших (трихомонада) есть специальное ротовое отверстие - клеточный рот (рис. 313), у некоторых, кроме того, есть клеточная глотка (инфузории, см. рис. 339), у других пища поступает в любом месте тела (класс саркодовые - амеба, см. рис. 309).

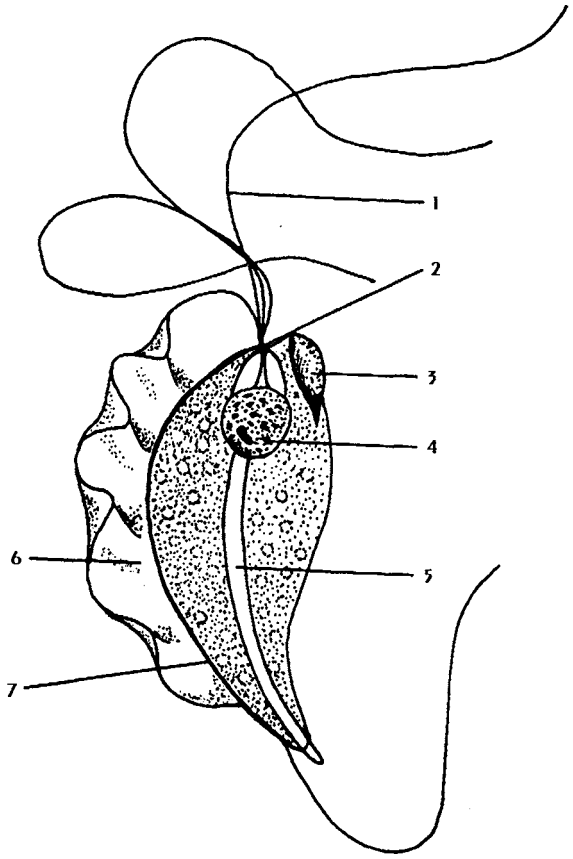


Рис. 313. **Трихомонада *Trichomonas sp. 1* - передние жгутики, *2* - базальное тело, *3* - цитостом, *4* - ядро, 5 - аксостиль, *6* - ундулирующая мембрана, *7* - опорная фибрилла (схема).**

Для переваривания пищи служит пищеварительная вакуоль, представляющая собой каплю жидкости, содержащую пищеварительные ферменты. Жидкость окружает пищевую частицу и вместе с ней начинает передвигаться по клетке. В. процессе перемещения пищеварительной вакуоли пища переваривается под действием ферментов и всасывается в окружающую цитоплазму. После того, как переваренная пища всосалась, пищеварительная вакуоль вместе с непереваренными остатками выбрасывается наружу в любой части тела амебы. У некоторых простейших (инфузорий) для этого имеется специальное отверстие - порошица (см. рис. 338). Если в тело одновременно поступают несколько пищевых частиц, образуется соответствующее число вакуолей.

Паразитические формы простейших, в основном, питаются осмотически, всасывая пищу всей поверхностью тела.

Некоторые представители простейших имеют хроматофоры, содержащие хлорофилл (см. рис. 310). Эти формы способны на свету осуществлять фотосинтез (вольвокс, см. рис. 312). Есть виды (эвглена зеленая), совмещающие оба типа ассимиляции - автотрофную (в присутствии света) и гетеротрофную (в темноте). Это миксотрофные организмы.

Органеллы выделения представлены выделительной (пульсирующей) вакуолью. Это небольшой пузырек жидкости, который периодически сокращается,

выбрасывая жидкость наружу и вновь наполняется. У некоторых простейших (инфузории) помимо вакуолей имеются расположенные венчиком 5 - 7 приводящих каналов. Наполнение и сжатие вакуолей происходит через правильные промежутки времени, ритмически. Через сократительные вакуоли удаляются излишки воды и жидкие продукты диссимиляции. Благодаря сократительным вакуолям осмотическое давление поддерживается на одном и том же уровне (см. рис. 338).

Таким образом, сократительная вакуоль играет роль органеллы выделения, дыхания и осморегуляции.

Многие простейшие имеют органеллы защиты (трихоцисты) - инфузории (см. рис. 338), чувствительные (стигмы) - эвглена (см. рис. 310), опорные образования (аксостиль) - лямблии (см. рис. 311).

Явления раздражимости у простейших проявляются в виде таксисов. Они представляют собой движения, направленные либо в сторону раздражителя (положительный таксис), либо от него (отрицательный таксис).

Простейшим, как и всем живым организмам, свойственно размножение. Существует две основные формы размножения простейших: бесполая и половая. В основе того и другого размножения лежит процесс деления клетки.

При бесполом размножении происходит митотическое деление ядра вегетативной (материнской) особи на две равные части, с образованием двух дочерних ядер (рис. 314), или множественное деление - шизогония (см. рис. 331), при котором ядро материнской особи дает начало нескольким дочерним ядрам, затем тело распадается на соответствующее число дочерних клеток (особей).

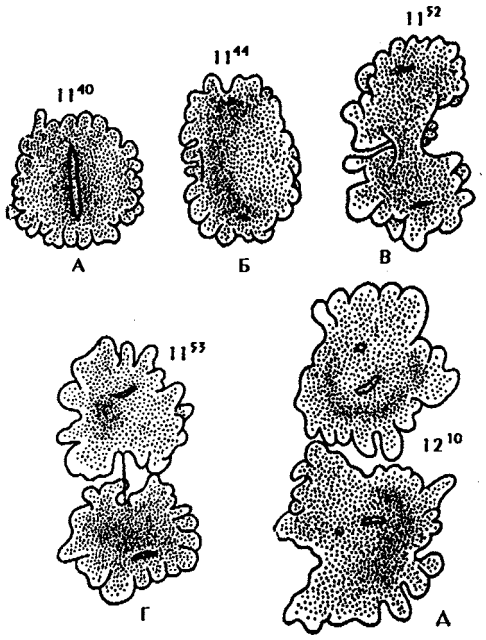


Рис. 314. ***Amoeba proteus. А - Д*** **- последовательные стадии деления (по Грел - лю): цифры - часы прохождения отдельных стадии.**

Время от времени в жизненном цикле некоторых простейших происходит половой процесс, называемый конъюгацией (инфузории) или копуляцией (см. рис.

79, 80, 81, 82).

Половой процесс сводится к слиянию двух генеративных (половых) ядер, прошедших стадию редукционного деления, содержащих гаплоидный набор хромосом, и образованию зиготы, дающей начало новому поколению. У многих видов простейших происходит чередование форм размножения. Образуются сложные циклы развития.

Жизненный цикл - ряд следующих друг за другом стадий, которые в существовании данного вида повторяются с определенной закономерностью.

Цикл развития связан с размножением и условиями обитания. Цикл развития начинается с зиготы, затем следует бесполое размножение, далее формируются половые особи. В результате полового процесса образуется зигота.

У большинства простейших, особенно у паразитических форм, происходит при этом переход из одной среды обитания в другую. Сложный цикл развития имеют, например, представители класса споровиков (малярийный плазмодий, см. рис. 331).

При неблагоприятных условиях (понижение или повышение температуры, высыхание и т.д.) простейшие перестают питаться, теряют органеллы движения, округляются и покрываются толстой оболочкой (рис. 315).

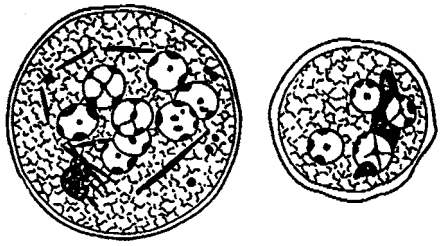


Рис. 315. **Цисты кишечной амебы (А) и дизентерийной амебы (Б). В цистах видны ядра (у кишечной амебы их восемь, у дизентерийной - четыре) и хроматоидные тельца (по Кофонду).**

Такая стадия получила название цисты, а процесс превращения в цисту - инцистирования. В состоянии цисты простейшие сохраняют жизнеспособность в течение длительного времени даже при неблагоприятных условиях. Когда условия становятся благоприятными оболочка цисты растворяется, возобновляется движение, питание, и циста превращается в вегетативную форму.

Циста - пассивная стадия в жизненном цикле простейших, а вегетативная форм - активная.

Рассмотрим следующие классы простейших: саркодовые, жгутиковые, споровики, инфузории.

6.4.1.2. КЛАСС САРКОДОВЫЕ (SARCODINA)

Саркодовые насчитывают около 10 000 видов и имеют наиболее примитивную организацию. Обитают в морях, пресных водоемах и могут вызывать заболевания человека.

6.4.1.2.1. *Амеба протей (amoeba proteus)*

Представителем класса Саркодовых может быть амеба протей, обитающая в прудах и канавах с илистым дном. Тело амебы достигает размера 0,2 - 0,7 мм - одна из крупных свободноживущих форм (см. рис. 309). Наблюдая под микроскопом за живой амебой, видно, что тело ее покрыто тонкой цитоплазматической мембраной, за которой идет слой прозрачной плотной эктоплазмы. Далее располагается полужидкая эндоплазма, составляющая основную массу амебы. В цитоплазме есть ядро. Цитоплазма находится в непрерывном движении, в результате которого возникают цитоплазматические выросты - ложноножки или псевдоподии. Псевдоподии служат не только для движения, но и для поглощения частиц пищи. Амеба охватывает пищевые частицы (одноклеточные водоросли, клетки бактерий, мелких простейших и др.) ложноножками и втягивает их внутрь тела, где образуются пищеварительные вакуоли. В них, благодаря ферментам, происходит переваривание пищи. Поглощение пищи при участии псевдоподий называется фагоцитозом. Жидкости поступают пиноцитозом. Вакуоли с непереваренными остатками подходят к поверхности тела и выбрасываются наружу.

Кроме пищеварительных вакуолей в цитоплазме амебы протея отчетливо виден светлый пузырек, который периодически то появляется, то исчезает. Это сократительная или пульсирующая вакуоль. Промежуток между двумя пульсациями равен 1 - 5 минутам.

функция сократительной вакуоли - регуляция осмотического давления внутри тела простейшего. Вода из окружающей среды поступает в тело амебы осмотически через наружную мембрану. Концентрация веществ в теле амебы выше, чем пресной воде. Это создает разность осмотического давления внутри и вне тела простейшего. Сократительная вакуоль периодически удаляет избыток воды из тела амебы.

Кроме осморегуляторной функции сократительная вакуоль выполняет выделительную функцию, выводя вместе с водой в окружающую среду продукты обмена. В основном выделение осуществляется через наружную мембрану.

Сократительная вакуоль принимает участие в дыхании, так как в воде находится растворенный кислород.

Размножается амеба бесполым путем - делением на два. При этом сначала втягиваются псевдоподии и амеба округляется. Затем происходит деление ядра митозом и на теле амебы появляется перетяжка, которая перешнуровывает тело на две равные половины, в каждую отходит по одному ядру (см. рис. 314).

При наступлении неблагоприятных условий амеба инцистируется.

6.4.1.2.2. Амеба дизентерийная (entamoeba hystolitica)

Некоторые виды амеб приспособлены к паразитическому образу жизни в кишечнике позвоночных и беспозвоночных животных. В толстом кишечнике человека паразитируют 6 видов амеб. Пять видов обитают в просвете кишечника, питаются бактериями и не оказывают патогенных влияний на организм человека. Один вид - дизентерийная амеба *(Entamoeba histolytica,* рис. 316) - при определенных условиях

может вызвать тяжелое заболевание - амебиаз (амебная дизентерия). Это заболевание встречается чаще всего в районах с жарким и теплым климатом.

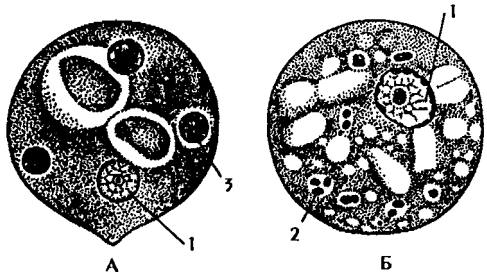


Рис. 316. **Амебы из кишечника человека. *А* - дизентерийная амеба. *Б* - кишечная амеба: *1* - ядро, *2* - фагоцитированные бактерии, *3* - фагоцитированные эритроциты.**

У человека дизентерийная амеба паразитирует в трех формах, смотря по фазам жизни:

- вегетативной формой малой;
- вегетативной формой крупной;
- цисты.

Дизентерийная амеба в организм человека попадает на стадии цисты (см. рис. 315). Заражение происходит через немытые овощи, фрукты, некипяченную воду. Оболочка цисты растворяется в толстом кишечнике под действием ферментов. Четыре вегетативные малые формы выходят в просвет кишечника. Их размеры от 7 до 15 мкм. Амебы питаются бактериями и грибками, переваривая их в вакуолях, и не наносят вреда здоровью человека. После нескольких циклов бесполого размножения малые просветные формы могут превратиться в цисты. Перед инцистированием амебы округляются, перестают питаться и двигаться, образуя предцистные формы. Зрелая инвазионная циста содержит четыре ядра и цитоплазму. Размеры цист - 10 - 15 мкм. Люди, в кишечнике которых есть эти формы, способны выделять их во внешнюю среду годами. Таких людей называют цистоносителями.

Возникновению заболевания способствуют бактерии определенного вида, попадающие в кишечник человека с пищей. Бактерии подготавливают слизистую оболочку кишечника к проникновению амеб.

Вегетативные малые формы амеб внедряются в стенки кишечника, поселяясь между ворсинками, интенсивно размножаются, превращаясь в тканевые формы. С помощью протеолитических ферментов они разрушают кишечный эпителий, вызывая язвенные поражения кишечника, способствуя возникновению кровотечений. Болезнь сопровождается кровавым поносом. Чаще всего поражаются слепая и сигмовидная кишки. Оставшиеся в просвете кишечника амебы начинают питаться эритроцитами, увеличиваются в размерах до 45 мкм и превращаются в крупные вегетативные формы. Эти формы амебы имеют широкие и тупые псевдоподии и способны передвигаться. С током крови амебы могут попасть в печень, легкие, мозг и другие органы и вызвать абсцессы. Проникновение амеб

сквозь стенку кишечника приводит к прободению и перитониту (рис. 317).

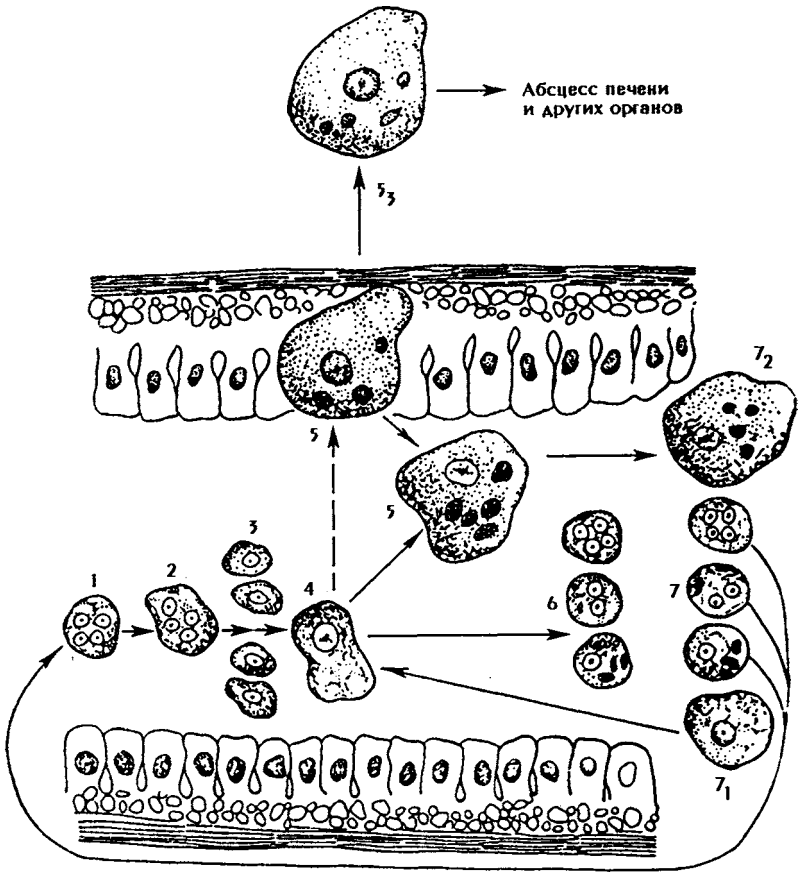


Рис. 317. **Схема жизненного цикла *Entamoeba histilytica: 1* - циста, попавшая в пищеварительный тракт; *2* - выход амебы из цисты; *3, 4* - мелкая вегетативная форма *(forma minuta)* в просвете кишки; *5* - крупная вегетативная форма *(forma ma - gna), 6* - цисты в кишечнике; *7* - формы, встречающиеся в кровянисто - слизистых выделениях кишечника.**

При лечении крупные вегетативные формы снова превращаются в малые, которые инцистируются. Больной выздоравливает или заболевание переходит в хроническую форму.

Лабораторную диагностику амебиаза проводят путем нахождения в фекалиях крупных вегетативных форм, содержащих эритроциты. При хронической форме и цистоносительстве в фекалиях обнаруживают 4 - ядерные цисты.

Профилактика амебиаза предполагает мытье овощей, фруктов, питье кипяченой воды, соблюдение правил личной гигиены, а также выявление больных и цистоносителей.

Кроме дизентерийной амебы в просвете толстого кишечника человека очень часто может обитать непатогенная кишечная амеба *(Entamoeba coli,* см. рис. 316). Она также образует малую и крупную вегетативные формы. Цитоплазма амебы не имеет резкой границы между эктоплазмой и эндоплазмой. Есть много вакуолей. Питается амеба бактериями и грибками, но не заглатывает эритроциты. Образует много мелких псевдоподий, но почти не двигается. Ядро богаче хроматином по сравнению с ядром дизентерийной амебы. Циста диаметром 14 - 26 мкм имеет 8

ядер (см. рис. 315). В центре видна светлая крупная гликогеновая вакуоль.

6.4.1.2.3. РОТОВАЯ АМЕБА (ENTAMOEBA GINGIVALIS)

В полости рта у человека часто встречается ротовая амеба. Вегетативная форма имеет величину от 5 до 30 мкм. Цитоплазма содержит большое количество пищеварительных вакуолей. Питается бактериями, лейкоцитами. Цисты не обнаружены (рис. 318).

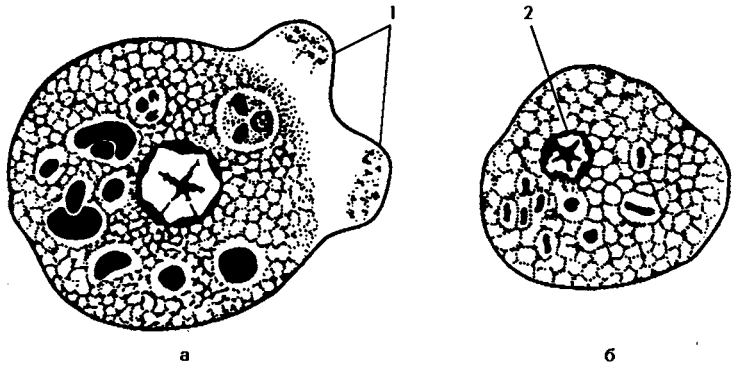


Рис. 318. **Ротовая амеба с фагоцитированными лейкоцитами *(а)* и бактериями *(б)*: *1* - псевдоподии; *2* - ядра с пятиугольной кариосомой.**

В литературе описаны случаи возникновения острого менингита со смертельным исходом, вызванные инвазией свободноживущей амебы *(Acanthamoeba).*

Эти амебы могли попасть в носоглотку человека при купании в пресных водоемах за несколько дней до начала заболевания. Свободноживущие амебы по ходу обонятельных нервов проникли в мозг и поразили его.

6.4.1.3. КЛАСС ЖГУТИКОНОСЦЫ (FLAGELLATA)

К типу Простейших относится класс Жгутиконосцев, насчитывающий 6000 - 8000 видов. Органеллами передвижения служат жгутики. Их может быть от 1 до 8. Тело покрыто пелликулой, и поэтому они имеют постоянную форму. Среди Жгутиконосцев встречаются формы, соединяющие в себе признаки животных и растительных организмов, то есть организмы как с автотрофным, так и гетеротрофным типом ассимиляции. Например, эвглена зеленая, подобно растениям, содержит хлорофилл и обладает способностью к фотосинтезу. При отсутствии света эвглена способна поглощать готовые органические вещества (см. рис. 310).

Среди Жгутиконосцев встречаются колониальные формы, имеющие сложное строение и рассматривающиеся как переходные формы от одноклеточных к многоклеточным организмам (см. рис. 312).

Жгутиконосцы обитают как в морских, так и в пресных водоемах. Многие Жгутиконосцы паразитируют в организме животных и человека. Средой обитания паразитических форм может быть жидкая часть (плазма) крови, спинномозговая

жидкость, кишечник, кожа, мочеполовая система (см. рис. 311, 313, 319, 322).

6.4.1.3.1. ЭВГЛЕНА ЗЕЛЕНАЯ (EUGLENA VIRIDIS)

Представителем свободноживущих Жгутиконосцев, ведущих одиночный образ жизни, может быть эвглена зеленая (см. рис. 310). Она соединяет в себе черты растительных и животных организмов. Эвглена обитает в загрязненных водоемах, лужах. Тело эвглены длиной около 0,05 мм имеет веретенообразную форму и покрыто кутикулой. На переднем конце находится жгутик. Передвижение происходит с помощью жгутика, совершающего вращательные движения, в результате чего эвглена как бы ввинчивается в окружающую среду. Жгутик - тонкий цитоплазматический вырост, состоящий из тончайших фибрилл. Своим основанием он прикреплен к базальному тельцу или кинетосоме. На переднем конце тела находится глотка, ведущая в резервуар. Сбоку от резервуара располагается органелла ярко - красного цвета - светочувствительный глазок или стигма. Эвглена проявляет положительный фототаксис.

Осморегуляция и выделение осуществляется сократительной вакуолью, расположенной на переднем конце тела. Жидкость поступает в вакуоль по приводящим канальцам.

В задней части тела эвглены заметно крупное ядро.

В цитоплазме имеется большое количество хроматофоров, в которых находится хлорофилл. Благодаря присутствию хлорофилла эвглена способна к фотосинтезу. В темноте она может питаться как животное - готовыми органическими веществами - или загоняя мелкие частицы (бактерии) в глотку или осмотически. Эвглена как автотрофный, так и гетеротрофный организм. Такие организмы называют миксотрофными, то есть имеющими смешанный тип ассимиляции.

Размножается эвглена бесполым путем - продольным делением. Сначала делится ядро, удваиваются базальное тельце, хроматофоры, затем делится цитоплазма. Жгутик отпадает или переходит к одной особи, а у другой он образуется снова (см. рис. 76).

При неблагоприятных условиях эвглены инцистируются.

6.4.1.3.2. КОЛОНИАЛЬНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ - ВОЛЬВОКС (VOLVOX GLOBATOR)

Кроме одиночных жгутиконосцев в классе встречаются и колониальные формы. Колония представляет собой группу организмов, ведущих совместное существование (см. рис. 312).

Колония вольвокс *(Volvox globator)* - это шар, состоящий из большого числа одноклеточных жгутиконосцев (от 50 до 50000). Все особи колонии расположены по поверхности шара в один ряд и соединены цитоплазматическими мостиками. В середине шара находится студенистое вещество. Отдельную особь колонии называют зооидом. Каждый зооид имеет два жгутика, ядро, стигму и хроматофор с хлорофиллом. Питается каждая особь самостоятельно, перемещение колонии

происходит согласованно. В колонии вольвокс существует специализация функций. Небольшая часть особей способна к размножению. Их называют - генеративные зооиды. Остальные особи - соматические зооиды - не способны к размножению.

Колонии вольвокс свойственно бесполое и половое размножение. Весной генеративные особи погружаются внутрь колоний и там начинают делиться митозом. Каждая особь делится на два, четыре, восемь и т.д. зооидов, которые связаны между собой. Внутри материнской колонии образуются дочерние, состоящие из многих зооидов. Затем материнская колония разрушается и дочерние существуют самостоятельно. Осенью из генеративных зооидов образуются два вида половых особей (гамет) - женские макрогаметы и мужские микрогаметы. Макрогаметы не делятся, а только растут. Они неподвижны. Особи, дающие микрогаметы, многократно делятся и образуют большое количество подвижных двужгутиковых гамет. Микрогаметы активно отыскивают неподвижные макрогаметы и сливаются с ними. Оплодотворенная макрогамета (зигота) окружается плотной оболочкой. При благоприятных условиях диплоидная зигота делится мейозом (первые два деления) и далее образуется новая колония. Так происходит половой процесс у вольвокса, осуществляющийся по типу оогамной копуляции (см. рис. 312).

Колониальных жгутиконосцев рассматривают как переходную форму от одноклеточных организмов к многоклеточным.

6.4.1.3.3. ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ - ЛЯМБЛИЯ (LAMBLIA INTESTINALIS)

Среди жгутиконосцев много паразитов, вызывающих заболевания человека и животных.

К паразитическим жгутиконосцам относят лямблию *(Lambha intestinalis,* см. рис. 311), описанную профессором Харьковского университета Д.Ф.Лямблем в 1859 г. Лямблии обитают в верхнем отделе тонкого кишечника (в двенадцатиперстной кишке), иногда в желчевыводящих протоках и вызывают заболевание - лямблиоз.

Лямблиоз широко распространен на всем земном шаре и встречается у детей и взрослых.

Лямблия имеет тело грушевидной формы размером от 10 до 18 мкм. На передней части тела находится присасывательный диск, с помощью которого паразит прикрепляется к слизистой оболочке кишечника. Все органеллы парные. В расширенной части тела симметрично располагаются два ядра. Между ядрами, по продольной оси в середине проходят два опорных стержня - аксостили. Между ядрами лежит группа базальных гранул, от которых берут начало 4 пары жгутиков. Позади присасывательного диска, почти перпендикулярно к продольной оси тела, располагаются парабазальные тела. Питаются лямблии осмотически. В нижних отделах кишечника человека лямблии могут инцистироваться. Размножаются лямблии продольным делением.

Заражение происходит при попадании цист с водой или пищевыми продуктами в пищеварительный тракт. Диагноз ставят - при нахождении цист в фекалиях или

вегетативных форм в содержимом двенадцатиперстной кишки.

Профилактика состоит в охране воды и пищевых продуктов от загрязнения. Очень важно соблюдать правила личной гигиены.

6.4.1.3.4. РОД ТРИХОМОНАДЫ (TRICHOMONAS)

Кроме лямблии к паразитическим жгутиконосцам относят представителей рода Трихомонад (см. рис. 313).

В толстом кишечнике у человека обитает кишечная трихомона - да *(Trichomonas hominis),* Ее размеры от 5 до 15 мкм. Тело овальной формы. В передней части тела находится ядро и клеточный рот (цистом). Посредине тела расположен опорный стержень (аксостиль). Передвигается трихомонада с помощью четырех жгутиков и ундулирующей мембраны. Четыре жгутика находятся на переднем конце тела свободно, а пятый начинается в передней части тела, идет вдоль его края назад. Между жгутиком и телом образуется ундулирующая мембрана. Питается трихомонада бактериями, которые попадают в организм через клеточный рот. Переваривание пищи происходит в пищеварительных вакуолях. Размножаются трихомонады продольным делением. Цисты не обнаружены.

Паразитирование кишечной трихомонады у человека вызывает развитие воспалительных заболеваний кишечника.

Заражение кишечной трихомонадой происходит через немытые овощи, фрукты, грязные руки и некипяченную воду.

Для диагностики исследуют мазки фекалий.

Профилактика заключается в соблюдении правил личной гигиены.

В мочеполовых путях женщин и мужчин обитает влагалищная трихомонада *(Trichomonas vaginalis),* Она вызывает заболевание - трихомоноз. Ее размеры больше, по сравнению с кишечной трихомонадой и составляют от 7 до 23 мкм. Впереди расположены четыре свободные жгутика и ундулирующая мембрана, которая доходит до середины тела трихомонады. Есть аксостиль.

Питается влагалищная трихомонада осмотически. У нее отсутствует клеточный рот. Размножается продольным делением. Цист не образует.

Заражение происходит половым путем, при пользовании предметами личной гигиены больных трихомонозом.

Диагноз ставят путем исследования мазков из отделяемого влагалища и уретры.

Профилактика направлена на выявление и лечение больных трихомонозом, а также ознакомление населения с путями передачи возбудителя.

В ротовой полости человека может обитать ротовая трихомонада *(Trichomonas buccalis).* Ее размеры от 5 до 12 мкм. Трихомонада имеет четыре жгутика, круглое ядро и ундулирующую мембрану, проходящую по краю тела на 2/3 его длины.

Ротовая трихомонада может вызывать воспалительные процессы в ротовой

полости человека.

Профилактика связана с уходом за зубами и полостью рта.

6.4.1.3.5. РОД ЛЕЙШМАНИИ (LEISHMANIA)

Кроме трихомонад к паразитическим жгутиконосцам относят лейшманий. Лейшмании паразитируют внутри клеток и тканей человека и животных. Внутриклеточная форма не имеет жгутиков и называется лейшманиальной. Жгутиковая стадия проходит в организме насекомых (москитов), которые являются переносчиками лейшманий. Заболевания, вызываемые различными видами лейшманий называют лейшманиозами и относят к трансмиссивным с природной очаговостью. Эта группа заболеваний, которые связаны с определенным комплексом природных условий и могут существовать в природе независимо от человека. Наличие очагов этих заболеваний связано с тремя группами организмов:

1) возбудителей заболеваний;

2) хозяев возбудителей (представляющих естественный резервуар возбудителей заболеваний);

3) переносчиков возбудителей заболеваний.

У человека встречается кожный, висцеральный и кожно-слизистый лейшманиоз.

Возбудитель кожного лейшманиоза *(Leishmania tropica)* был открыт русским ученым П.Д.Боровским в 1898 г. в Ташкенте. Лейшмании очень малы (2 - 8 мкм). Паразитируют в клетках кожи человека, в результате чего образуются длительно не заживающие язвы. Заражение происходит при укусе человека москитом (рис. 320), в слюнных железах которого находятся жгутиковые формы паразита, имеющие удлиненное тело и один жгутик на переднем конце (лептомонадная форма). На поверхности кожи (на открытых частях тела в местах укуса), через 3 - 8 месяцев появляется небольшой бугорок буровато - красного цвета. В это период паразит интенсивно размножается и имеет округлую безжгутиковую форму. На месте бугорка через 3 - 6 месяцев образуется сухая корка, прикрывающая небольшую язву. Заболевание длится около года, после чего язва начинает рубцеваться. Рубцы остаются на всю жизнь, возникает иммунитет к лейшманиозу (рис. 319).

Рис. 319. **Язвы, вызываемые *Leishmania tropica* (пендинская язва).**

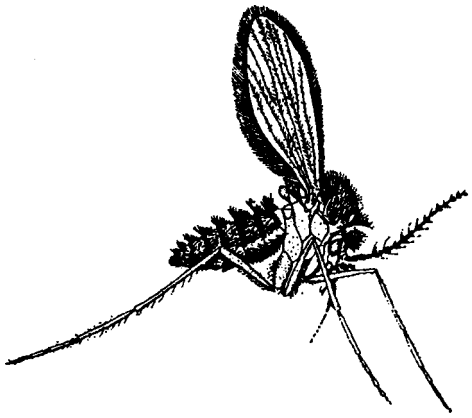


Рис. 320. **Москит *Phlebotomw. papatasii* (по Смарту).**

Заражение москита лейшманиями происходит при питании на больных животных (резервуарных хозяевах - больших песчанках) или человеке. Вместе с кровью лейшмании попадают в пищеварительный тракт москита, где превращаются в жгутиковую форму размножаются и передвигаются в передние отделы пищеварительной системы а далее в хоботок. После этого москит снова способен передать возбудителя незараженным хозяевам (рис 321)

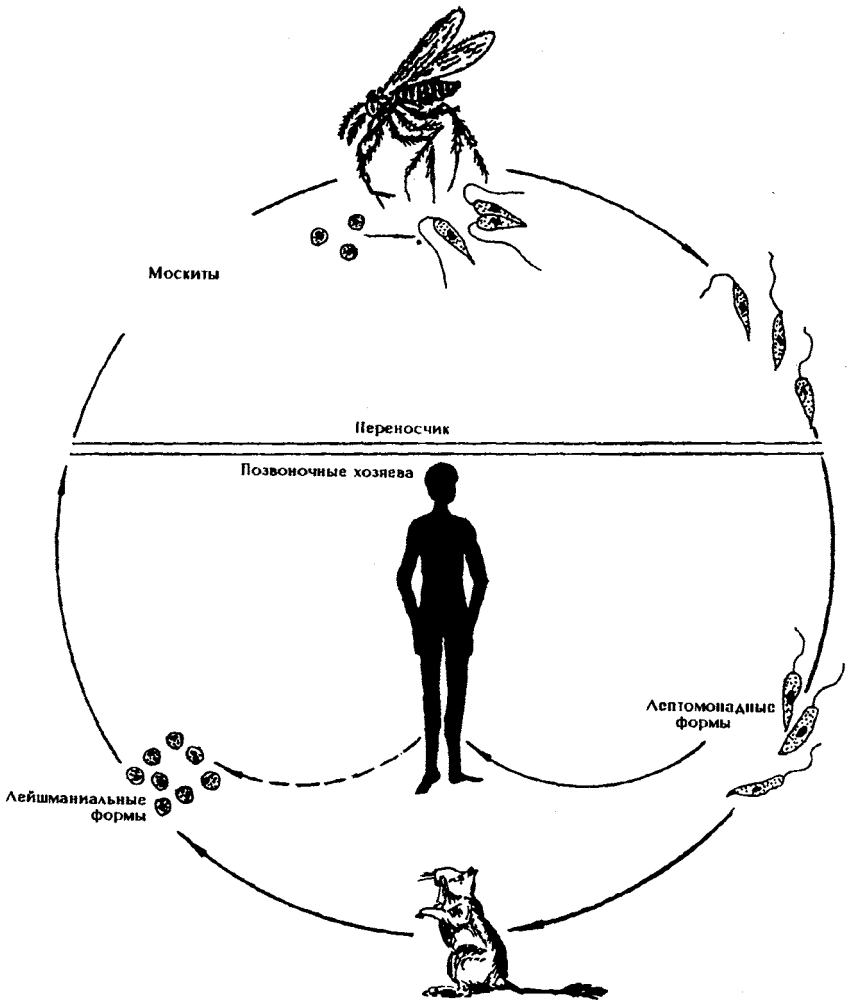


Рис. 321. **Жизненный цикл *Leishmania tropica.***

Заболевание распространено в Европе, Африке, Азии, Америке, а также в районах Средней Азии и Закавказья. Кожный лейшманиоз называют также болезнью Боровского, пендинской язвой.

Диагноз кожного лейшманиоза ставят при нахождении паразитов в клетках крови, взятых из язвы.

Профилактика связана с защитой от укусов москитов и борьбой с ними и резервуарными хозяевами. Рекомендуют делать прививки.

Возбудители висцерального лейшманиоза *(Leishmania donovam)* (внутреннего или кала-азар) имеют размеры 2 - 4 мкм (рис 322*).* Резервуарными хозяевами могут быть собаки, волки шакалы. Заражение человека происходит при укусе москита, являющегося переносчиком возбудителя лейшманиоза. Инкубационный период длится от 3 до 5 месяцев. Лейшмании, паразитируя в клетках внутренних органов - в печени, селезенке, костном мозге лимфатических узлах, стенках кишечника - интенсивно в них размножаются. Заболевание сопровождается лихорадкой, анемией, увеличением печени, селезенки, истощением организма. Часто болеют дети. При правильном лечении выздоровление наступает через 2 - 3 месяца. При отсутствии лечения наблюдается высокий процент смертельных исходов (рис. 322).

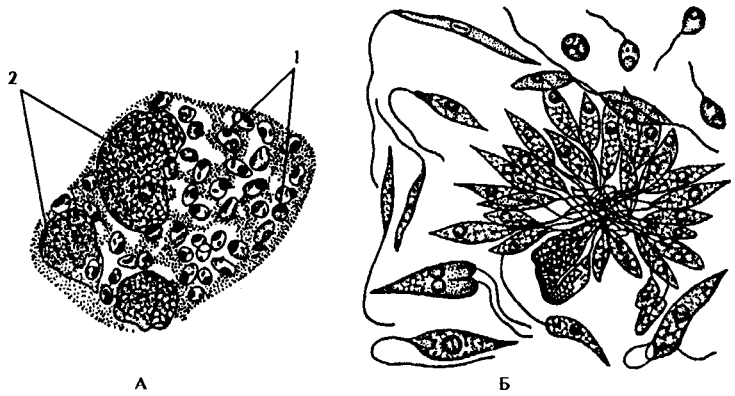


Рис. 322. ***Leishmania donouani. А*** **- паразиты в клетке хозяина (по Майеру).** ***Б*** **- жгутиковые формы лейшманий в культуре (по Веньону):** ***1*** **- лейшмании,** ***2*** **- ядро клетки хозяина.**

Для постановки диагноза делают пункцию селезенки, лимфатических желез, грудины, биопсию печени.

Висцеральный лейшманиоз распространен в странах Азии, тропической Африки, Португалии, Испании, Италии, а также Средней Азии и Закавказья.

Профилактика направлена на выявление, лечение и уничтожение животных, больных лейшманиозом, борьбу с москитами и защиту человека от укусов москитов.

6.4.1.3.6. РОД ТРИПАНОСОМЫ (TRYPANOSOMA)

К трансмиссивным заболеваниям с природной очаговостью относят трипаносомоз. Это тяжелое заболевание, называемое также сонной болезнью, встречается в странах Африки и Южной Америки (рис. 324). Болезнь у человека вызывают жгутиковые простейшие, называемые трипаносомами *(Trypanosoma gambiense),* паразитирующие в крови, лимфе, спинномозговой жидкости.

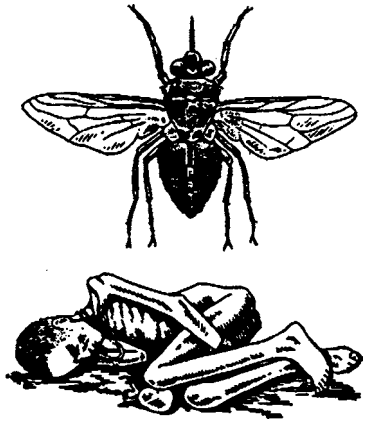


Рис. 324. **Муха це - це** ***Gloccina palpalis*** **(вверху). Больной сонной болезнью на последних стадиях заболевания (внизу).**

Жизненный цикл трипаносом проходит в двух хозяевах: первом - позвоночное животное или человек, втором - беспозвоночное животное (насекомое).

Заражение человека африканской сонной болезнью происходит при укусе и сосании крови кровососущей мухой це - це, в слюнных железах которой обитает

инвазионная стадия трипаносомы (рис. 327).

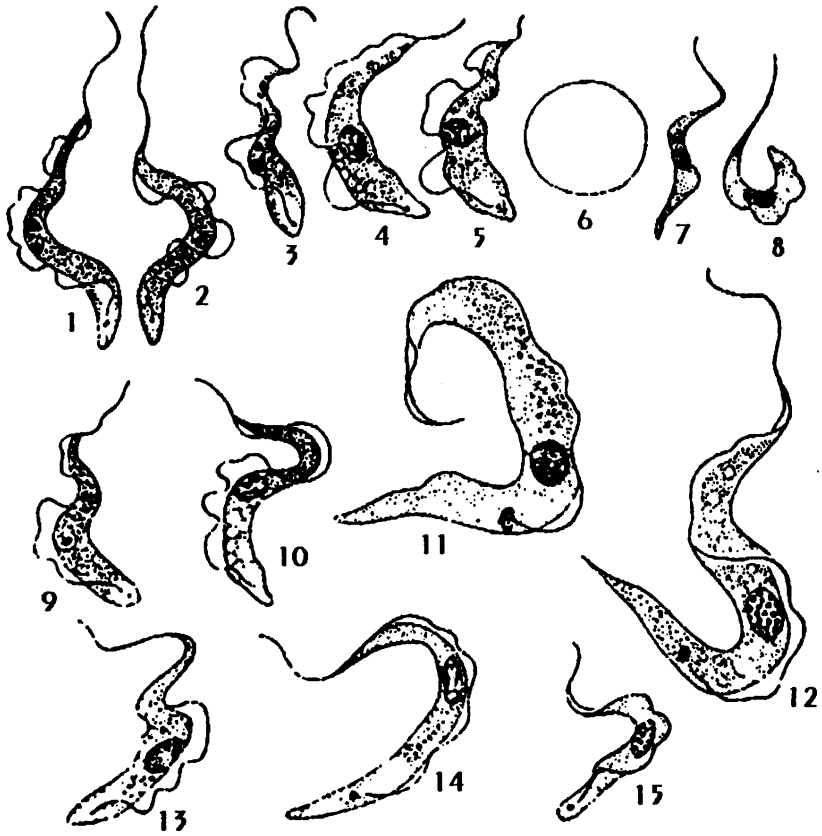


Рис. 327. **Различные виды паразитического биченосца *Trypanosoma. 1 - 5* - три - паносомы сонной болезни человека, *6* - эритроцит человека при том же увеличении, *7 - 8 - T.cruzi, 9 - T.brucei, 10 - T.euangi, 11 - T.melaphagium* (непатогенная форма в крови овец), *12 - T.theileri, 13 - T.equinum, 14 - T.equiperdum, 15 - T.levisil,***

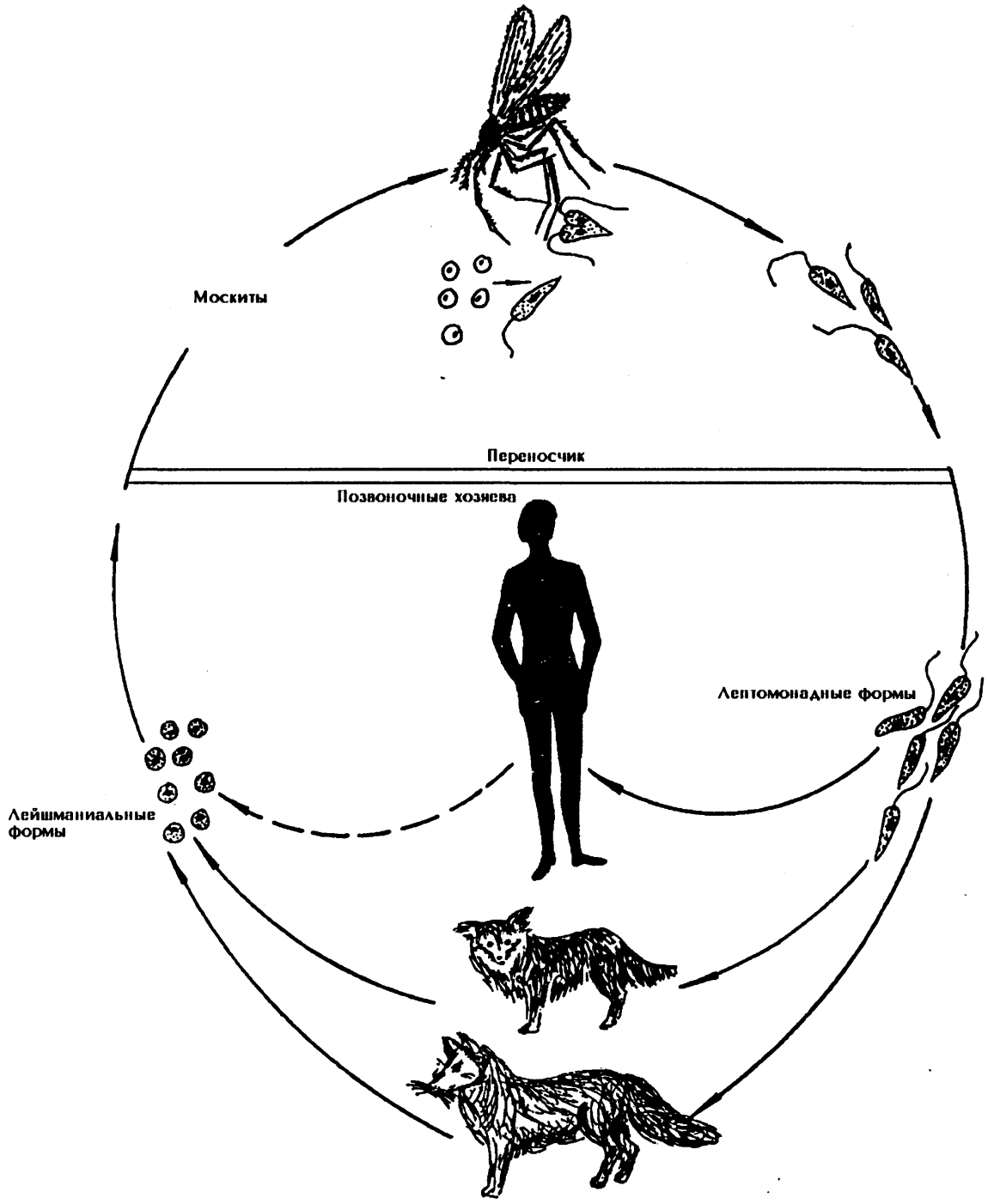


Рис. 323. **Жизненный цикл *Leishmania donovani,***

В организме человека паразит образует трипаносомную форму. Размеры от 13 до 39 мкм. Тело трипаносомы вытянутое, суженное в концах. Ядро находится в центре. На заднем теле расположен блефаропласт. От него отходит жгутик, тянущийся к переднему концу тела. Выйдя за пределы тела жгутик образует свободную часть. Между жгутиком и телом имеется ундулирующая мембрана. Передвижение трипаносом происходит за счет движения жгутика и ундулирующей мембраны. Питание осуществляется осмотически. Размножение бесполое, путем продольного деления (рис. 325).

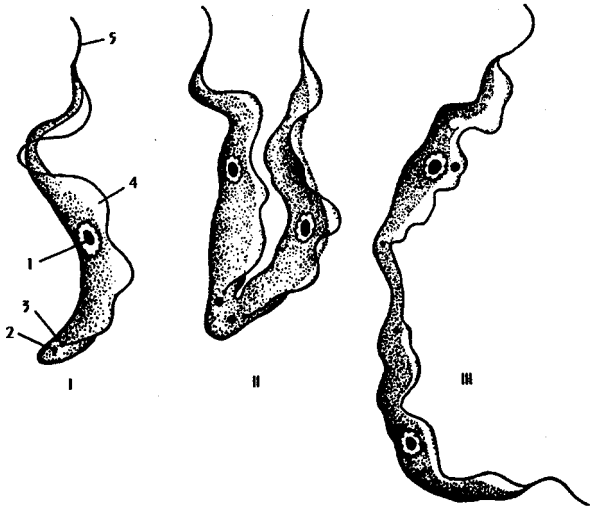


Рис. 325. *Trypanosoma brucei: I* - начальная форма из крови; *II* , *III* - стадии деления. *1* - ядро, *2* - блефаропласт, *3* - базальное зерно жгутика, *4* - ундулирующая мембрана, *5* - жгутик.

Инкубационный период длится 2 - 3 недели, а болезнь протекает в течение 4 - 7 недель. На ранних стадиях болезни трипаносомы размножаются в крови и лимфе, проникают в лимфатические узлы, которые увеличиваются.

На более поздних стадиях трипаносомы попадают в спинномозговую жидкость, спинной и головной мозг. Возникают тяжелые нарушения центральной нервной системы, развивается мышечная слабость, сонливость, депрессия и болезнь очень часто заканчивается смертью.

В организм мухи цеце трипаносомы попадают с кровью больного человека при сосании. Трипаносомы проникают в желудок насекомых. Там они размножаются, меняют форму, проходят часть цикла развития. Затем они оказываются в слюнных железах мухи цеце, где превращаются в инвазионную форму. Весь цикл развития в организме мухи цеце занимает около 20 дней. После этого муха це - це способна заражать человека и резервуарных хозяев (антилоп, коз, свиней, овец) (рис. 328).

Для диагностики исследуют кровь, спинномозговую жидкость, пунктаты лимфатических узлов.

Профилактика связана с выявлением и лечением больных сонной болезнью, уничтожением переносчиков.

В Южной и Центральной Америке другой вид трипаносом *(Trypanosoma cruzi)* вызывает болезнь Чагаса (рис. 327). Размер трипаносом 20 мкм. Промежуточными хозяевами и переносчиками являются триатомовые клопы, называемые также "поцелуйными" (рис. 326).

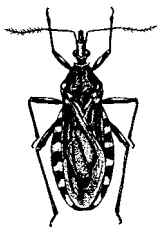


Рис. 326. **Поцелуйный клоп.**

Резервуарными хозяевами служат броненосцы, муравьеды, белки, крысы, собаки, кошки.

Триатомовые клопы активны ночью. Они кусают человека в область губ и глаз. Во время сосания крови клопы оставляют фекалии и находящиеся на них трипаносомы попадают в ранку. Трипа - носомы проникают с кровью в клетки различных органов. Там они превращаются в безжгутиковую лейшманиальную форму и интенсивно делятся. Затем они превращаются в критидиальную и трипа - носомальную форму. Проникая в кровь, трипаносомы попадают в новые клетки. Часто поражается сердечная мышца, нервная система, поперечно - полосатые мышцы, эндокринная система.

Инкубационный период длится от 3 до 7 дней. Часто болеют дети. В некоторых случаях смерть наступает через 2 - 4 недели.

Иногда болезнь может протекать хронически, в зависимости от поражения систем органов. Такое течение болезни длится до 12 лет (см. рис. 329).

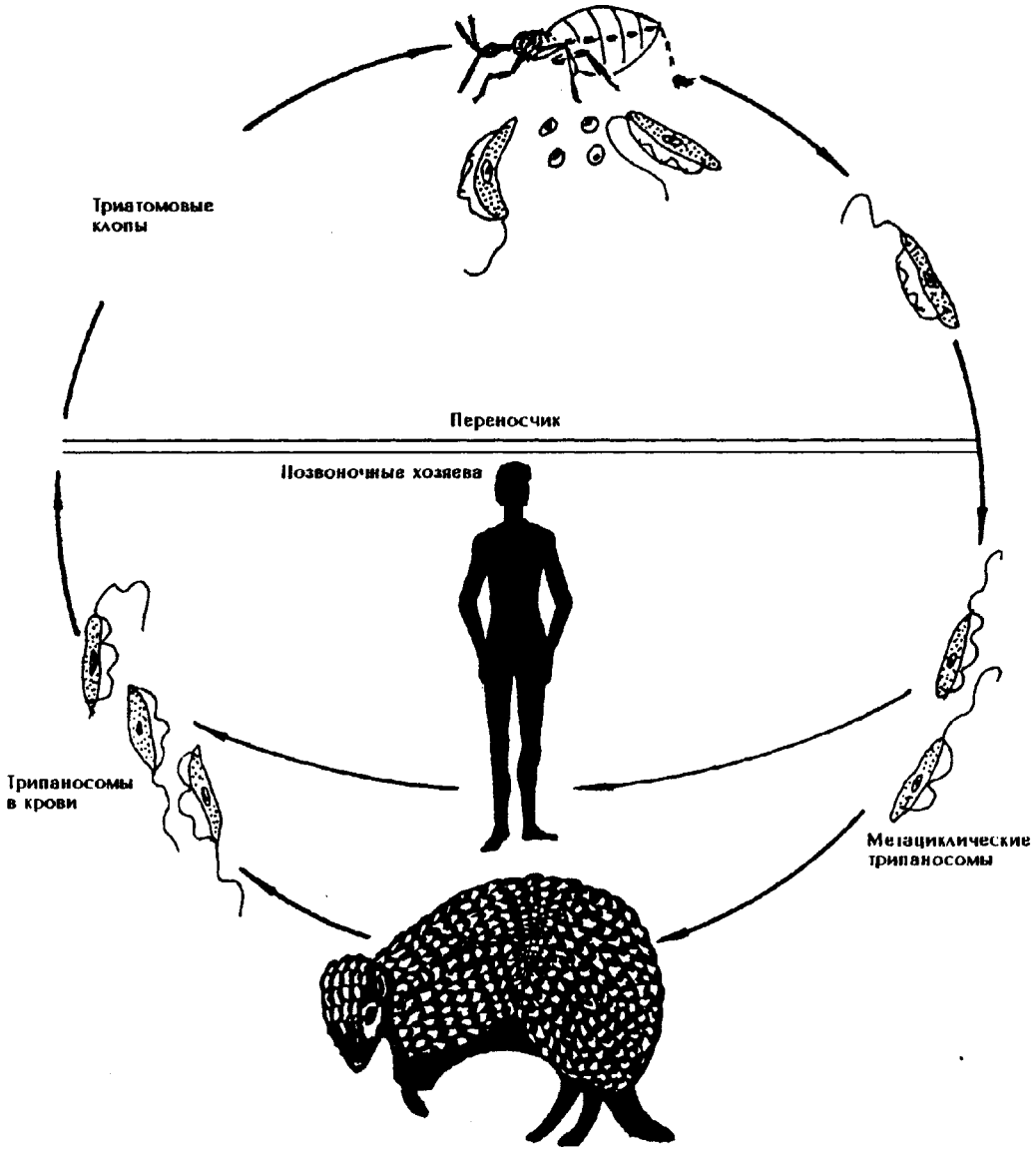


Рис. 329. **Жизненный цикл *Trypanosoma cruzi.***

Диагноз на ранних стадиях ставят по нахождению трипаносом в крови. На более поздних - исследуют спинномозговую жидкость. Применяют эффективный метод ксенодиагностику - кормление незараженных клопов на больных. В кишечнике клопа трипаносомы размножаются, и на 10 - 20 - й день их можно обнаружить.

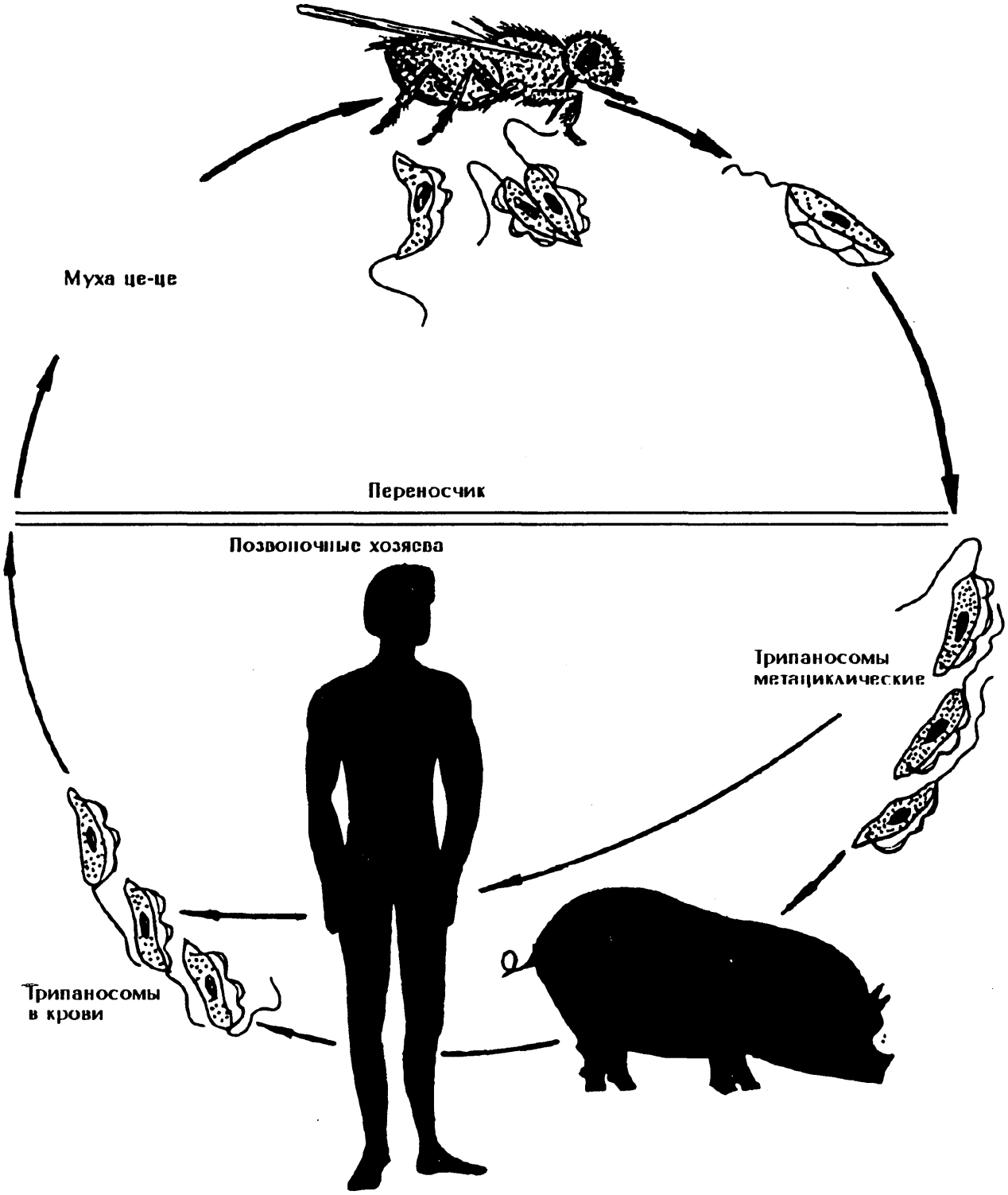


Рис. **328. Жизненный цикл *Trypanosoma gambienese.***

6.4.1.4. КЛАСС СПОРОВИКИ (SPOROZOA)

6.4.1.4.1. ОТРЯД КРОВЯНЫЕ СПОРОВИКИ

К классу Споровиков относят около 3600 видов, ведущих паразитический

образ жизни. Они не имеют органелл передвижения;

пищеварительных, сократительных вакуолей, питание и выделение происходит осмотически. Жизненный цикл сложный и связан со сменой хозяина.

Бесполое размножение обычно осуществляется в форме шизогонии или множественного деления. При этом ядро делится сразу на несколько частей, затем на столько же частей делится цитоплазма и образуется соответствующее число дочерних особей. Бесполое размножение происходит в теле позвоночных животных и человека, а половое в организме безпозвоночных (малярийного комара).

Паразиты человека относятся к отряду кровяных споровиков. Наибольший интерес представляет малярийный плазмодий, вызывающий заболевание человека - малярию. Описал малярийного плазмодия французский врач А.Лаверан в 1878 г. У человека вызывают заболевание 4 вида малярийных плазмодиев: возбудитель трехдневной малярии *(Plasmodium vivax),* возбудитель четырехдневной малярии *(Plasmodium malariae),* возбудитель тропической малярии *(Plasmodium falciparum)* и возбудитель малярии типа трехдневной *(Plasmodium ouale)* (рис. 330).

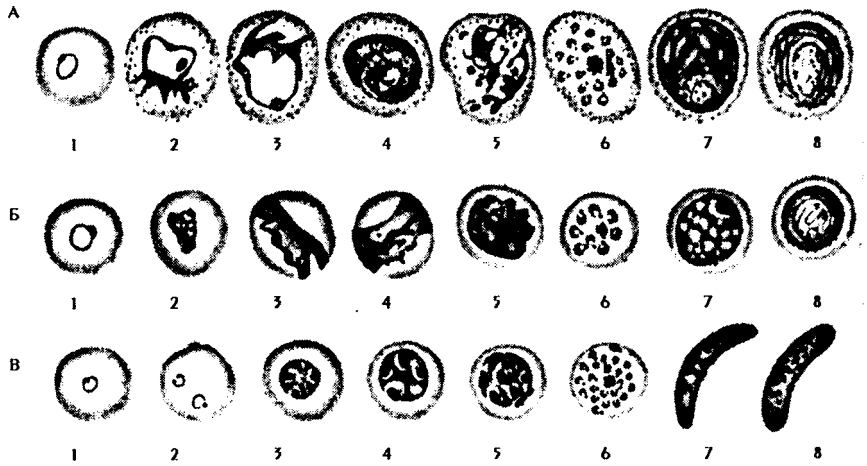


Рис. 330. **Малярийные плазмодии. Сравнительная морфология возбудителей малярии человека в мазке крови: А - *Plasmodium vivax; Б - Plasmodium malaria', В - Plasmodium falciparum: 1,2* - стадия кольца; *3,4* - амебовидные шизонты; *5,6* - схизогенез (меруляция); *7,8* - гаметоциты.**

Заболевание малярией выражается в повторяющихся с определенной частотой приступах лихорадки, сопровождающихся подъемом температуры,

Малярия распространена в странах с жарким и влажным климатом, расположенных в тропическом и субтропическом поясе, и там, где обитает малярийный комар. Это антропоноз, так как резервуаром может быть только человек. Малярия - облигатно-трансмиссивное заболевание, передается с помощью кровососущих насекомых, природно-эндемичная инфекция.

Заражение человека происходит при укусе самками малярийного комара, содержащими малярийный плазмодий на стадии спорозоита. Спорозоиты имеют размеры 5 - 8 мкм. Током крови они разносятся по телу и внедряются в клетки печени, где превращаются в шизонтов, размножающихся бесполым путем

(шизогонией). В результате этого образуются мерозоиты, которые внедряются в эритроциты, где снова растут и делятся. Цикл развития мерозоитов в эритроцитах повторяется несколько раз (рис. 331).

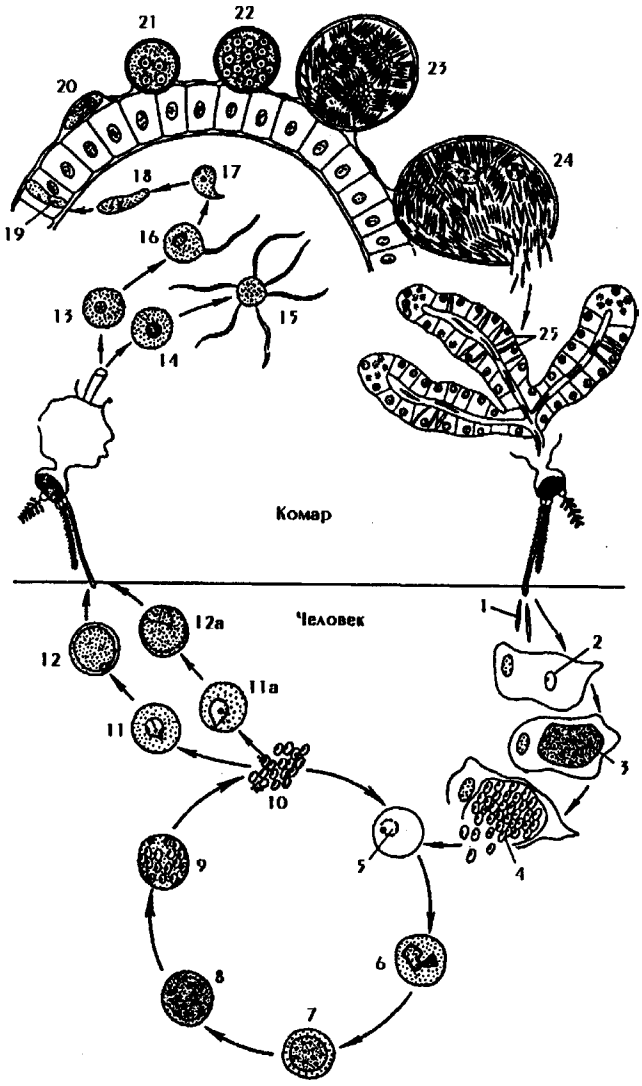


Рис. 331. **Цикл развития малярийного плазмодия рода *Plasmodium* (ориг. схема Е.М.Хейсина): *1* - спорозоиты; *2 - 4* шизогония в печени (спорозоит, внедрившийся в печеночную клетку, *2* - растущий шизонт с многочисленными ядрами, *4* - шизонт, распадающийся на мерозоиты); *5 - 10* - эритроцитарная шизогония *(5* - молодой шизонт в форме кольца, *6* - растущий шизонт с псевдоподиями, *7* - деление ядер внутри развивающегося шизонта, *9 - 10* - распад шизонта на мерозоиты и выход их из эритроцита, кроме мерозоитов, видны зерна пигмента); *11* - молодой макрогамонт; *11 а* - молодой микрогамонт; *12* - зрелый макрогамонт; *12 а* - зрелый микрогамонт; *13* - макрогамета; *14* - микрогамета; *15* - образование микрогамет (флагелляция); *16* - копуляция; *17* - зигота; *18* - подвижная зигота (оокинета); *19* - проникновение оокинеты сквозь стенку желудка комара; *20* - превращение оокинеты в ооцисту на наружной стенке желудка комара; *21, 22* - растущая ооциста с делящимися ядрами; *23* - зрелая ооциста со спорозоитами и остаточным телом; *24* - спорозоиты, покидающие ооцисту; *25* - спорозоиты в слюнной железе комара.**

Правильное чередование приступов при малярии связано с периодичностью шизогонии в эритроцитах. Начало приступа (озноб) совпадает с распадом эритроцитов и поступлением в плазму крови мерозоитов и продуктов их

жизнедеятельности, вызывающих интоксикацию организма (рис. 332).

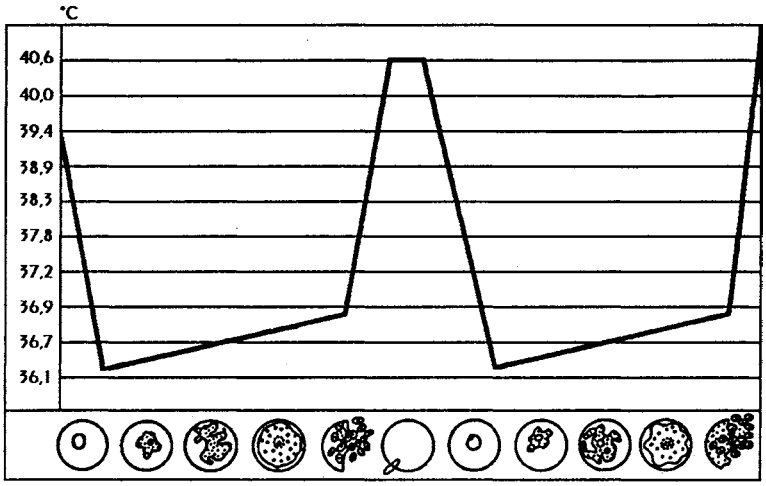


Рис. 332. **Температурная кривая больного, страдающего малярией, и ее связь с процессом размножения паразита в кровяном русле (из кн. Грассе).,**

После нескольких циклов бесполого размножения (шизогонии) начинается подготовка к половому процессу. При этом мерозоиты, находящиеся в эритроцитах, дают начало гамонтам (подготовительные стадии образования гамет).

Макрогамонты дадут впоследствии женские половые клетки - макрогаметы, микрогамонты - мужские микрогаметы. В крови человека образования половых клеток не происходит, так как человек - промежуточный хозяин в цикле развития малярийного плазмодия. Дальнейшее развитие плазмодия осуществляется, если гамонты с кровью попадают в желудок малярийного комара при сосании им крови больного человека. Малярийные комары - окончательные хозяева в цикле развития малярийного плазмодия. В желудке комара гамонты превращаются в крупные неподвижные макрогаметы и в мелкие подвижные микрогаметы. Происходит копуляция гамет, в результате чего образуется подвижная зигота (оокинета), которая внедряется в стенку желудка комара и инцистируются на стороне, обращенной в полость тела, превращаясь в ооцисту. Ядро зиготы многократно делится. Ооциста распадается на большое количество (до 10000) спорозоитов. Оболочка спороцисты разрушается и спорозоиты попадают в полость тела комара, а затем в слюнные железы насекомого. Малярийный комар снова может заражать человека. Ни на одной стадии паразит не находится во внешней среде.

Инкубационный период длится от 2 недель до 6 месяцев. Диагноз ставят при нахождении малярийных плазмодий в крови. Кровь берут непосредственно после приступа малярии.

Профилактика связана с уничтожением мест обитания малярийного комара.

6.4.1.4.2. ТОКСОПЛАЗМА *(TOXOPLASMA GONDII)*

К классу споровиков относят также токсоплазму *(Toxoplasma gondii)* - возбудитель токсоплазмоза. Токсоплазмоз - облигатный внутриклеточный паразит (рис. 333).

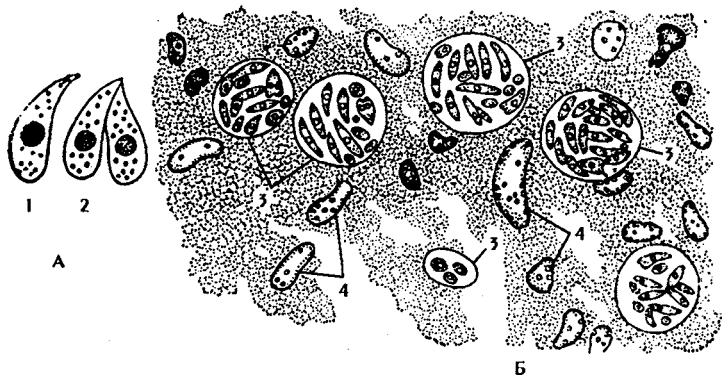


Рис. 333. **Токсоплазма *(Toxoplasma gondii). А* - отдельные особи токсоплазмы. *Б* - токсоплазмы в вакуолях в мозге крысы: *1* - покоящаяся форма, *2* - токсоплазма в момент почти полного разделения, *3* - многочисленные токсоплазмы в вакуолях мозга, *4* - ядра клеток мозга.**

Этот вид токсоплазмы был впервые описан в 1908 г. у грызунов гонди французскими учеными Николем и Мансо. Паразитирование токсоплазмы распространено повсеместно у многих видов млекопитающих и птиц.

В 1970 г. удалось полностью расшифровать цикл развития токсоплазмы, который проходит в организме двух хозяев. Окончательными хозяевами могут быть домашние кошки и другие представители семейства кошачьих. В их организме проходит кишечная фаза развития. Промежуточными хозяевами могут быть человек, многие виды млекопитающих, в том числе кошки и птицы. В организме промежуточных хозяев проходит внекишечная фаза развития. Полный цикл может осуществляться только в организме кошачьих (рис. 334, 335).

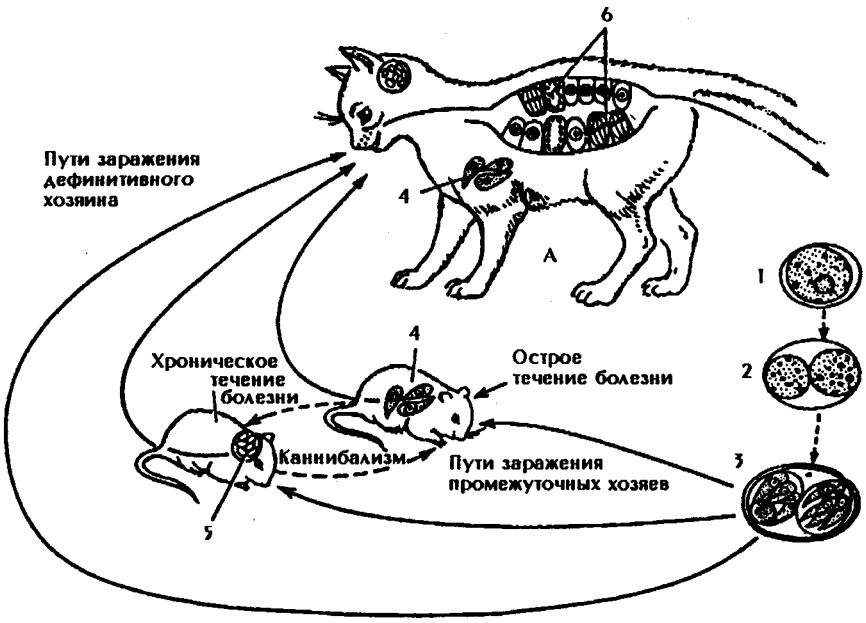


Рис. 334. **Жизненный цикл и пути заражения хозяина *Toxoplasma gondii* (по Френкелю). *А* - дефинитивный хозяин - кошка. *Б* - промежуточные хозяева - грызуны: *1 - 3* спорогония во внешней среде, *4* - трофозоиты во внутренних органах, 5 - цисты, *6* - шизогония и гаметогония в клетках кишечного эпителия.**

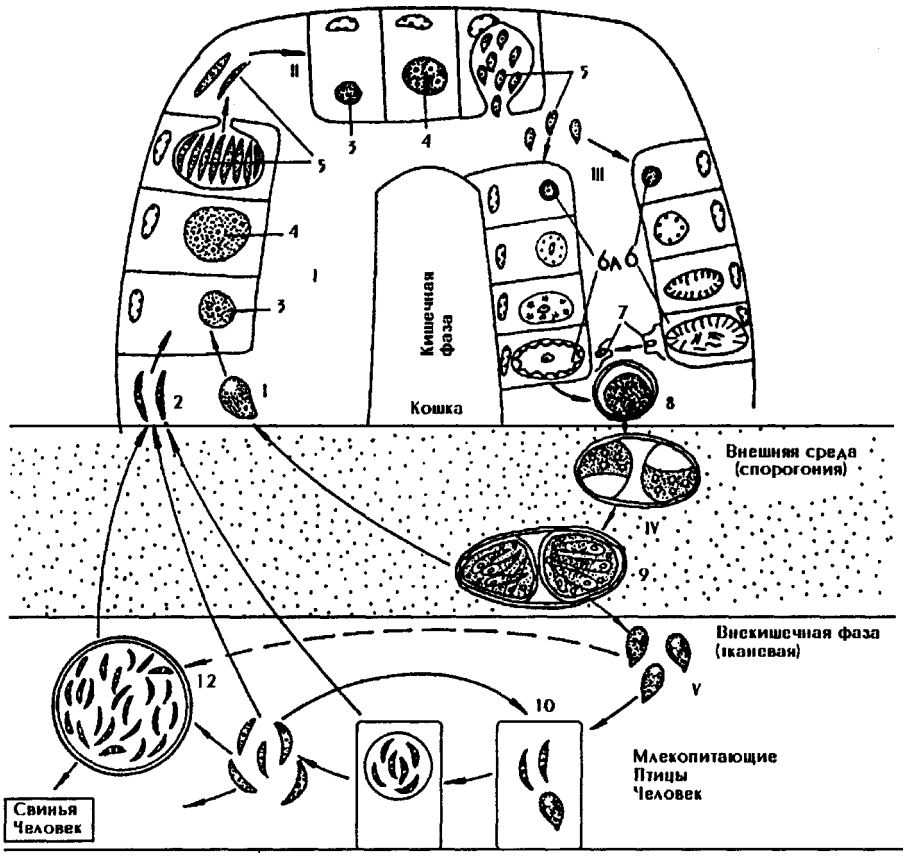


Рис. 335. **Жизненный цикл возбудителя токсоплазмоза. *I* - первое поколение шизогонии в клетках кишечника основного хозяина. *II* - второе поколение шизогонии. *III* - гематогония. *IV* - спорогония. *V* - внекишечная (тканевая) фаза (эндодиогения и эндополигения) в организме промежуточных хозяев. *1* - спорозоиты, *2* - эндозоиты и цистозоиты, *3* - молодой шизонт, *4* - растущий шизонт с множеством ядер, *5* - шизонт, распавшийся на мерозиты, *6* - развитие микрогамет, *6а* - развитие макрогамет, *7* - микрогаметы, *8* - незрелая ооциста, *9* - зрелая ооциста с двумя спороцистами, в каждой из которых по 4 спорозоита, *10* - эндозоиты, *11* - псевдоциста (эндозоиты в паразитифорной вакуоли), *12* - истинная тканевая циста с тысячами цистозоитов.**

Заражение человека (или других промежуточных хозяев) токсоплазмозом происходит при попадании в организм с пищей ооцист со спорозоитами, оказавшихся во внешней среде с фекалиями кошки, либо тканями других промежуточных хозяев (птиц, млекопитающих), содержащих цисты с цистозоитами или эндозоитами.

В процессе переваривания в тонком кишечнике под действием ферментов из ооцист выходят спорозоиты, а из цист - цистозоиты или эндозоиты, которые проникают в клетки слизистой оболочки кишечника и начинают размножаться бесполым способом (путем внутреннего почкования - эндодиогенией или эндополигенией, рис. 336). В результате образуются эндозоиты, способные вызвать некроз тканей кишечника. С током крови эндозоиты могут попадать в различные органы и ткани человека. Размножение осуществляется только в живых клетках. В цитоплазме этих клеток имеются большие скопления эндозоитов, напоминающие цисты. Оболочка вокруг эндоэоитов образована клеткой хозяина и такие цисты называют псевдоцистами. Это характерно для острого течения болезни.

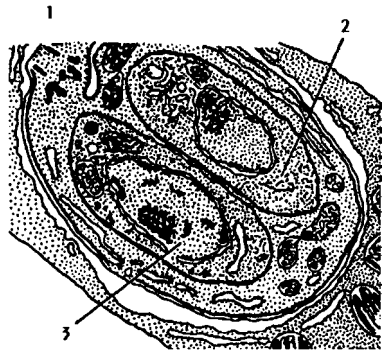


Рис. 336. **Эндодиогения у *Toxoplasma gondii* (по Вивье, схема): *1* - материнская клетка с двумя формирующимися мерозоитами (эндозоитами), *2* - мерозоиты, *3* - ядра мерозоитов.**

Когда размножение эндозоитов перестает быть интенсивным, болезнь переходит в хроническую стадию. Вокруг эндозоитов образуется плотная оболочка цисты и сами эндозоиты превращаются в цистозоиты. Цисты обеспечивают выживание паразита, их оболочки непроницаемы для антител.

Токсоплазма похожа на дольки апельсина длиной 4 - 7 мкм, шириной 2 - 4 мкм. Передний конец тела сужен, задний расширен и закруглен. На переднем конце находится конусообразное образование - коноид - служащее для фиксации паразита на поверхности клетки (рис. 337).

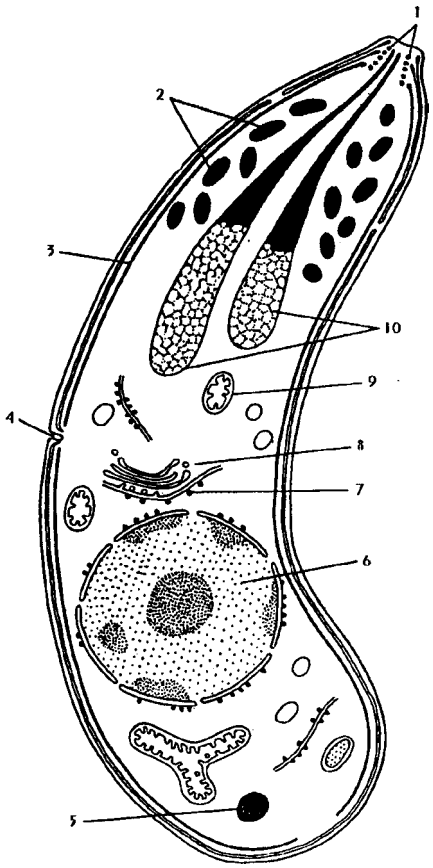


Рис. 337. **Ультраструктура мерозоита (или спорозоита) кокцидий (схематизировано, из Грелля): *1* - коноид, *2* - микронемы, *3* - микротрубочки, *4* - микропора, *5* - жировая капля, *6* - ядро, *7* - эндоплазматическая сеть, *8* - цистерны аппарата Гольджи, *9* - митохондрия, *10* - роптрии.**

Окончательные хозяева - кошки - заражаются, поедая промежуточных, инвазированных цистами токсоплазмы. Возможно заражение ооцистами. В кишечнике кошки оболочки цист растворяются, эндозоиты, цистозоиты попадают в клетки слизистой кишечника, где размножаются путем эндодиогении и шизогении. Из ооцист выходят спорозоиты, которые также проникают в клетки слизистой кишечника и размножаются шизогонией, в результате чего образуются мерозоиты. После нескольких шизогоний мерозоиты дают начало гаметоцитам (незрелым половым клеткам). Микрогаметоциты в результате деления ядра превращаются в микрогаметы, имеющие два жгутика, помогающие им двигаться в просвете кишечника. Образование макрогамет осуществляется без деления ядра.

Оплодотворение (слияние микро - и макрогамет) происходит в клетках эпителия кишечника. Образуется зигота, которая покрывается плотной оболочкой и превращается в ооцисту. Ооцисты выпадают в просвет кишечника и выделяются во внешнюю среду. Внутри ооцисты в результате спорогонии образуют спорозоиты.

Ооцисты со спорозоитами - инвазионная стадия, способная заражать промежуточных и окончательных хозяев. Ооцисты токсоплазмы устойчивы к внешним воздействиям и в почве сохраняются годами.

Человек может заражаться токсоплазмозом от животных, через загрязненную пищу, через шкурки. Мать способна передать возбудителя плоду через плаценту. При внутриутробном заражении может произойти гибель плода или родится ребенок с различными нарушениями ЦНС, сердечно - сосудистой системы и пороками развития. Симптомы токсоплазмоза разнообразны. Поражаются нервная, лимфатическая, половая, сердечно - сосудистая системы. Может быть бессимптомное носительство. Иногда болезнь может закончиться смертью.

Диагноз токсоплазмоза ставят, применяя иммунологические методы, исследуя сыворотку крови, делая биопсию лимфатических узлов.

Профилактика связана с выявлением и лечением носителей токсоплазмоза, соблюдением правил личной гигиены.

6.4.1.5. КЛАСС ИНФУЗОРИИ (INFUSORIA)

К этому классу относится около 7000 видов простейших, органеллами движениями которых служит большое количество ресничек. Для инфузорий характерно присутствие двух ядер: крупного вегетативного - макронуклеуса и более мелкого генеративного - микронуклеуса.

Среди инфузорий есть свободнодвижущие обитатели пресных и морских водоемов, паразиты человека и животных.

6.4.1.5.1. ИНФУЗОРИЯ ТУФЕЛЬКА (PARAMAECIUM CAUDATUM)

К свободно живущим инфузориям относят инфузорию туфельку *(Paramaecium caudatum)* (рис. 338).

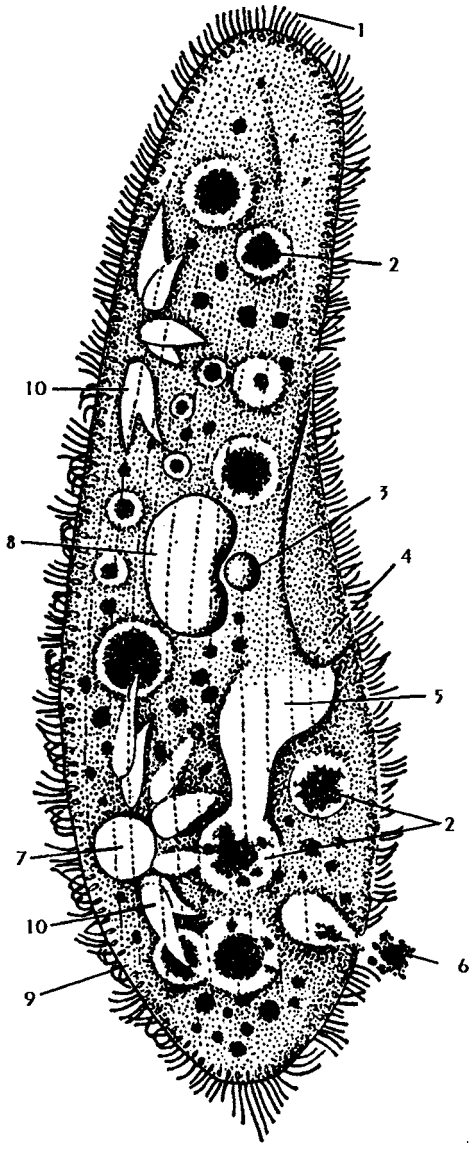


Рис. 338. **Инфузория туфелька. *1* - реснички, 2 - пищеварительные вакуоли, *3* - микронуклеус, *4* - клеточный рот (цитостом), *5* - клеточная глотка (цитофа - ринкс), *6* - анальная пора, *7* - выделительная (сократительная) вакуоль, *8* - макронуклеус, *9* - трихоцисты, *10* - проводящие каналы пульсирующей вакуоли.**

Тело этой инфузории напоминает туфельку. Размеры 0,1 - 0,3 мм. Простейшее имеет постоянную форму, так как эктоплазма уплотнена и образует пелликулу. Тело инфузории покрыто ресничками - тонкими волосистыми выростами цитоплазмы. Их насчитывают от 10 до 15 тыс.

В эктоплазме инфузории имеются защитные образования трихоцисты. При раздражении животного трихоцисты выстреливают наружу, превращаясь в длинную упругую нить, парализующую жертву. После использования одних трихоцист на их месте в эктоплазме развиваются новые.

К органеллам питания относят предротовое отверстие, расположенное на брюшной стороне, и ведущее в клеточный рот, переходящий в клеточную глотку. Вода с бактериями через клеточный рот попадает в клеточную глотку, далее в

эндоплазму, где образуются пищеварительные вакуоли. Вакуоли передвигаются вдоль тела инфузорий. Первые стадии пищеварения протекают при кислой, последующие при щелочной реакции среды. Непереваренные остатки пищи, оставшиеся внутри вакуоли, удаляются наружу через порошицу - отверстие, расположенное неподалеку от заднего конца тела.

У инфузории туфельки есть две сократительные вакуоли: одна расположена в передней части тела, другая - в задней. Вакуоли регулируют осмотическое давление и удаляют жидкие продукты диссимиляции. Каждая вакуоль состоит из округлого резервуара и подходящих к нему в виде звезды 5 - 7 канальцев. Жидкие продукты и вода из цитоплазмы сначала поступают в приводящие каналы, резервуар в это время сокращен, затем канальцы все сразу сокращаются и изливают все содержимое в резервуар, после чего последний сокращается и выбрасывает жидкость через маленькое отверстие наружу, а канальцы в это время вновь наполняются. Вакуоли сокращаются поочередно (см. рис. 338).

В эндоплазме инфузорий находится ядерный аппарат. Он представлен макро - и микронуклеусами.

Инфузории размножаются как бесполым путем, так и половым. Бесполое размножение осуществляется путем поперечного деления. Размножение сопровождается делением обоих ядер. При комнатной температуре инфузория туфелька делится 1 - 2 раза в сутки. Темп бесполого размножения зависит от условий среды - температуры, обилия пищи и т.д.

Бесполое размножение повторяется много раз подряд, но время от времени в жизненном цикле инфузорий происходит половой процесс, который называется конъюгацией. Конъюгация заключается в следующем. Две инфузории подходят друг к другу брюшными сторонами, оболочка в месте их соприкосновения растворяется, и между ними образуется цитоплазматический мостик. Одновременно с этим происходит перестройка ядерного аппарата. Макронуклеус растворяется и не принимает участия в этом процессе. Микронуклеус делится мейозом на четыре части, три из которых растворяются. Оставшаяся часть делится на две митозом, одна из них подвижна и соответствует мужскому (мигрирующему) ядру, вторая (женская) - стационарное ядро. По цитоплазматическому мостику инфузории обмениваются мигрирующими ядрами. Оба половых ядра (стационарное и мигрирующее) сливаются и, таким образом, восстанавливается диплоидный набор хромосом. К концу конъюгации каждый конъюгант имеет по одному ядру двойственного происхождения - синкариону. В это время инфузории расходятся, и происходит процесс реконструкции ядерного аппарата. После конъюгации инфузории усиленно делятся бесполым путем (см. рис. 79).

6.4.1.5.2. ПАРАЗИТИЧЕСКАЯ ИНФУЗОРИЯ - БАЛАНТИДИЙ (BALANTIDIUM COLI)

Паразитическая инфузория балантидий *(Balantidium coli)* - возбудитель балантидиаза у человека (рис. 339). Это повсеместно распространенный и

единственный представитель инфузорий, паразитирующий в организме человека. Это крупные инфузории, размер которых варьирует от 30 до 300 мкм. Их тело покрыто спиральными рядами ресничек. Клеточный рот ведет в воронкообразную глотку.

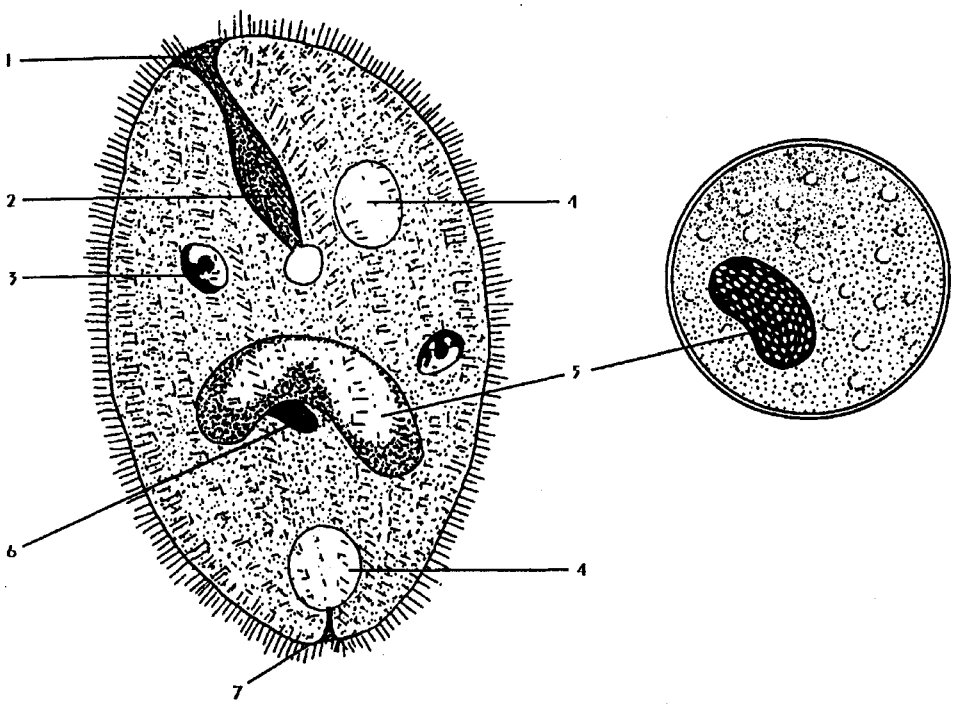


Рис. 339. **Балантидий *(Balantidium coli). А* - вегетативная форма. *Б* - циста: *1* - цитостом, *2* - цитофаринкс, *3* - пищеварительная вакуоль, *4* - сократительная вакуоль, *5* - макронуклеус, *6* - микронуклеус, *7* - анальная пора.**

В цитоплазме есть многочисленные пищеварительные вакуоли, на заднем конце тела находится порошица. Есть две сократительные вакуоли. К крупному макронуклеусу вплотную прилегает микронуклеус. Инфузории способны инцистироваться. Сами инфузории и их цисты могут длительное время сохранять жизнеспособность вне организма хозяина. В водопроводной воде инфузории выживают до 7 суток. Цисты остаются живыми во влажной среде (при комнатной температуре) до двух месяцев.

Балантидий локализуется в толстом (иногда в тонком) кишечнике у человека, вызывая изъязвления его стенок. Клинически это тяжелое заболевание выражается в кровавом поносе, коликах, лихорадке и мышечной слабости.

Основным источником распространения балантидиаза служат свиньи, зараженные балантидиями. Балантидий в кишечнике свиней образуют цисты, которые с фекалиями попадают во внешнюю среду и там сохраняются длительное время. Заражение человека происходит при занесении цист в пищеварительный тракт с грязными руками или пищей.

Часто балантидиазом болеют люди, связанные с работой по уходу за свиньями или с обработкой свинины.

Диагноз ставят при нахождении балантидиев в фекалиях.

Профилактика та же, что и при других кишечных заболеваниях (табл. 12).

Таблица 12

Простейшие - возбудители болезней человека

Название паразита	Заболевание, им вызываемое	Способ заражения	Локализация в организме	Диагностика	Профилактика
1	2	3	4	5	6
Класс Саркодовые *(Sarcodina)*					
1. Дизентерийная амеба *(Entamoeba histolitica)*, (рис. 316)	Кишечный амебиаз	Фекально - оральный (рис. 315)	Толстый кишечник (рис. 317)	сследование фекалий больного	Соблюдение правил личной и общественно й гигиены
	Внекишечная форма	Через кровь из кишечника	Печень, легкие	Исследование материала, полученного из абсцесса, или	Лечение основного заболевания
Класс Жгутиконосцы *(Flaqellata)*					
1. Лямблия *(Lamblia intestinalis),* (рис. 311)	Лямблиоз	Фекально - оральный	12- и перст - ная кишка	Обнаружение лямблий в дуоденальном содержимом. Накопление цист в фекалиях	Соблюдение правил личной и общественной гигиены
2. Трихомона - да кишечная *(Trichomonas hominis)*	Трихомоноз кишечный	Фекально - оральный	Толстый кишечник	Исследование фекалий человека	Соблюдение правил личной гигиены
3. Трихомона - да урогени - тальная *(Trichomonas vaginalis)* (рис. 313)	Урогени - тальный трихомоноз	Половым путем, при использовании постельных принадлежност ей, предметов личной гигиены больного	Мочеполовые пути мужчин и женщин	Исследование мазков из отделяемого мочеполовых путей	Соблюдение правил личной гигиены при половых контактах, выявление и лечение больных
4. Лейшмания *(Leishmania tropica)* (рис. 321)	Кожный лейшманиоз (рис. 319)	Трансмиссив - но при укусе человека москитом	Клетки кожи	Исследование отделяемого язв	Личная профилактика - защита от укусов москитов, общественная профилактика - борьба с москитам^ и ре - зервуарными хозяевами (большими песчанками)

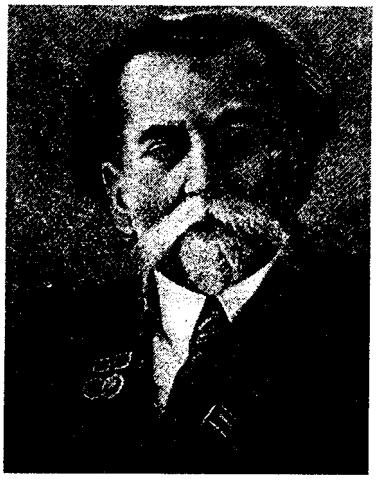
5. *Leishmania donovani* (рис. 322)	Висцеральный лейшманиоз	Трансмиссив - но при укусе человека москитом (рис. 323)	Клетки печени, селезенки, костного мозга, лимфатических узлов	Пункция грудины, исследование клеток костного мозга	Личная профилактика - защита от укусов москитов, общественная профилактика - борьба с москитами, уничтожение бродячих собак, шакалов
6. Трипано - сома *(Trypanosoma gambiense)* (рис. 327)	Трипаносомоз (африканская сонная болезнь, рис. 328)	Трансмиссивно при укусе человека мухой цеце (рис. 324)	Лимфа, кровь, лимфатические узлы, спинномозгова я жидкость, ткани спинного и головного мозга	Микроскопия мазков крови и спинномозговой жидкости	Выявление больных, уничтожение мух цеце, мест их вы - плода
7. *Trypanosoma cruzi* (рис. 327)	Трипаносомоз (болезнь Чагаса, рис. 329)	Трансмиссив - но при укусе человека три - атомовым клопом и при втирании фекалий клопа под кожу (рис. 326)	Клетки внутренних органов (сердечная мышца, ЦНС, надпочечники, скелетная мускулатура)	Исследование мазков крови, спинномозговой жидкости, ксенодиагнос-тика	Общественнаяп рофилактика
Класс Споровики *(Sporozoa)*					
1. Малярийный плазмодий *(Plasmodium uivax,* рис. 330)	Трехдневная малярия	Трансмиссивно - при укусе человека малярийным комаром, при переливании крови (рис. 331)	Клетки печени, эритроциты	Обнаружение паразитов в толстой капле крови сразу после приступа	Вьывление и лечение больных, борьба с комарами и защита от их укусов
2. Токсоплаз - ма *(Toxoplasma gondii)* (рис. 337)	Токсоплазмоз	Через плаценту, употребление сырого мяса, через фекалии кошек (рис. 334)	ЦНС, глаза, ретикуло - эндотелиаль - ная система (возможны во всех органах)	Иммунологи - ческие методы, биопсия тканей	Личная гигиена, выявление носителей
Класс Инфузории *(Infusoria)*					
1. Балантидий *(Balantidium* со/О (рис. 339)	Балантидиаз	Фекально - оральный	Толстый кишечник	Обнаружение цист и вегетативных форм в фекалиях	Соблюдение правил личной гигиены. Борьба с загрязнением окружающей среды, с фекалиями свиней

6.5. ОБЩАЯ И МЕДИЦИНСКАЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЯ

Гельминтология - один из разделов паразитологии - наука о паразитических червях. Первые сведения о паразитических червях относятся к VI веку до нашей эры. В знаменитом папирусе Эберса, найденном в Египте и относящемуся к VI веку до нашей эры, имеются сведения об аскариде и указания на то, как надо лечить глистные болезни.

Гиппократ (460 - 370 лет до н.э.) ввел термины *helminths* и *Ascaris.* Он придавал большое значение изучению паразитических червей, писал о распространенности аскаридоза среди детей и необходимости избавления от них.

Большой вклад в создание науки гельминтологии в нашей стране внес К.И. Скрябин. Им были сформулированы основные принципы борьбы с гельминтозами. К.И. Скрябин считал, что эффективные результаты могут быть получены при систематическом проведении комплекса профилактических и лечебных мероприятий с массовым охватом населения.



К.И.Скрябин (1879–1972)

Комплекс мероприятий, направленных на излечение больного от гельминтоза и на предохранение внешней среды от загрязнения инвазионным материалом, по предложению К.И. Скрябиным был назван дегельминтизацией.

Комплекс активных методов борьбы с заразными болезнями человека, животных, растений, предусматривающий полное уничтожение возбудителей болезней на всем земном шаре или в отдельных районах был назван К.И. Скрябиным девастацией. Девастация предполагает уничтожение паразита как зоологического вида. Это возможно сделать только после изучения и хорошего знания морфологии и жизненного цикла паразита.

Например, в районе Старой Бухары после изучения цикла развития ришты - возбудителя дракункулеза, удалось избавить население от этой тяжелой болезни.

Паразитических червей - гельминтов - относят к различным типам и классам животного мира. Морфология и жизненные циклы их разнообразны. У человека распространены гельминтозы, вызываемые паразитированием представителей

типов плоских и круглых червей.

У гельминтов выработались и эволюционно закрепились приспособления к обитанию в организме хозяина. Для большинства гельминтов характерно наличие органов прикрепления, хорошо развитой половой системы, высокая плодовитость, покровы тела, защищающие их от вредных воздействий со стороны хозяина, и др. Заражение гельминтами может происходить через рот, при заглатывании яиц или личинок (например, аскарида, острица) или через кожу (анкилостома).

Обитая в организме человека, личинки многих гельминтов могут мигрировать по органам и тканям, нанося большой вред. Половозрелые формы имеют определенную локализацию в организме человека. Гельминтов, развитие которых происходит с участием двух или более хозяев называют биогельминтами (бычий цепень, эхинококк, ришта).

Гельминтов, в цикле развития которых отсутствует промежуточный хозяин, называют геогельминтами (аскарида, острица, власоглав). У человека может паразитировать до 250 видов гельминтов. Но, как правило, широкое распространение имеет ограниченное их число. Одновременно могут паразитировать 3 - 4 вида гельминтов.

Заражение некоторыми гельминтами вызывает заболевания, которые могут протекать очень тяжело и иногда заканчиваться смертью.

Действие гельминтов на хозяина связано:

• с механическими повреждениями тканей (аскариды, острицы могут быть причиной аппендицита);

• с токсическим воздействием (тошнота, рвота, снижение аппетита);

• с миграцией личинок, вызывающих аллергические реакции;

• со взаимоотношениями между гельминтами и инфекцией;

• со способами питания гельминтов. В результате пребывания в кишечнике аскарид меняется его микрофлора. Анкилостома вызывает анемию.

Хозяин в ответ на присутствие в организме гельминтов вырабатывает иммунитет. Иммунитет при гельминтозах не абсолютный, а относительный, поэтому возможны повторные инвазии.

6.5.1.ТИП ПЛОСКИЕ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES)

Известно более 12 500 видов плоских червей. Среди них есть свободноживущие, обитающие в морских, пресных водоемах, в почве. Большинство плоских червей ведут паразитический образ жизни.

Тип плоские черви представлен двусторонне - симметричными животными, развивающимися из трех зародышевых листков: экто - , энто - и мезодермы. Тело плоских червей вытянуто в длину и сплющенного в спинно-брюшном направлении.

Для плоских червей характерно наличие кожно-мускульного мешка, состоящего их эпителия и трех слоев мышечных волокон.

Тело плоских червей не имеет полости, пространство между органами

заполнено соединительной тканью - паренхимой.

Наличие развитых систем органов: мышечной, пищеварительной (отсутствует у класса ленточных), выделительной, нервной и половой. Отсутствуют кровеносная и дыхательная системы.

К типу плоских червей относят классы: ресничные, сосальщики, ленточные.

6.5.1.1. КЛАСС РЕСНИЧНЫЕ ЧЕРВИ (TURBELLARIA)

Класс ресничные черви насчитывает около 3000 видов, обитающих в морских, пресных водоемах, редко в почве. Тело ресничных червей покрыто мерцательным эпителием. Представителем свободноживущих ресничных червей является белая (молочная) планария, обитающая в пресных водоемах. Планария имеет тело листовидной формы длиной 1 - 2 см, с расширенным переднем и заостренным задним концами.

Тело планарии покрыто однослойным ресничными эпителием (рис. 340). Между эпителиальными клетками расположены кожные железы, выделяющие слизь, и разновидность кожных желез - рабдиты - выполняющие защитную функцию.

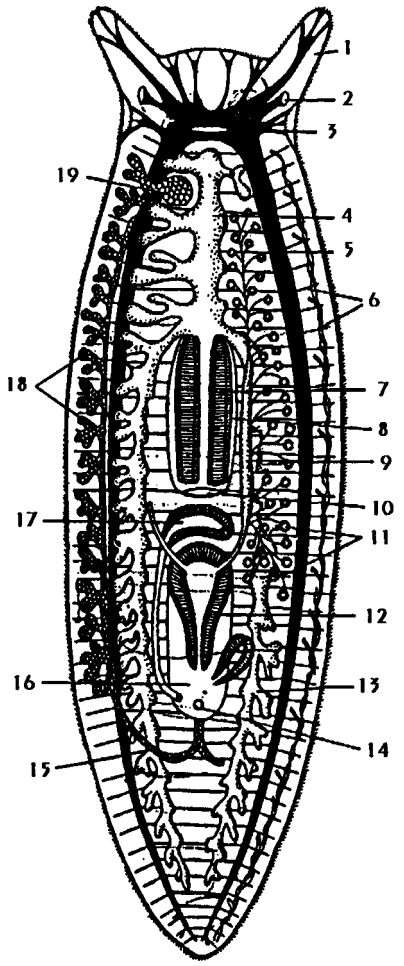


Рис. 340. **Схема строения трехветвистой турбеллярии (по Граффу): *1* - щупальцевидные выросты, *2* - глаза, *3* - мозговой ганглий, *4* - передняя ветвь кишечника, *5* - продольный нервный ствол, *6* - поперечные нервные перемычки, *7* - глотка, *8* - глоточный карман, *9* - семяпровод, *10* - ротовое отверстие. *11* - семенники, *12* - совокупительный орган, *13* - задняя**

ветвь кишечника. *14* - половое отверстие, *15* - яйцевод, *16* - половая клоака, *17* - копулятивная сумка, *18* - желточники, *19* - яичник. Слева удалены семенники, справа - желточники и яичник.

Под эпителием находятся три слоя мышечных волокон (кольцевой, диагональный и продольный). Кожный эпителий и мышечные волокна входят в состав кожно-мускульного мешка.

За счет сокращения кожно-мускульного мешка и биения ресничек планария может плавать в толще воды и ползать по субстрату.

Планарии - хищники, питаются мелкими ракообразными, червями. Полость тела у планарий отсутствует и все органы погружены в паренхиму. Пищеварительная система состоит из передней и средней кишки, заканчивающейся слепо. Рот располагается на брюшной стороне, на небольшом расстоянии от переднего конца тела. Рот ведет в эктодермальную глотку, переходящую в среднюю кишку, энтодермального происхождения. Кишечник имеет три основные ветви, .от которых отходят слепые отростки. Пищеварительная система замкнута слепо, поэтому ротовое отверстие служит для выбрасывания непереваренных остатков. Переваривание пищи осуществляется внутриклеточно и внеклеточно, благодаря ферментам, выделяемым железами, расположенными в глотке и стенках кишечника.

Впервые у ресничных червей появляется выделительная система. Она представлена двумя каналами, каждый из которых одним концом открывается наружу. Этот канал многократно разветвляется и дает начало более узким канальцам, заканчивающимся крупными звездчатыми клетками, расположенными в паренхиме. На внутренней поверхности этих клеток в просвет канальца отходит пучок ресничек. Звездчатые клетки вбирают из паренхимы жидкость. Колебания ресничек способствуют продвижению жидкости в канальцы и далее по каналам к выделительным порам. Такая выделительная система называется протонефридиальной. Она выполняет функции осморегуляции и удаления продуктов диссимиляции.

Нервная система представлена мозговым ганглием и отходящими от него нервными стволами. Главная особенность этой системы - концентрация нервных элементов на головном конце и формирование двойного узла - мозгового ганглия. Между соседними нервными стволами имеется система нервных перемычек.

Органы чувств у планарий развиты хорошо. В коже есть осязательные клетки. На переднем конце тела расположена пара глаз. Имеются органы равновесия - статоцисты.

Размножение планарий может происходить бесполым и половым путями. Бесполое размножение осуществляется путем поперечного деления тела на две части. Деление начинается поперечной перетяжкой тела позади глотки. Каждая половина регенерирует недостающие части тела.

Половая система ресничных червей гермафродитна и сложно устроена. В многочисленных семенниках созревают сперматозоиды. Яйцеклетки образуются в парных яичниках, находящихся в передней части тела. Яичник коротким яйцеводом

связан с семяприемником, в котором происходит оплодотворение. В яйцеводы открываются протоки желточных и скорлуповых желез, секрет которых необходим для формирования кокона. Оплодотворение перекрестное. В коконе развиваются маленькие планарий.

Произошли ресничные черви, вероятно, от фагоцителлобразных предков.

6.5.1.2. КЛАСС СОСАЛЬЩИКИ (TREMATODA)

Класс Сосальщиков представлен паразитическими формами, обитающими в органах беспозвоночных и позвоночных животных. Их насчитывают около 4000 видов.

К классу Сосальщиков относят печеночного сосальщика *(Fasciola hepaticd),* Его размеры достигают 3 - 5 см. Обитают во взрослом состоянии в желчных протоках печени, в желчном пузыре травоядных животных и человека. Паразитирование печеночного сосальщика вызывает заболевание - фасциолез.

Форма тела - листовидная. На переднем конце тела и на брюшной стороне имеются ротовая и брюшная присоски, с помощью которых сосальщики удерживаются в теле хозяина.

Покровы сосальщика представлены погруженным эпителием, лишенным ресничек, и тремя слоями мышц.

Пищеварительная система сосальщиков начинается ротовым отверстием, находящимся на переднем конце тела, затем идет мускулистая глотка, пищевод и разветвленный слепо замкнутый кишечник (рис. 341).

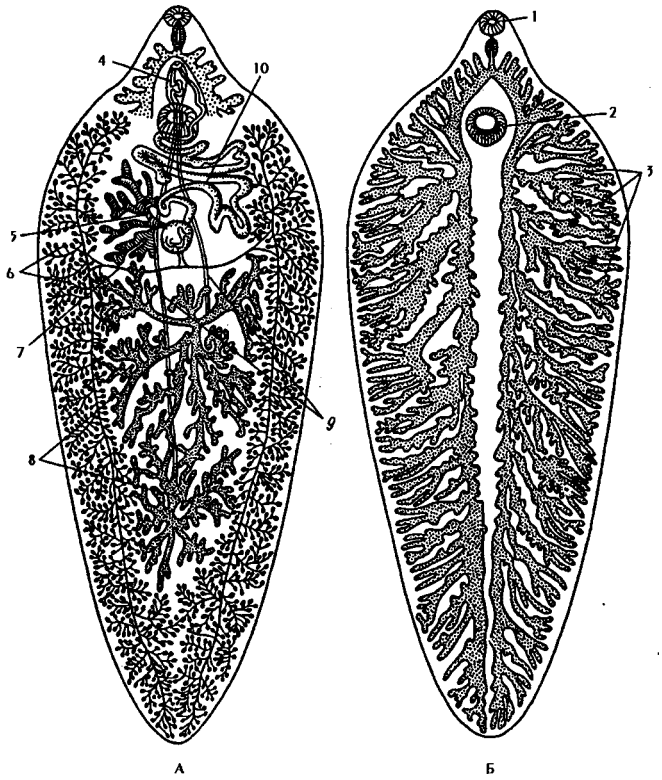


Рис. 341. **Печеночная двуустка *Fasciola hepatica* (из Чендлера). *А* - строение половой системы. *Б* - пищеварительная система: *1* - ротовая присоска, *2* - брюшная присоска, *3* - разветвленный**

кишечник, *4* - совокупительный орган, *5* - яичник, *6* - желточники, *7* - желточные протоки, *8* - семенники, *9* - семяпровод, *10* - матка.

Выделительная система протонефридиального типа. Центральный канал проходит вдоль тела в центре и заканчивается выделительной порой (рис. 342).

Рис. 342. **Выделительная система сосальщика. *А* - расположение выделительных каналов в теле фасциолы: *1* - брюшная присоска, *2* - экскреторный пузырь, *3* - выделительная пора. *Б* - схема строения протонефридий: *1* - концевая клетка, *2* - "мерцательное пламя", *3* - проводящие каналы.**

Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и отходящих от него трех пар нервных стволов, связанных между собой перемычками.

Органы чувств развиты слабо. Только у личинок, плавающих свободно в воде, имеются глазки.

6.5.1.2.1. ПЕЧЕНОЧНЫЙ СОСАЛЬЩИК (FASCIOLA HEPATICA)

Печеночный сосальщик *(Fasciola hepatica)* - гермафродит (см. рис. 341, 343). Мужская половая система состоит из пары семенников, семяпроводов, сливающихся в семяизвергательный канал, и заканчивается копулятивным органом. К женской половой системе относят: яичник, желточники, семяприемник, тельце Мелиса, которые открываются в оотип - камеру, где происходит оплодотворение и формирование оплодотворенных яиц. Из оотипа яйца поступают в матку и выводятся наружу через отверстие. Сосальщики очень плодовиты. В течение недели одна особь продуцирует до 1 миллиона яиц. Для дальнейшего развития яйца обязательно должны попасть в воду. В воде из яиц выходят личинки, покрытые ресничками, называемые мирацидиями. Эти личинки вбуравливаются в тело моллюска (малого прудовика). Так они теряют реснички и превращаются в

следующие личиночные стадии - спороцисты. Спороцисты делятся партеногенетически и дают начало редиям, которые также в результате партеногенетического деления образуют личинки - церкарий, имеющие хвост. Они способны покинуть тело моллюска. Попав в воду эти личинки свободно плавают, и затем прикрепляются к растениям, теряют хвост, покрываются плотной оболочкой и превращаются в адолескарии (рис. 344).

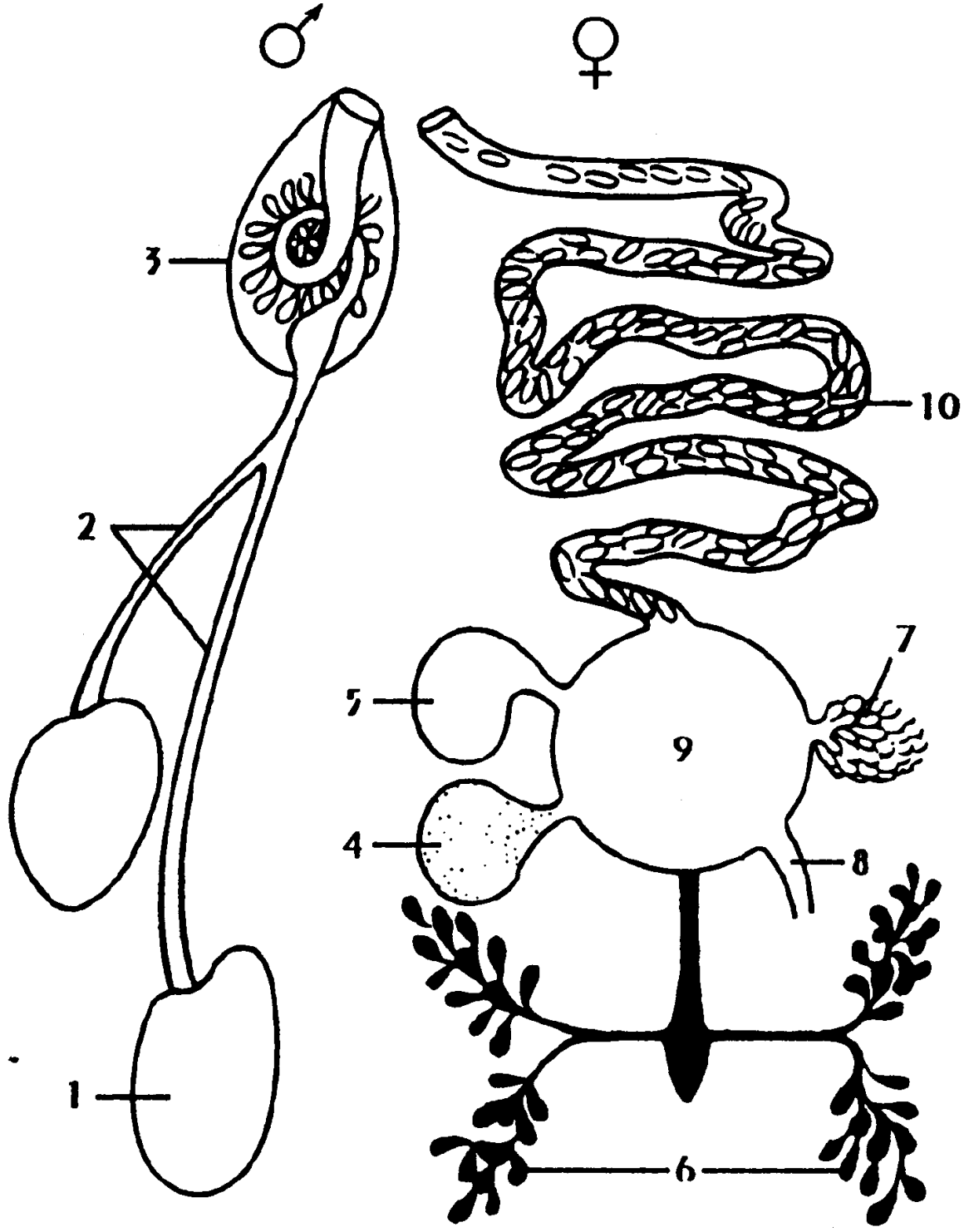


Рис. 343. **Схема строения половой системы трематод. *1* - семенник; 2 - семяпровод; *3* -**

циррусная сумка с циррусом; *4* - яичник; *5* - семяприемник; *6* - желточники; 7 - тельце Мелиса; *8* - Лауреров канал; *9* - оотип; *10* - матка (влагалище).

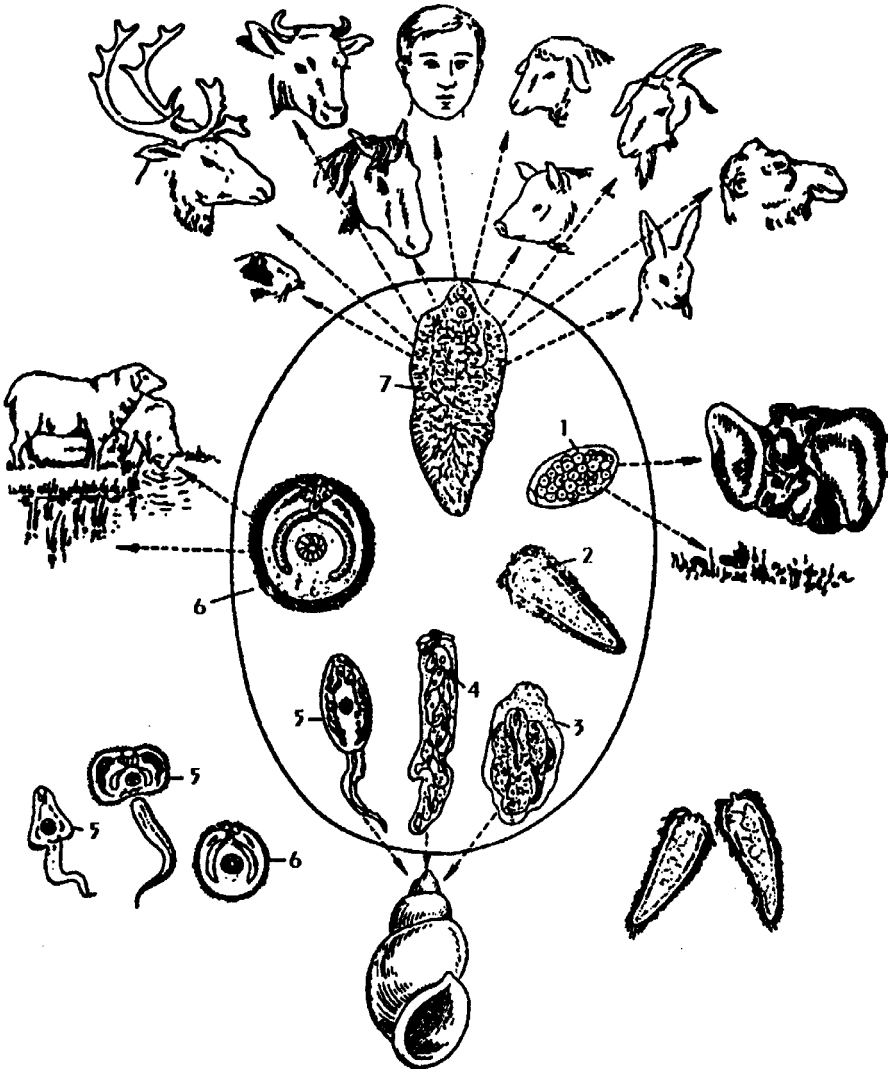


Рис. 344. **Схема цикла развития печеночной двуустки: *1* - яйцо, *2* - мирацидий в воде, *3* - спороциста (в теле моллюска - малый прудовик), *4* - редия, *5* - церкарий в воде, *6* - адолескария, *7* - взрослый печеночный сосальщик в теле рогатого скота.**

Таким образом, в цикле развития печеночного сосальщика есть пять личиночных стадий. Для дальнейшего развития адолескарии должны быть съедены окончательным хозяином (коровой или человеком), в кишечнике которого оболочка цисты растворяется, личинка внедряется в печень, растет и превращается во взрослую особь.

Человек заражается печеночным сосальщиком при употреблении некипяченой прудовой воды или с грязными овощами. Диагноз ставят при нахождении яиц в фекалиях. Для предупреждения заболевания надо не пить сырую воду из зараженных водоемов, тщательно мыть овощи перед едой кипяченой водой.

6.5.1.2.2. КОШАЧИЙ СОСАЛЬЩИК (OPISTHORCHIS FELINEUS)

К представителям класса Сосальщиков можно отнести кошачьего сосальщика, кровяного сосальщика и других.

Кошачий сосальщик *(Opisthorchis felineiis)* паразитирует в *желчных* протоках печени, желчном пузыре, поджелудочной железе у человека и многих млекопитающих (кошки, собаки, свиньи и др.) и вызывает заболевание - описторхоз.

Распространено это заболевание в бассейнах Оби, Иртыша, Камы, Днепра. Описторхоз - природно-очаговое заболевание. В природе очаги поддерживают животные, питающиеся рыбой.

Заражение описторхозом окончательных хозяев, в том числе и человека, происходит при употреблении в пищу сырой, малосоленой, вяленой рыбы из семейства карповых (рис. 345).

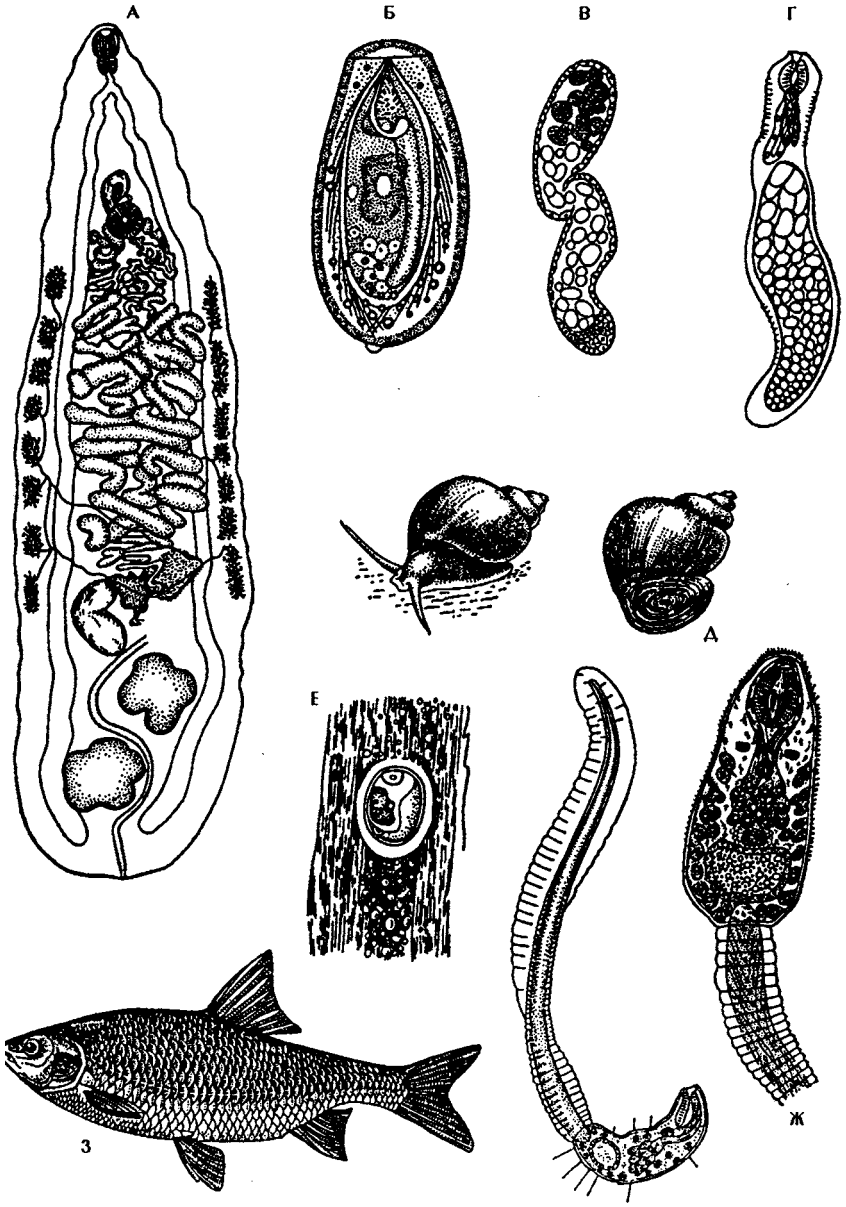


Рис. 345. **Кошачья двуустка *(Opisthorchis felinens)* и стадии ее развития. *А* - марита (по Плотникову). *Б* - яйцо с заключенным внутри мирацидием. *В* - спо - роциста. *Г* - редия. *Д* - промежуточный хозяин *(Bithynia tentaculata). Е* - метацеркария. *Ж* - церкарий. *З* - второй**

промежуточный хозяин - чебак *(Rutilus rutilus)* (стадии развития - по Фогелю, промежуточные хозяева - по Павловскому).

В мышцах рыб находятся инвазионные стадии паразита - метацеркарии. После попадания в кишечник окончательного хозяина метацеркарии проникают в печень, желчный пузырь, где превращаются во взрослых гельминтов.

Взрослый кошачий сосальщик имеет 8 - 12 мм в длину и 1,2 - 2 мм в ширину. Передний конец уже заднего. Есть ротовая и брюшная присоски. Имеются пищеварительная, выделительная, половая и нервная системы. Кишечник не разветвлен, слепо замкнут. Матка расположена в передней части тела, в задней - видны два семенника.

В цикле развития кошачьего сосальщика два промежуточных хозяина: первый - пресноводный моллюск; второй - рыбы из семейства карповых (рис. 346).

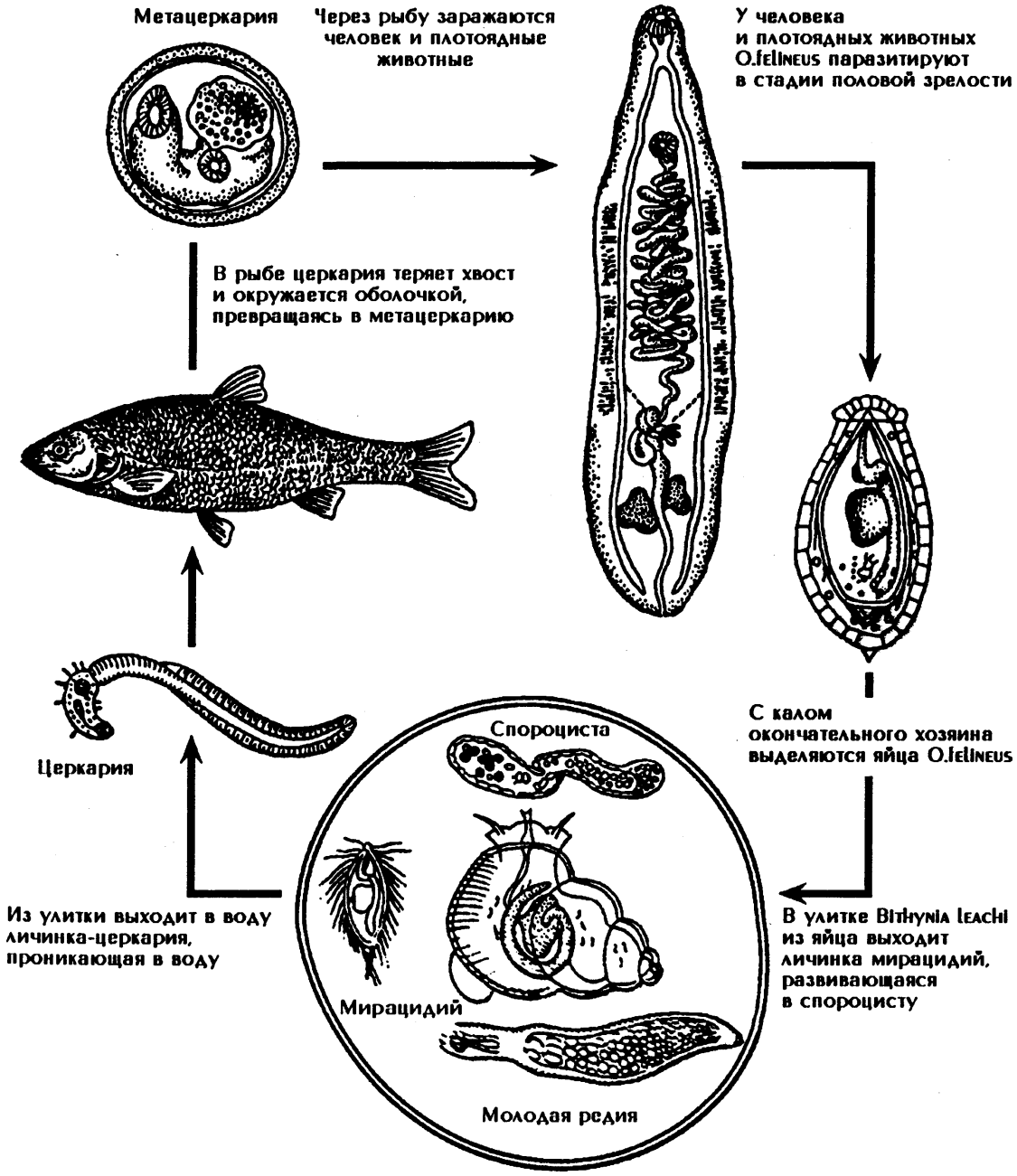


Рис. 346. **Жизненный цикл кошачьего сосальщика.**

Яйца с фекалиями попадают в воду и заглатываются моллюсками. Из яиц выходят мирацидии, далее образуются спороцисты, редии и церкарий, которые выходят из моллюска и способны самостоятельно плавать. Церкарии проникают во второго промежуточного хозяина - рыбу - и превращаются в метацеркарии (рис. 347).

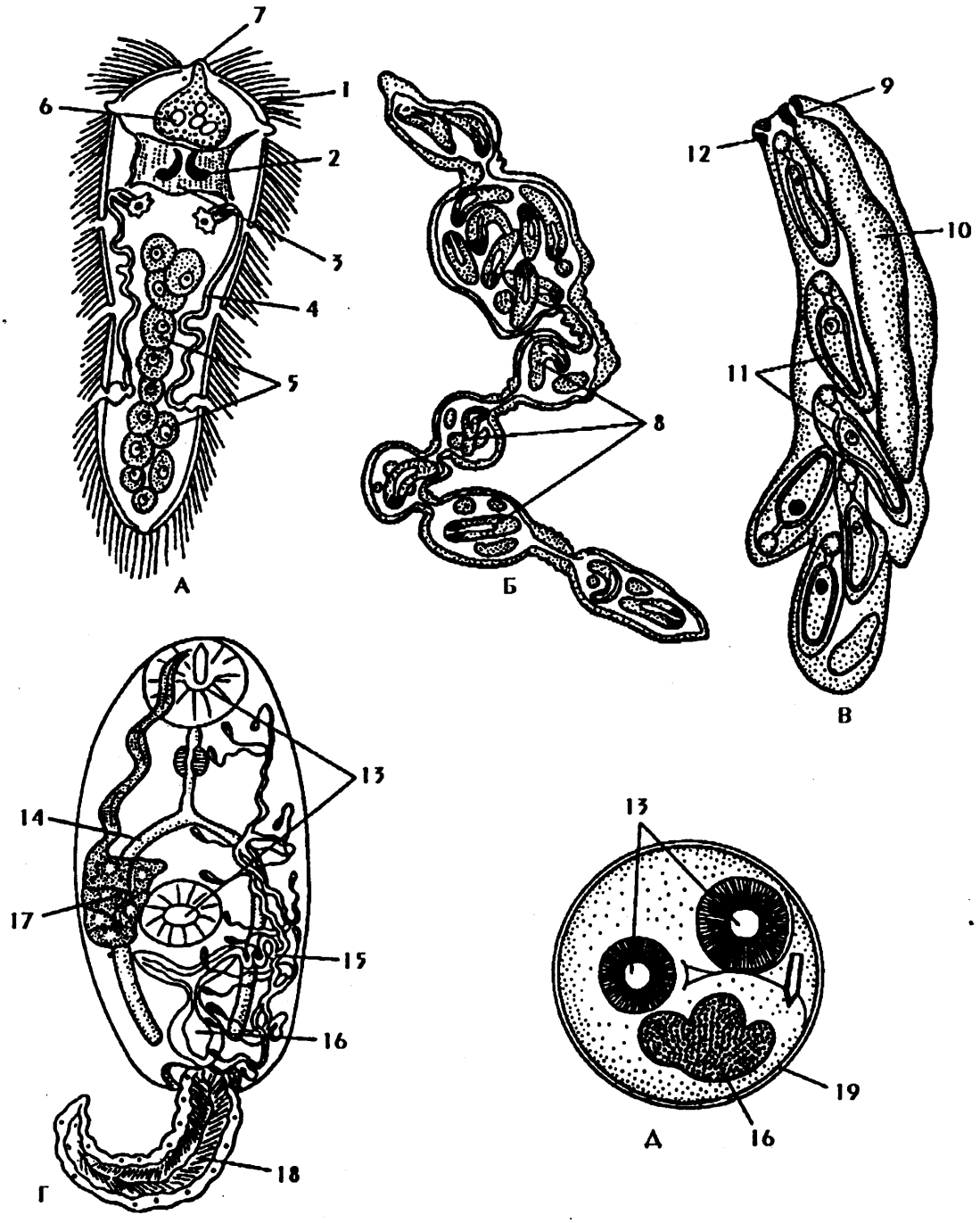


Рис. 347. **Строение личинок и партеногенетических поколений трематод (по разным авторам). *А* - мирацидии. *Б* - спороциста. *В* - редия. *Г* - церкария. *Д* - метацеркария. *1* - реснички, *2* - глаза, *3* - мозговой ганглий, *4* - протонефридии, *5* - зародышевые клетки, *6* - железа мирацидия, *7* - хоботок, *8* - зародыши редий, *9* - глотка, *10* - мешковидный кишечник, *11* - зародыши церкарий, *12* - отверстие для выхода зрелых церкарий, *13* - ротовая и брюшная присоски, *14* - кишечник, *15* - выделительные каналы, *16* - мочевой (экскреторный) пузырь, *17* - железы проникновения, *18* - хвост церкарий, *19* - оболочка цисты метацеркарии.**

Диагноз описторхоза ставят при нахождении яиц в фекалиях. Профилактика связана с охраной водоемов от загрязнения сточными водами. Кроме того, необходимо обрабатывать термически рыбу перед употреблением.

6.5.1.2.3. ЛАНЦЕТОВИДНЫЙ СОСАЛЬЩИК (DICROCOELIUM LANCEATUM)

Иногда у человека в печени может паразитировать ланцетовидный сосальщик *(Dicrocoelium lanceatum)* и вызывать заболевание дикроцелиоз.

Ланцетовидный сосальщик имеет размеры 5 - 15 мм в длину и 1,5 - 2,5 мм в ширину. По строению похож на кошачьего сосальщика, но отличается тем, что семенники находятся в передней части тела сосальщика, а матка занимает заднюю часть тела гельминта (рис. 348).

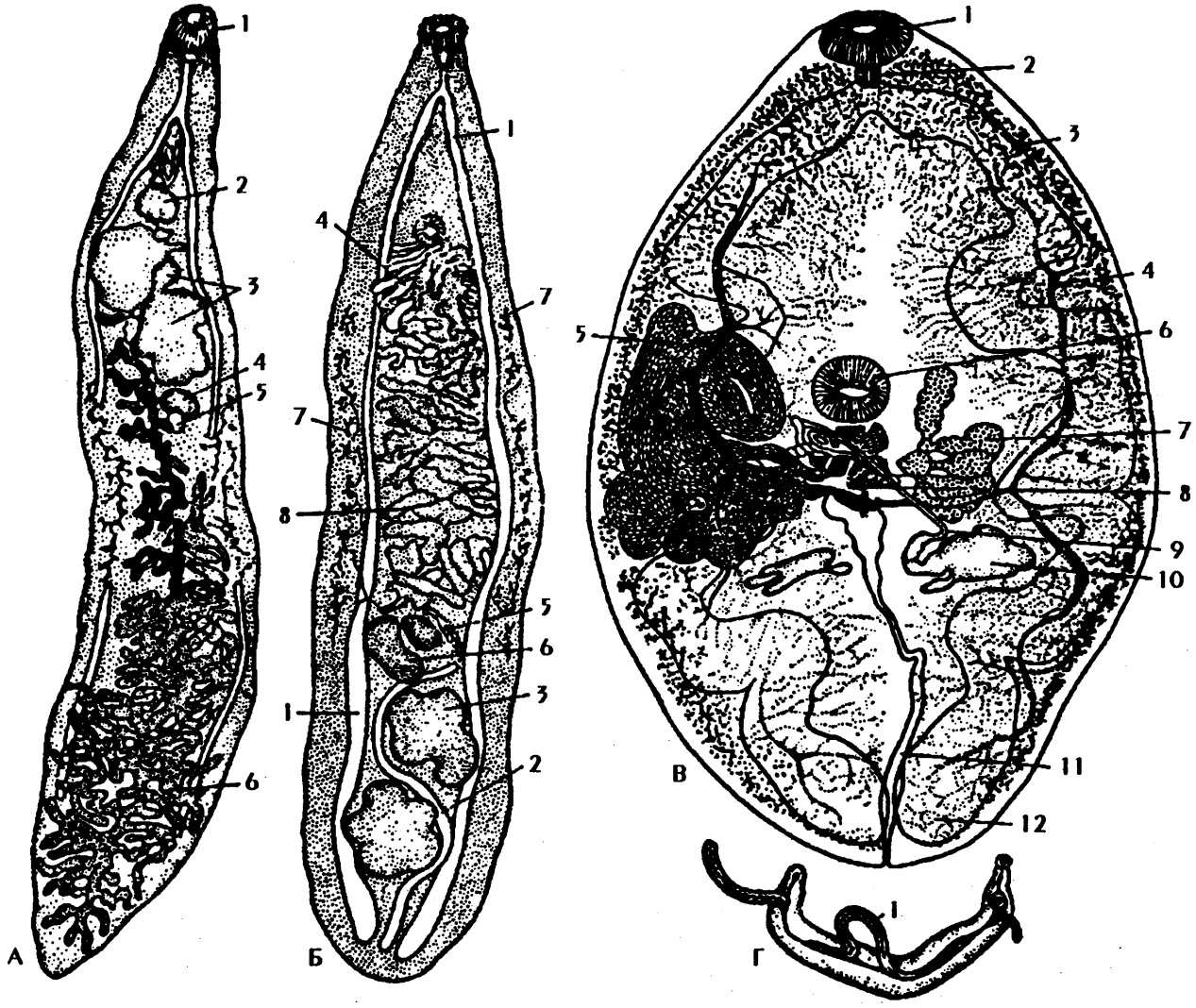


Рис. 348. **Сосальщики, паразитирующие у человека. *А* - ланцетовидный сосальщик: *1* - ротовая присоска, *2* - брюшная присоска, *3* - семенники, *4* - яичник, 5 - семяприемник, *6* - матка. *Б* - кошачий сосальщик: *1* - кишечник, *2* - выделительный канал, *3* - семенник, *4* - семяпровод, *5* - семяприемник, *6* - яичник, 7 - желточники, *8* - матка. *В* - легочный сосальщик: *1* - ротовая присоска, *2* - глотка, *3* - кишечник, *4* - нервный отдел, *5* - матка, *6* - брюшная присоска, 7 - яичник, *8* - тельце Мелиса, *9* - семявыносящий канал, *10* - семенник, *11* - выделительный канал, *12* - желточники. *Г* - кровяной сосальщик. Самец несет самку в своем брюшном желобе. *1* - самка.**

В цикле развития происходит смена двух промежуточных хозяев: первый - наземный моллюск, второй - муравей. Окончательными хозяевами могут быть травоядные животные (овцы, крупный рогатый скот) и редко человек (рис. 349).

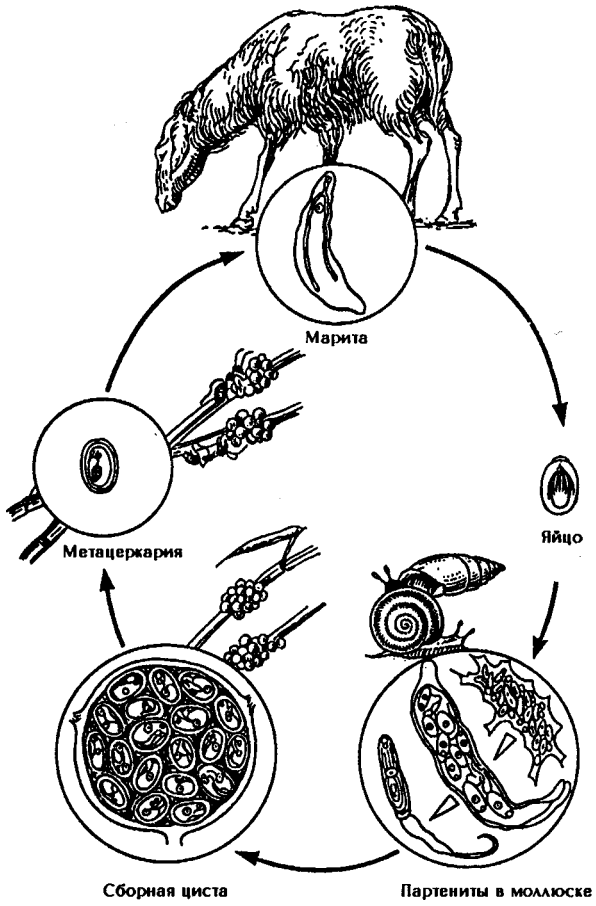


Рис. 349. **Жизненный цикл ланцетовидной двуустки (по Оденингу).**

Во внешнюю среду выделяются яйца гельминтов, внутри которых развивается личинка - мирацидий. Яйца с мирацидиями попадают в первого промежуточного хозяина - наземного моллюска (рис. 350). В печени моллюска мирацидий превращаются в спороцисты первого порядка, затем второго порядка и в церкарии. В легких моллюска церкарии образуют сборные цисты, которые выделяются наружу. Эти сборные цисты могут быть проглочены вторым промежуточным хозяином - муравьем.

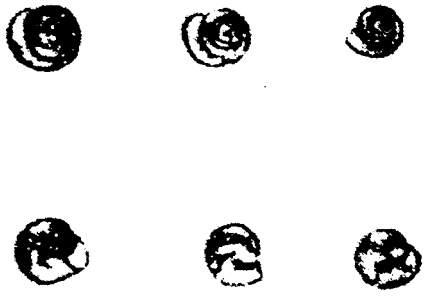


Рис. 350. **Моллюски *Monacha rubiginosa* (Казахстан) - промежуточные хозяева *Dicrocoelium lanceatum.* Натуральная величина. Из коллекции Скворцова.**

В муравьях из сборных цист выходят церкарии. Они превращаются в метацеркарии, являющиеся инвазионной стадией для окончательного хозяина.

Диагноз ставят при нахождении яиц в фекалиях больного (рис. 351, 352,353).

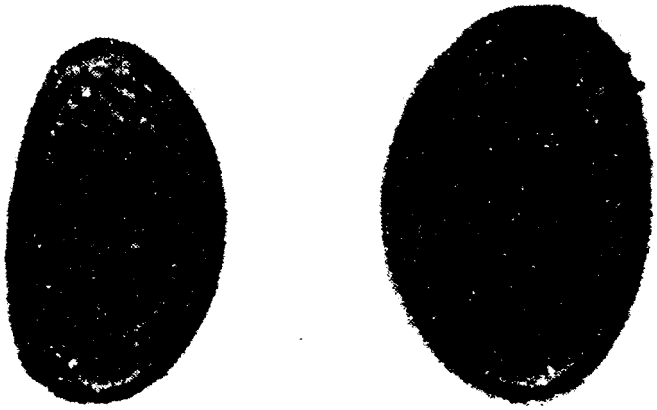


Рис. 351. **Зрелые яйца *Dicrocoelium lanceatum,* выделенные из желчных путей крупного рогатого скота. Увеличено в 600 раз.**

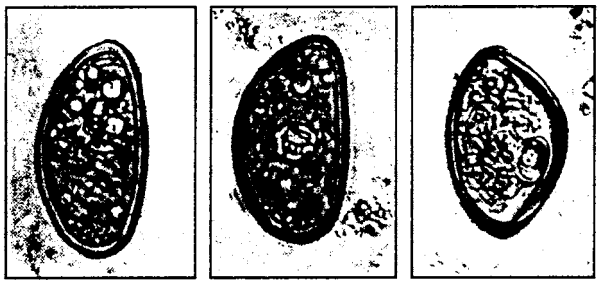


Рис. 352. **Транзитные яйца *Dicrocoelium lanceatum,* выделенные из экскрементов человека после употребления в пищу печени крупного рогатого скота, пораженной дикроцелиозом. Увеличено в 600 раз.**

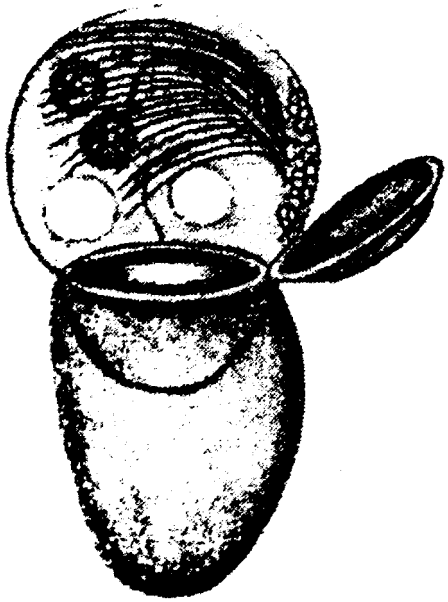


Рис. 353. **Выход мирацидия *Dicrocoelium lanceatum* из яйца (по Скворцову).**

6.5.1.2.4. ЛЕГОЧНЫЙ СОСАЛЬЩИК (PARAGONIMUS WESTERMANI)

На Дальнем Востоке распространено заболевание парагонимоз, вызываемое

легочной двуусткой *(Paragonimus westermani),* паразитирующей чаще всего в легких человека (см. рис. 348). Иногда паразиты могут проникать в печень, мышцы, мозг и вызывать тяжелое заболевание.

В цикле развития два промежуточных хозяина: первый - моллюск, второй - пресноводные раки и рыбы.

Заражение человека происходит при употреблении в пищу сырых раков и крабов.

Кроме человека окончательными хозяевами могут быть кошки, тигры, собаки, свиньи.

Диагноз парагонимоза ставят по нахождению яиц в фекалиях и мокроте больного.

Профилактика связана с термической обработкой ракообразных перед употреблением в пищу.

6.5.1.2.5. РОД КРОВЯНЫЕ СОСАЛЬЩИКИ (SCHISTOSOMA)

В кровеносной системе человека могут паразитировать сосальщики, вызывающие заболевания, именуемые шистосоматозами.

Эти заболевания распространены в странах Африки, Азии, Южной Америки. Болезнь протекает тяжело и без лечения заканчивается смертью.

В отличие от остальных сосальщиков, кровяные сосальщики раздельнополые. Самец крупнее самки, имеет желоб (гинекофорный канал), в котором находится самка.

Есть три вида кровяных сосальщиков, паразитирующих у человека *(Schistosoma haematobium,* рис. 354, 355; *Schistosoma mansoni,* рис. 356; *Schistosoma japonicum,* рис. 357, 358).

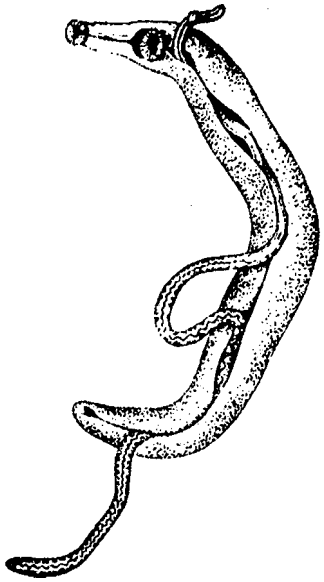


Рис. 354. ***Schistosoma haematobium* - шистосома. Самка и самец (по Лоосу).**

Рис. 355. ***Schistosoma haematobium.*** **Самка и самец. Увеличено в 25 раз. Снято в падающем свете. Оригинал.**

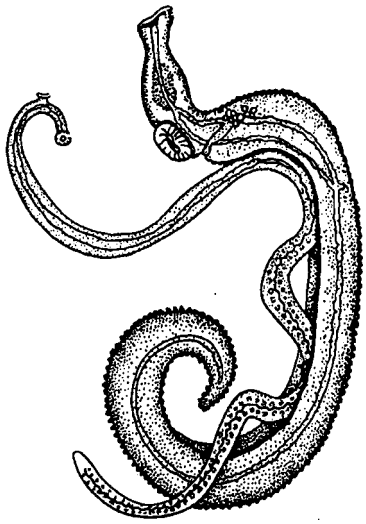


Рис. 356. ***Schistosoma mansoni.*** **Самка и самец (по Фаусту).**

Рис. 357. ***Schistosoma japonicum*** **(по Лоосу).**

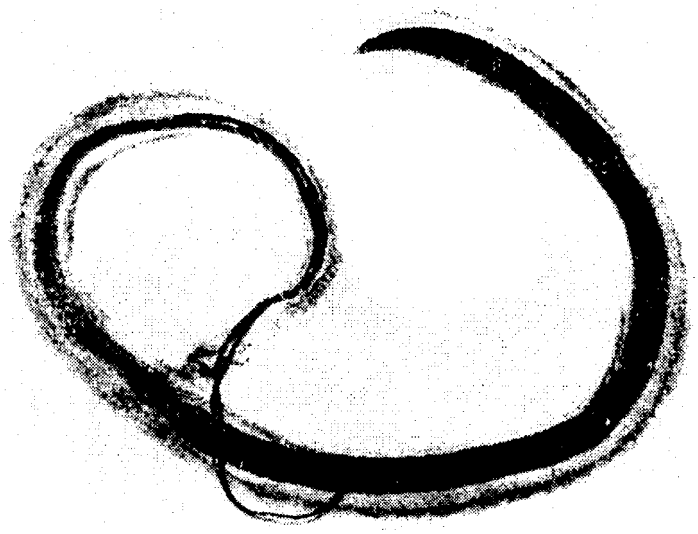


Рис. 358. ***Schistosoma japonicum.*** **Увеличено в 70 раз. Оригинал.**

Промежуточными хозяевами для кровяных сосальщиков являются моллюски.

У человека половозрелые гельминты одного вида *(Schistosoma haematobium)* могут паразитировать в венах мочеполовой системы. Представители двух других видов способны обитать в венах кишечника, брыжейки, желудкам

Половозрелые особи выделяют яйца, имеющие острый шип (рис. 359, 360). С помощью шипа яйца, продвигаясь по сосудам, прокалывают их стенки, выходят в ткани, затем оказываются в полости мочевого пузыря или в полости кишечника и выделяются наружу (рис. 360, 361, 362).

Рис.359. **Яйца *Schistosoma haematobium,* извлеченные из мочи больного. Увеличено в 600 раз. Оригинал.**

Рис. 360. **Яйцо *Schistosoma mansoni,* выделенное из экскрементов больного. Увеличено в 600 раз. Оригинал.**

Рис. 361. **Яйца *Schistosoma japonicum в* разных проекциях. Увеличено в 600 раз. Оригинал.**

Рис. 362. **Яйца *Schistosoma japonicum* в подслизистом слое червеобразного отростка слепой**

кишки человека. Увеличено в 200 раз.

Для дальнейшего развития яйца попадают в воду и проникают в промежуточного хозяина - моллюска. В моллюске развиваются два поколения спороцист и церкарии. Церкарии имеют раздвоенный хвост и могут плавать в воде.

Заражение человека происходит через кожу при купании, при работе в водоемах, содержащих церкарии. После внедрения в организм человека личинки теряют хвост, растут и с током крови попадают в места окончательной локализации (рис. 363).

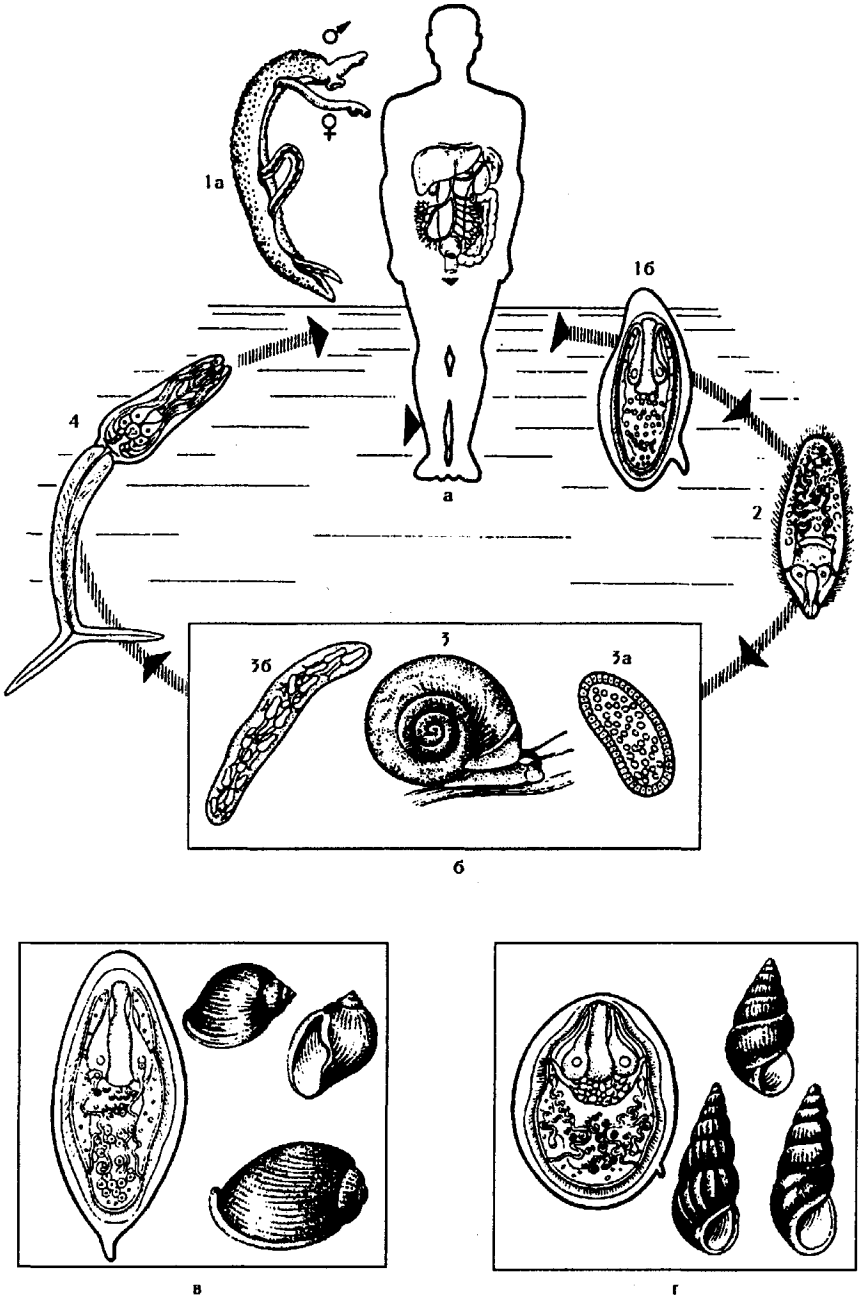


Рис. 363. **Жизненный цикл возбудителей шистосоматозов (на примере *S.mansoni): а* - окончательный хозяин; *1а* - копулирующие самец и самка, *1б* - инвазионное яйцо *S.mansoni, 2* - мирацидии; *б* - фрагмент цикла развития; *3* - моллюск из рода *Planorbis: 3а* - спороциста 1 - го возраста, *3б* - спороциста 2 - го возраста; *4* - церкарий; *в* - яйцо S. haematobium и моллюск из**

рода Bullinus; *г* - яйцо S. japonicum и моллюски из родов Schistosomophora, Oncomelania, Katajamn.

Для диагностики исследуют мочу и фекалии больного с целью обнаружения яиц.

Профилактика связана с охраной водоемов от попадания нечистот и с запрещением купаться в водоемах, где могут быть церкарий шистосом (табл. 13).

Таблица 13

Плоские черви, вызывающие заболевания у человека (класс Сосальщики - Trematoda)

Название гельминта	Заболевание	Способ заражения	Локализация в организме	Диагностика	Профилактика
1. Печеночный сосальщик (Fasciola hepatica) биогельминт (рис. 341)	Фасциолез	Питье сырой воды из стоячих водоемов, употребление немытых овощей (рис. 344)	Желчные протоки печени	Обнаружение яиц в фекалиях	Не употреблять сырую воду из стоячих водоемов. Дегельминтизация скота
2. Кошачий сосальщик (Opisthorchis felineus) - биогельминт (рис. 345)	Описторхоз	Употребление рыбы, плохо обработанной термически (рис. 346)	Желчные протоки печени, желчный пузырь, поджелудочная железа	Обнаружение яиц в фекалиях	Не употреблять сырую, вяленую, малосоленую рыбу. Соблюдать условия посола рыбы
3. Ланцетовидный сосальщик (Dicrocoelium lanceatum) биогельминт (рис. 348)	Дикроцелиоз	Случайное заражение при проглатывании муравья (рис. 349)	Желчные протоки печени	Обнаружение яиц в фекалиях	Следить, чтобы в пищу не попадали муравьи. Дегельминтизация зараженного скота
4. Легочный сосальщик (Paragonimus westermani) биогельминт (рис. 348)	Парагонимоз	Употребление в пищу сырых и плохо проваренных раков и крабов	Разветвление бронхов	Обнаружение яиц в фекалиях и мокроте	Не употреблять сырых раков и крабов. Охранять водоемы от загрязнения фекалиями
5. Кровяной сосальщик (Schistosoma haematobium) биогельминт (рис. 354)	Мочеполовой шистосоматоз	Активное внедрение церкариев в кожу при купании	Вены мочевого пузыря, кишечника	Обнаружение яиц в моче	Не купаться в зараженных водоемах, не пить из них сырую воду. Охрана водоемов от загрязнения

6.5.1.3. КЛАСС ЛЕНТОЧНЫЕ ЧЕРВИ (CESTODA)

Насчитывают около 3000 видов ленточных червей. Тело ленточных червей (бычьего и свиного цепней) сильно вытянуто в длину, имеет головку, шейку и большое количество члеников, может достигать до 10 метров в длину. Паразитируют взрослые черви у человека.

Ленточные черви ведут паразитический образ жизни. У них есть ряд приспособлений: наличие органов прикрепления (присосок, крючьев и т.д.), большая плодовитость (за сутки выделяют до 5 миллионов яиц), особенность строения кожно-мускульного мешка, связанная не только с защитной функцией, но и с питанием, так как у ленточных червей нет пищеварительной системы.

6.5.1.3.1. БЫЧИЙ ЦЕПЕНЬ (TAENIARHYNCHUS SAGINATUS)

К ленточным червям относят бычий цепень *(Taeniarhynchus saginatus)*.

Во взрослом состоянии бычий цепень паразитирует в тонком отделе кишечника человека и вызывает заболевание - тениаринхоз. Лентовидное тело червя имеет в длину от 10 метров и более (рис. 364). На переднем конце тела имеется маленькая головка, на которой находятся четыре присоски. За головкой расположена шейка, представляющая зону роста. За шейкой идет тело червя, состоящее из отдельных члеников. Рост червя происходит от шейки. Самые маленькие (молодые) членики находятся около шейки. В средней части находятся гермафродитные членики (рис. 365). Чем дальше от шейки, тем членики крупнее. Задняя часть червя состоит из зрелых члеников. Эти членики сильно вытянуты. В них видна разветвленная матка (17 - 35 разветвлений с каждой стороны от продольного ствола).

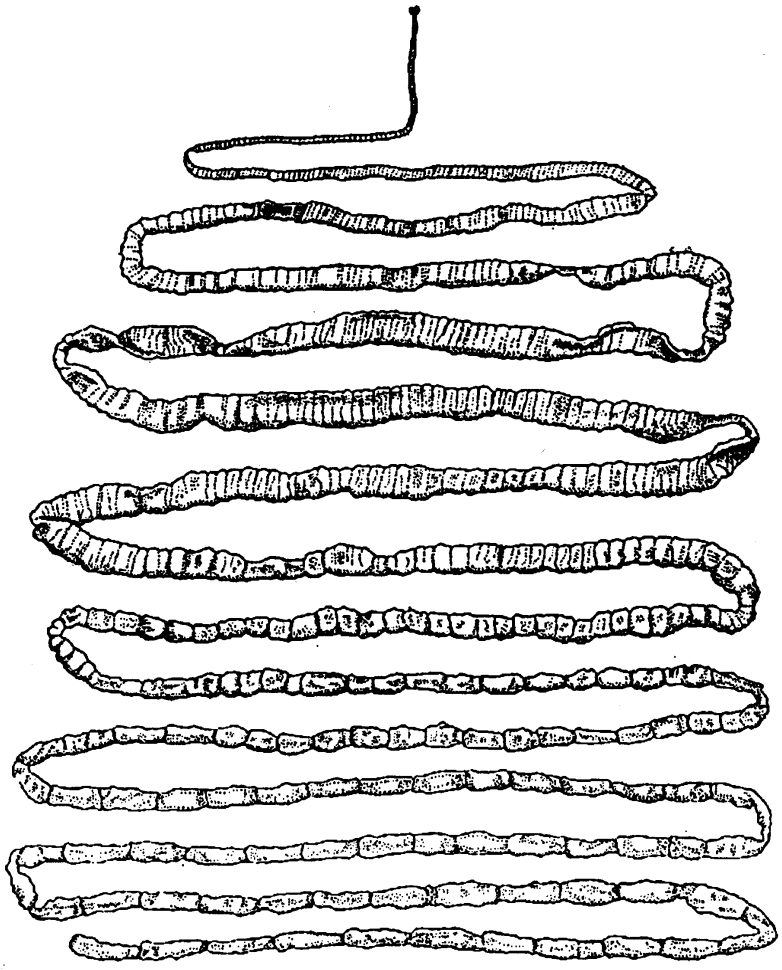


Рис. 364. **Общий вид стробилы бычьего солитера (по Холодковскому).**

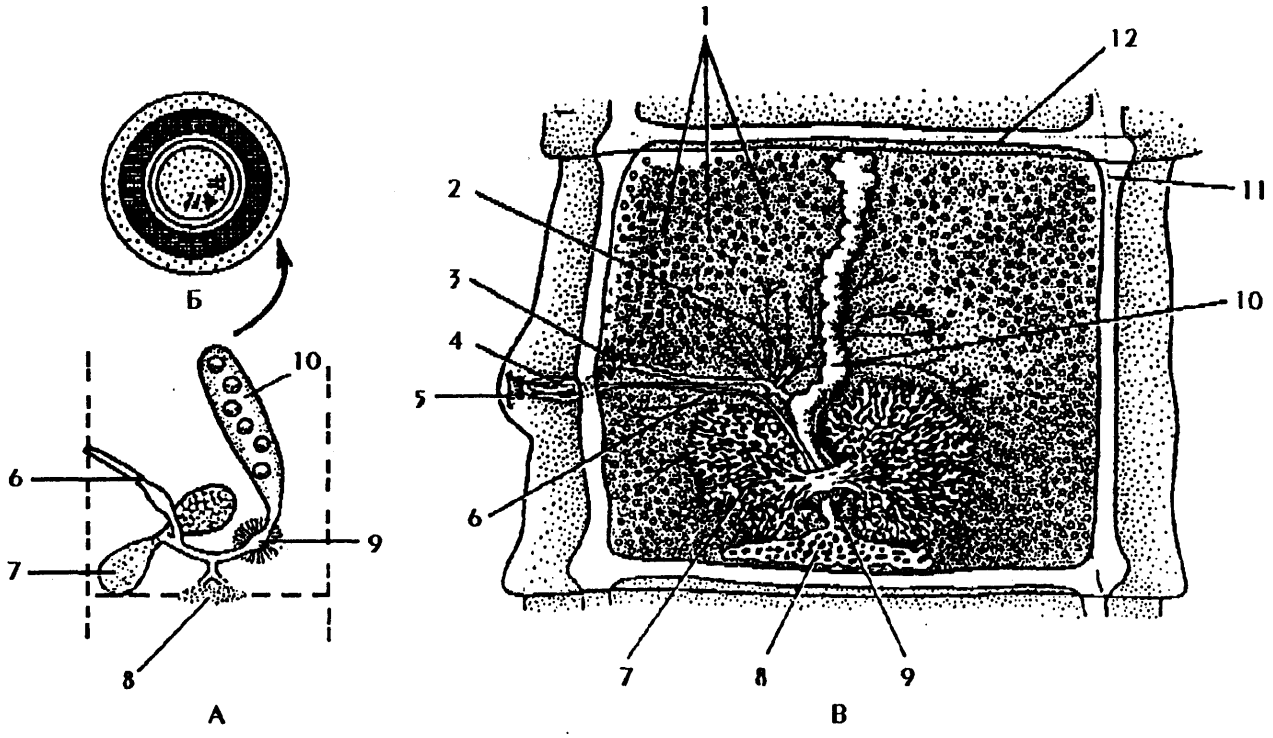


Рис. 365. **Строение половой системы бычьего солитера *Taeniarhynchus sagina - tus* (отр. *Cyclophyllidea). А* - схема строения женской половой системы. *Б* - яйцо с заключенной внутри онкосферой (по Смиту). *В* - гермафродитный членик бычьего солитера (по Полянскому): *1* - семенники, *2* - семявыносящие протоки, *3* - семяпровод, *4* - совокупительный орган, *5* - половая клоака, *6* - влагалище, *7* - яичник, *8* - желточник, *9* - оотип, *10* - матка, *11* - продольный выделительный канал, *12* - поперечная перемычка, соединяющая продольные выделительные каналы. Матка слепо замкнута. Яйца лишены крышечки, развиваются в матке.**

Тело червя покрыто кожно-мускульным мешком. Поверхностный слой его имеет волосовидные выросты, играющие роль в питании. Этот слой также выделяет антипротеолитический фермент, защищающий паразита от переваривания в кишечнике человека. Под погруженным эпителием (тегументом) расположены три слоя мышц.

Пищеварительная система отсутствует.

Нервная система образована нервным ганглием, находящимся в головке, и двумя боковым стволами, проходящими вдоль тела.

Выделительная система протонефридиального типа.

Бычий цепень - гермафродит. Членики, находящиеся ближе к головке, не имеют половой системы. По мере роста в члениках появляется сначала мужская, а затем женская половая система. В средней части тела обе системы развиты хорошо. Мужская половая система представлена семенниками, семяпроводами, семяизвергательным каналом и копулятивным органом. Женская половая система имеет разветвленный двудольчатый яичник, яйцевод, открывающийся в оотип. В оотип открываются также желточники, неразветвленная слепо замкнутая матка и влагалище. В задних (зрелых) члениках цепня хорошо видна только разветвленная

матка, заполненная яйцами (рис. 366, 367).

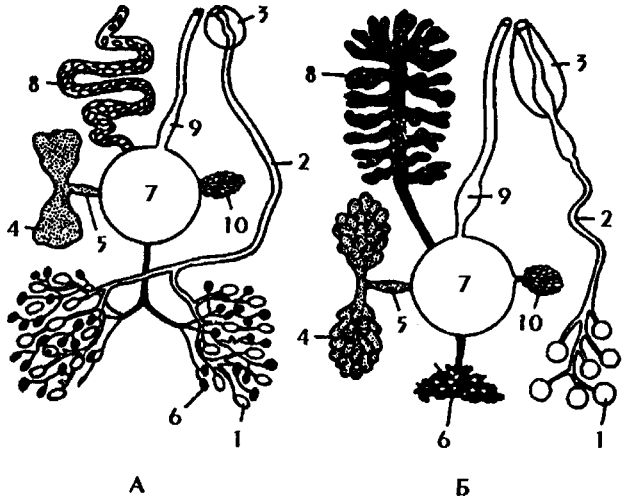


Рис. 366. **Схема строения половой системы цестод. *А* - лентецы. *Б* - цепни: *1* - семенники, *2* - семяпроводы, *3* - циррус в циррусовой сумке, *4* - яичник, *5* - яйцевод, *6* - желточник, *7* - оотип, *8* - матка, *9* - влагалище, *10* - тельце Мелиса.**

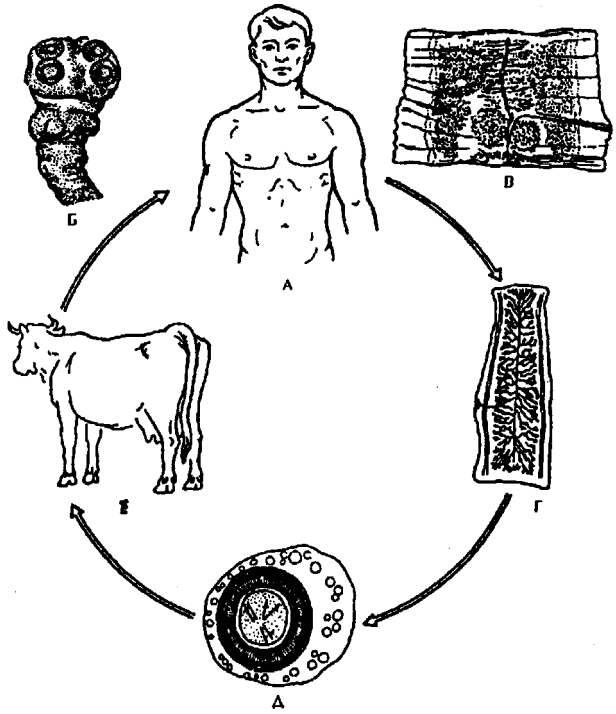


Рис. 367. **Жизненный *цикл Taeniarhynchus saginatus* (по разным авторам). *А* - дефинитивный хозяин - человек. *Б* - сколекс. *В* - гермафродитный членик. *Г* - зрелый членик. *Д* - яйцо. *Е* - промежуточный хозяин, инвазированный финками (крупный рогатый скот).**

Цикл развития бычьего цепня происходит со сменой хозяина (рис. 367).

Членики бычьего цепня могут самостоятельно выползать из анального отверстия. В матке, внутри оболочки яиц формируется восьмикрючный зародыш - онкосфера. Для дальнейшего развития зародыш должен попасть в промежуточного хозяина. Этим хозяином для бычьего цепня является крупный рогатый скот. Промежуточный хозяин заражается, поедая членики, которые с фекалиями могут

оказаться на траве. В желудке скота оболочки яиц растворяются, из них выходят личинки, которые попадают в кровь, разносятся по всему организму и проникают в мышцы. В мышцах шестикрючный зародыш превращается в следующую личиночную стадию - финну - цистицерк, имеющую вид пузырька, заполненного жидкостью, внутрь которого ввернута головка. Человек съедает финнозное мясо, плохо обработанное термически, и заражается бычьим цепнем. В кишечнике человека головка выворачивается из пузырька, с помощью присосок прикрепляется к стенкам кишечника и от шейки начинаются отпочковываться членики.

Чтобы не заразиться тениаринхозом надо употреблять в пищу мясо, хорошо обработанное термически.

6.5.1.3.2. СВИНОЙ ЦЕПЕНЬ (TAENIA SOLIUM)

Свиной цепень *(Taenia solium)* во взрослом состоянии паразитирует в тонком кишечнике человека и вызывает заболевание - тениоз. Длина его достигает *3 - 7* метров. На головке располагаются 4 присоски и венчик крючьев. За головкой находится шейка, за шейкой тело, состоящее из члеников. Системы органов такие же, как у бычьего цепня. Но в отличие от бычьего цепня, в гермафродитных члениках свиного цепня три дольки яичника, а зрелый членик свиного цепня имеет 7 - 12 ответвлений матки. В зрелых члениках формируются яйца с шестикрючным зародышем - онкосферой. Для дальнейшего развития личинка должна попасть в промежуточного хозяина - свинью. В желудке свиньи оболочки яиц растворяются, личинки с током крови попадают в мышцы и превращаются в финну - цистицерк. Человек заражается личинками свиного цепня, если съедает непроваренное мясо свиньи (рис. 368, 369, 370).

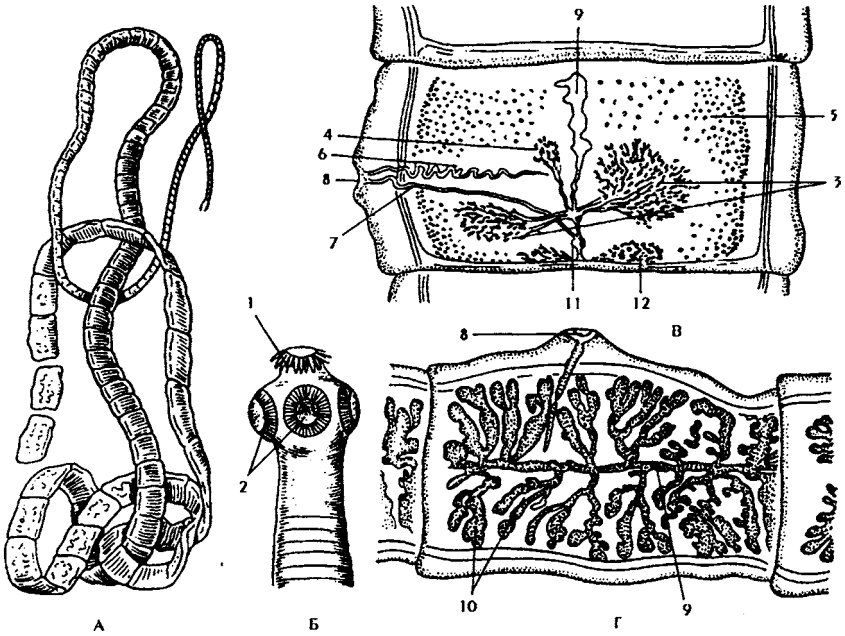


Рис. 368. **Цепень вооруженный. *А* - стробила. *Б* - сколекс. *В* - гермафродитная проглоттида. *Г* - зрелая проглоттида: *1* - крючья на сколексе, *2* - присоски, *3* - яичник, *4* - третья (добавочная) долька яичника, *5* - семенники, *6* - семяпровод, *7* - влагалище, *8* - циррусная сумка, *9* - главный**

ствол матки, *10* - боковые ответвления матки, *11* - тельце Мелиса, *12* - желточник.

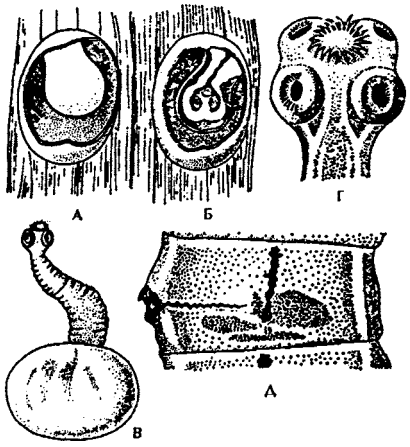


Рис. 369. **Стадии развития свиного солитера *Taenia solium* (по Пфуртшеллеру). *А, Б* - финны в свином мясе. *В* - вывернутая финна. *Г* - сколекс взрослого червя. Д - гермафродитный членик.**

Иногда во время рвоты из кишечника человека возможно забрасывание отдельных члеников свиного цепня в желудок, где они перевариваются. Оболочки яиц растворяются, личинки выходят из них и с током крови попадают в различные органы (мозг, печень, легкие, глаза), где формируются финны - цистицерки, вызывая заболевание - цистицеркоз (рис. 371).

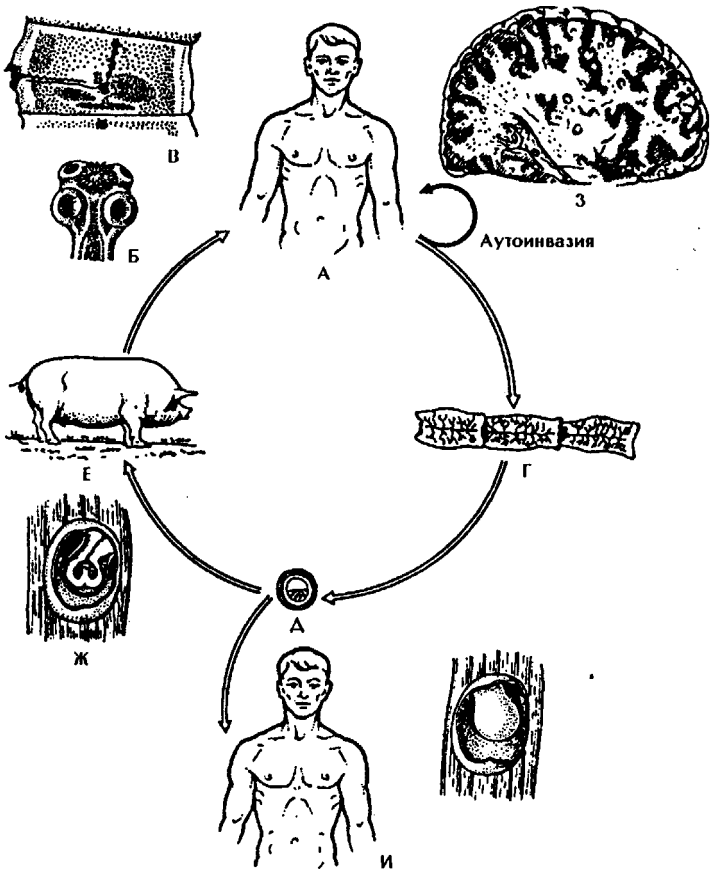


Рис. 370. **Жизненный цикл *Taenia solium* (по разным авторам). *А* - дефинитивный хозяин -**

человек. *Б* - сколекс. *В* - гермафродитный членик. *Г* - группа зрелых члеников. *Д* - яйцо. *Е* - промежуточный хозяин, инвазированный финками. *Ж* - цистицерк в мясе. *3* - цистицерк мозга при аутоинвазии человека. *И* - человек в роли факультативного промежуточного хозяина.

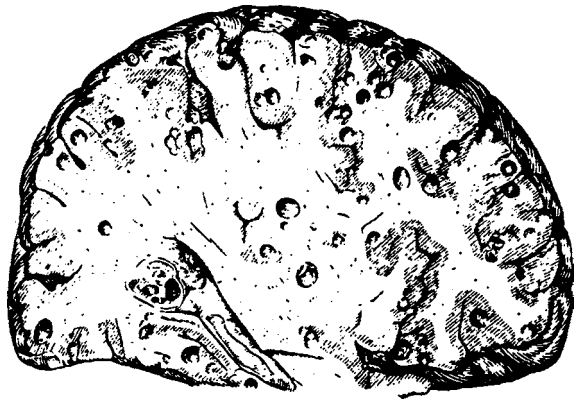


Рис. 371. **Цистицеркоз мозга.**

Заражения свиным цепнем можно избежать, если не употреблять непроваренное мясо свиньи.

6.5.1.3.3. ЭХИНОКОКК (ECHINOCOCCUS GRANULOSUS)

Кроме свиного и бычьего цепней к ленточным червям относят эхинококка - гельминта размером 3-5 мм. Эхинококк *(Echinococcus granulosus)* имеет головку с 4-мя присосками и двумя венчиками крючьев. За короткой шейкой находится незрелый членик, за ним два гермафродитных членика и последний членик - зрелый - содержит матку с яйцами (рис. 372). В яйцах развиваются личинки - онкосферы.

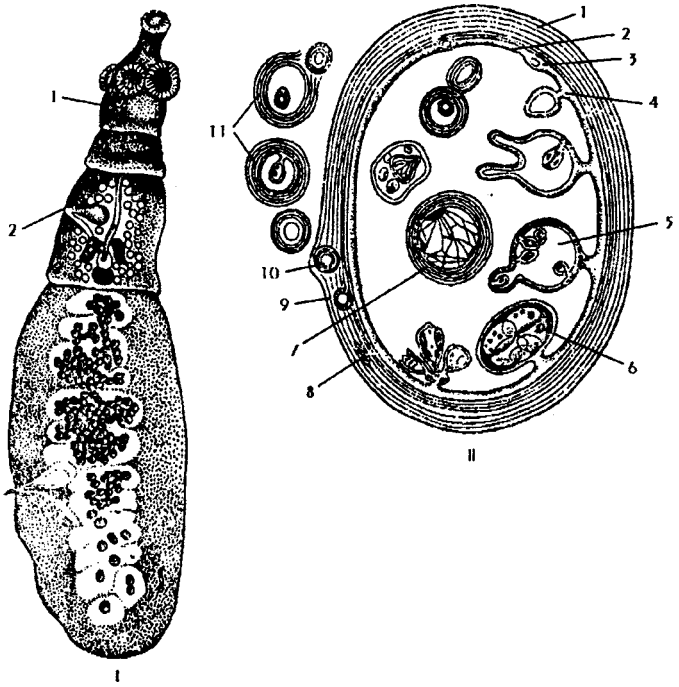


Рис. 372. **Эхинококк *Echinococcus granulasus. I* - половозрелая особь: *1* - головка (с крючьями на хоботе и четырьмя присосками), *2* - второй членик с гермафродитной половой системой, третий членик с маткой, набитой многочисленными яйцами. *II* - схема строения эхинококкового**

пузыря: *1* - кутикулярная оболочка пузыря, 2 - герминативная (производящая) оболочка, *3 - 6* - эндогенные (внутренние) дочерние пузыри на разных стадиях развития, внутри образуются головки, 7 - сколекс, превращенный в пузырь, *8 - 11* - экзогенные (наружные) пузыри на разных стадиях развития.

Взрослая форма паразитирует в кишечнике собак, шакалов. Личиночная стадия - эхинококк - развивается в теле промежуточного хозяина, которым может быть крупный рогатый скот, другие млекопитающие и человек.

Яйца попадают в организм человека через рот при несоблюдении правил личной гигиены. В пищеварительном тракте человека из яиц выходят онкосферы. С током крови они проникают в печень, легкие, мозг и превращаются там в финну - называемую эхинококком. Эта личиночная стадия представляет собой пузырь, покрытый плотными оболочками и содержащий жидкость. Внутри пузыря образуются дочерние пузыри с ввернутыми внутрь головками. Масса пузыря может достигать 16 кг и более. Заболевание называется эхинококкоз и требует хирургического лечения (рис. 373).

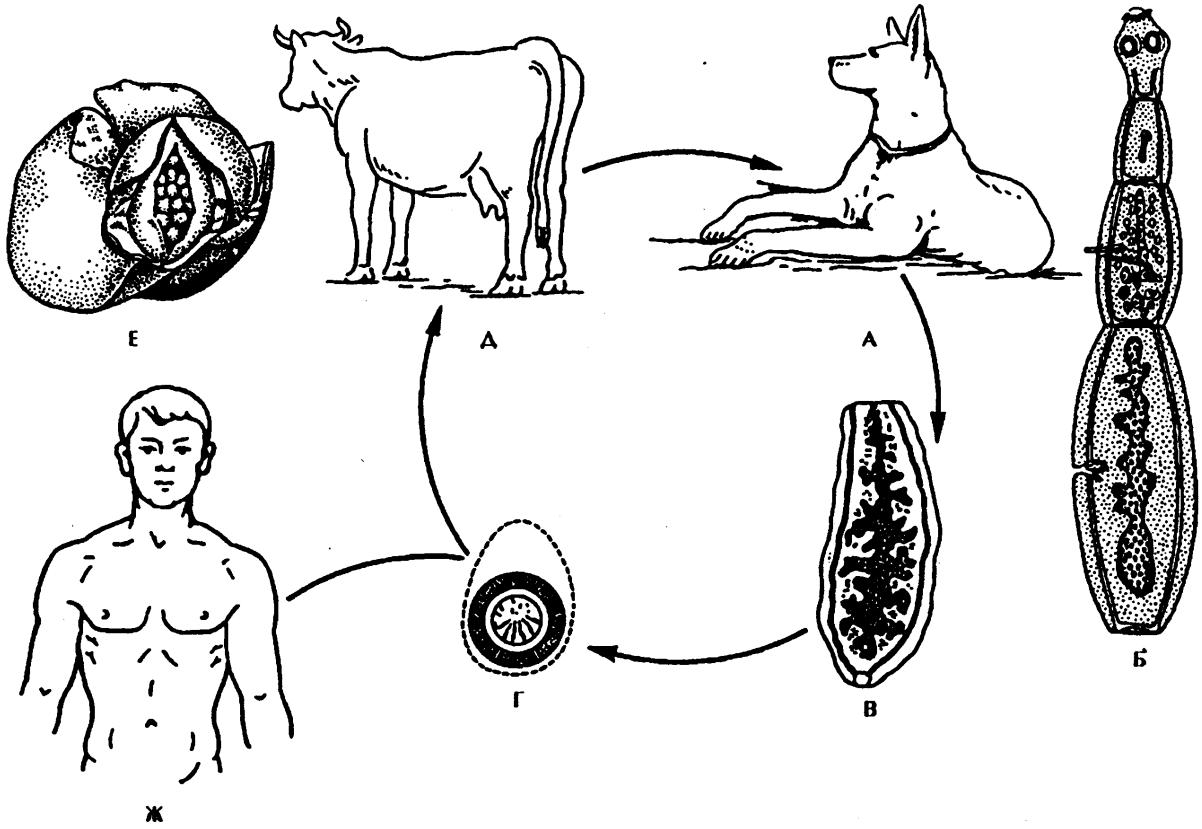


Рис. 373. **Жизненный цикл *Echinococcus granulosus* (по разным авторам). *А* - дефицитный хозяин - плотоядные животные. *Б* - стробила. *В* - зрелый членик, вышедший во внешнюю среду. *Г* - яйцо. *Д* - промежуточный хозяин - сельскохозяйственные животные и др. *Е* - эхинококкозный пузырь в печени. *Ж* - факультативный промежуточный хозяин - человек.**

Диагноз ставят на основании реакции Каццони. Для этого жидкость, полученная из эхинококкового пузыря, взятого у животных, вводится исследуемому под кожу. В месте введения образуется маленький пузырек. Если пузырек быстро увеличивается в размерах, то реакция положительная.

Профилактика связана с соблюдением правил личной гигиены, с обследованием домашних собак на эхинококкоз, с лечением служебных собак. Нельзя скармливать собакам органы животных, пораженных эхинококкозом.

6.5.1.3.4. АЛЬВЕОКОКК (ALVEOCOCCUS MULTILOCULARIS)

Кроме эхинококка у человека может паразитировать альвеококк.

Очаги альвеококкоза встречаются в Сибири, в странах Северной Европы, в Азии, Северной Америке.

Альвеококк *(Alveococcus multilocularis)* по строению похож на эхинококка, но матка у альвеококка шаровидная и отверстие расположено на передней части членика. Крючья на головке более мелкие.

Окончательными хозяевами могут быть собаки, кошки, лисицы, промежуточными - грызуны, а иногда и человек (рис. 374).

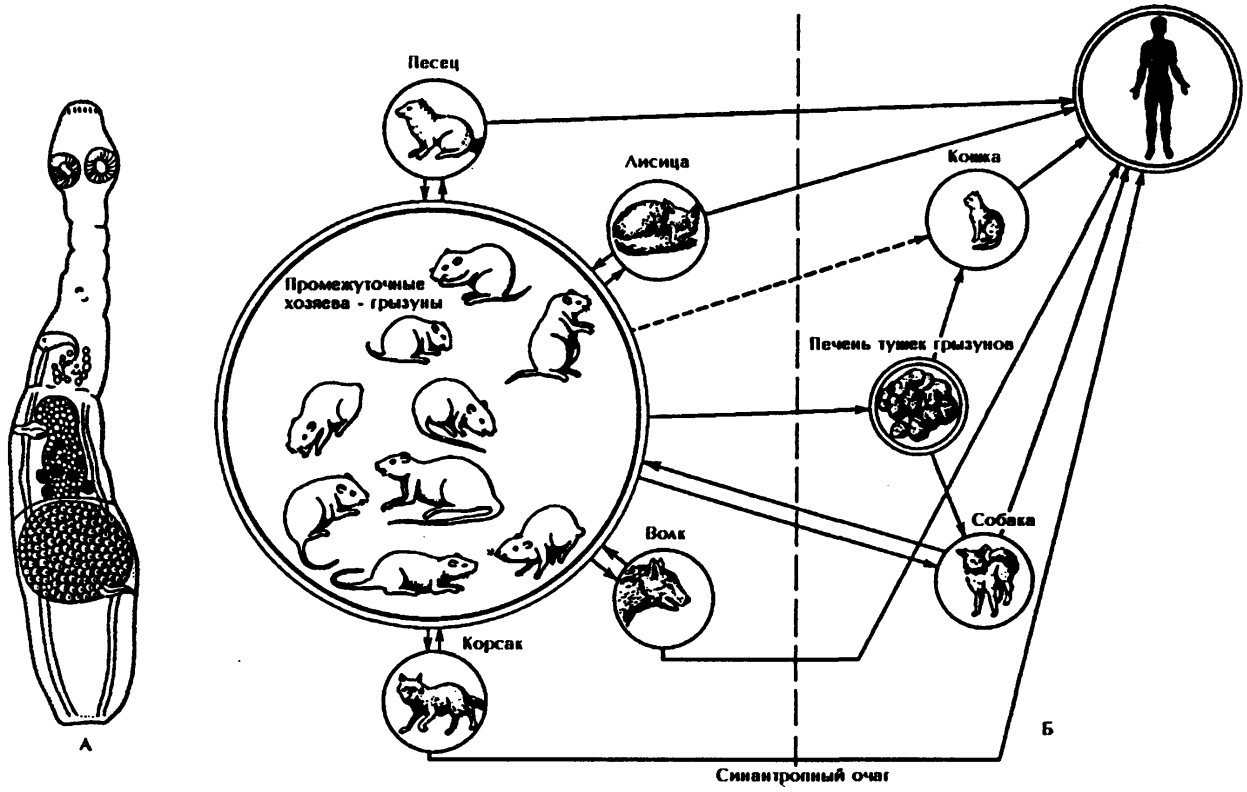


Рис. 374. ***Alveococcus multilocularis*** **(по разным авторам с измен.).** ***А*** **- стробила.** ***Б*** **- пути циркуляции** ***A. multilocularis*** **в природе.**

Заражение человека происходит при проглатывании яиц с онкосферами. Онкосферы выходят из яйца, мигрируют в печень и превращаются в финну - альвеококк, представляющую собой материнский пузырь, заполненный мелкими пузырями, плотно прижатыми друг к другу. Пузыри отпочковываются наружу и прорастают в ткани как злокачественная опухоль. Заболевание называют альвеококкозом. Лечение - хирургическое.

Профилактика - соблюдение правил личной гигиены.

6.5.1.3.5. КАРЛИКОВЫЙ ЦЕПЕНЬ (HYMENOLEPIS NANA)

У человека часто встречается гименолепидоз, вызванный паразитированием карликового цепня *(Hymenolepis nana)* в тонком кишечнике человека.

Заболевание распространено повсеместно.

Размеры гельминта от 4 до 5 мм. На головке находятся четыре присоски и подвижный хоботок с крючьями. Количество члеников от 100 до 200.

Жизненный цикл проходит в организме человека, являющегося промежуточным и окончательным хозяином гельминта (рис. 375).

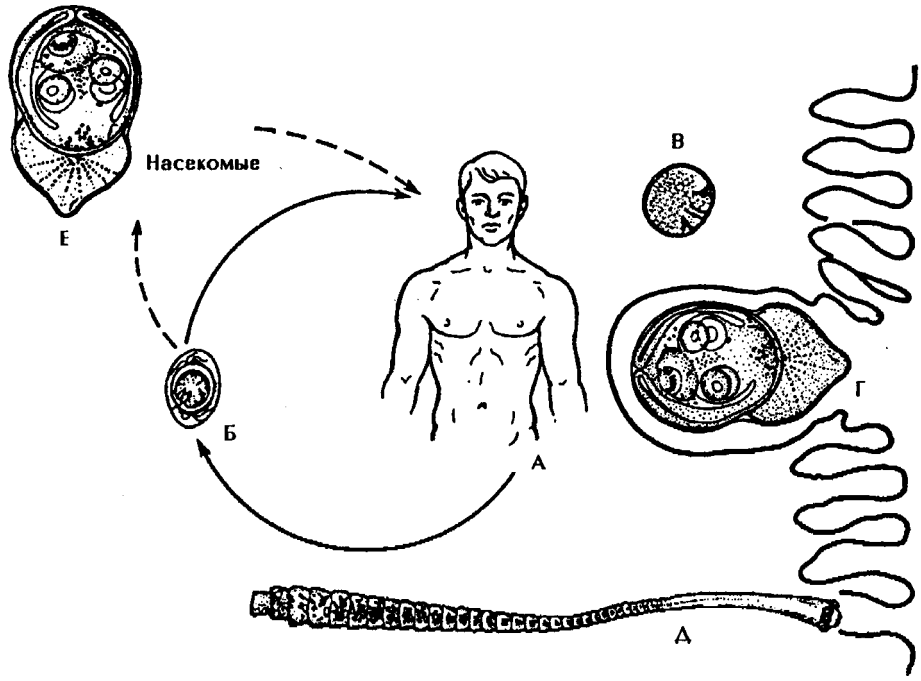


Рис. 375. **Жизненный цикл *(Hymenolepis nana)* (по разным авторам). *А* - дефинитивный хозяин - человек. *Б* - яйцо с онкосферой. *В* - онкосфера в просвете кишечника. *Г* - цистицеркоид. *Д* - половозрелый червь. *Е* - цистицеркоид в гемоцеле факультативного промежуточного хозяина - насекомого.**

Заражение происходит при попадании яиц в рот. В тонком кишечнике из яиц выходят онкосферы, внедряются в ворсинки кишечника и превращаются в цистицеркоидов. Цистицеркоиды выходят из слизистой оболочки кишечника, попадают в его просвет. Головка гельминта выворачивается, прикрепляется к стенке кишечника; отпочковываются членики и формируется взрослая особь.

Иногда яйца превращаются в половозрелые формы без выхода из организма человека (происходит аутоинвазия).

Диагноз ставят при обнаружении яиц в фекалиях.

Профилактика связана с соблюдением правил личной гигиены.

6.5.1.3.6. ЛЕНТЕЦ ШИРОКИЙ (DIPHYLLOBOTHRIUM LATUM)

Самым крупным гельминтом является лентец широкий *(Diphyllobothrium latum).* Длина его тела достигает 10-12 метров. На головке имеются присасывательные

щели или ботрии (рис. 376, 377). За головкой находится шейка. От нее отпочковываются членики. Ширина их больше длины. В зрелых члениках матка имеет форму петель, образующих розетку. Отверстие матки расположено у переднего края членика (рис. 378, 379).

Рис. 376. ***Diphyllobothrium latum.*** **Сколекс. Увеличено в 18 раз.**

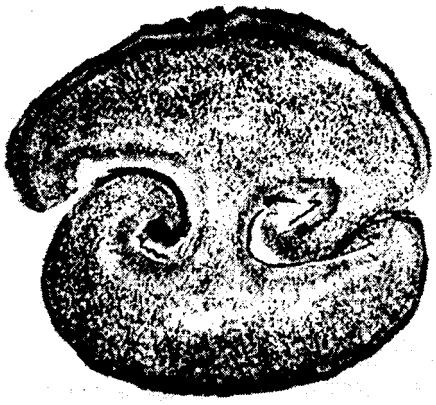


Рис. 377. ***Diphyllobothrium latum.*** **Поперечный срез сколекса. Увеличено в 200 раз.**

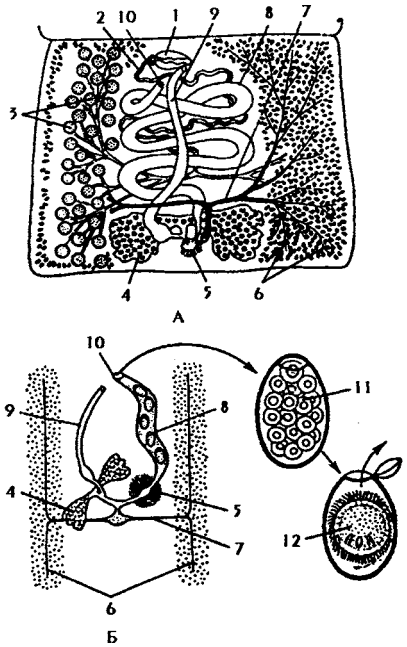


Рис. 378. **Строение полового аппарата широкого лентеца *Diphyllobothrium latum* (отр. *Pseudophyllidea*). *А* - гермафродитный членик (из Шульца и Гвоздева). *Б* - схема строения женской половой системы (по Смиту): *1* - совокупительный орган, *2* - семяпровод, *3* - семенники, *4* - яичник, *5* - оотип, *6* - желточники, *7* - желточный проток, *8* - матка, *9* - влагалище, *10* - отверстие матки. Сложные яйца (*11*), снабженные крышечкой, выходят в воду, где в них развивается свободная личинка - корацидий *(12).***

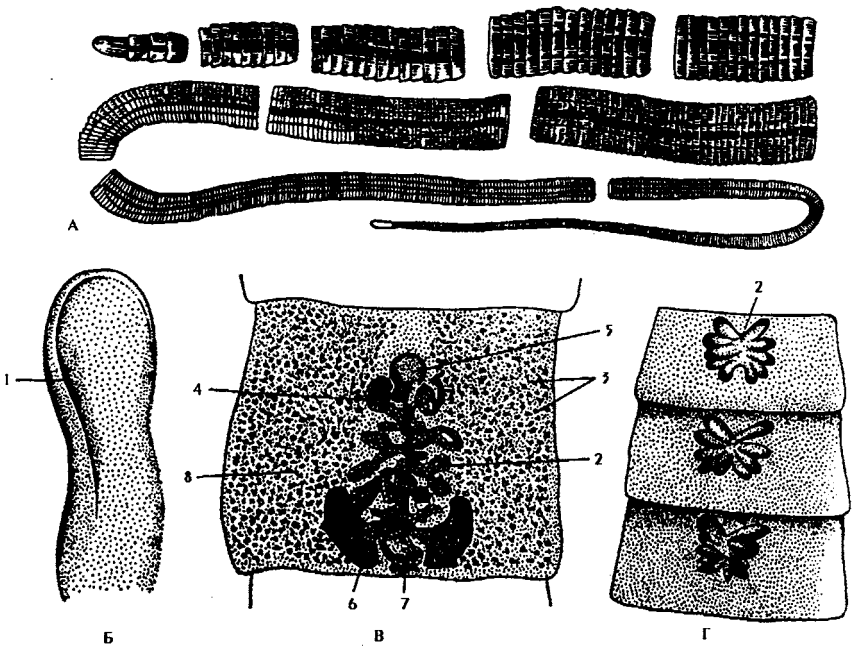


Рис. 379. **Лентец широкий. *А* - стробила. *Б* - сколекс, видны ботрии (*1*). *В* -гермафродитный членик. *Г* - зрелые членики, *2* - розетковидная матка, *3* - желточники, *4* - петли матки, *5* - циррусный мешок, *6* - яичник, *7* - тельце Мелиса, *8* - семенники.**

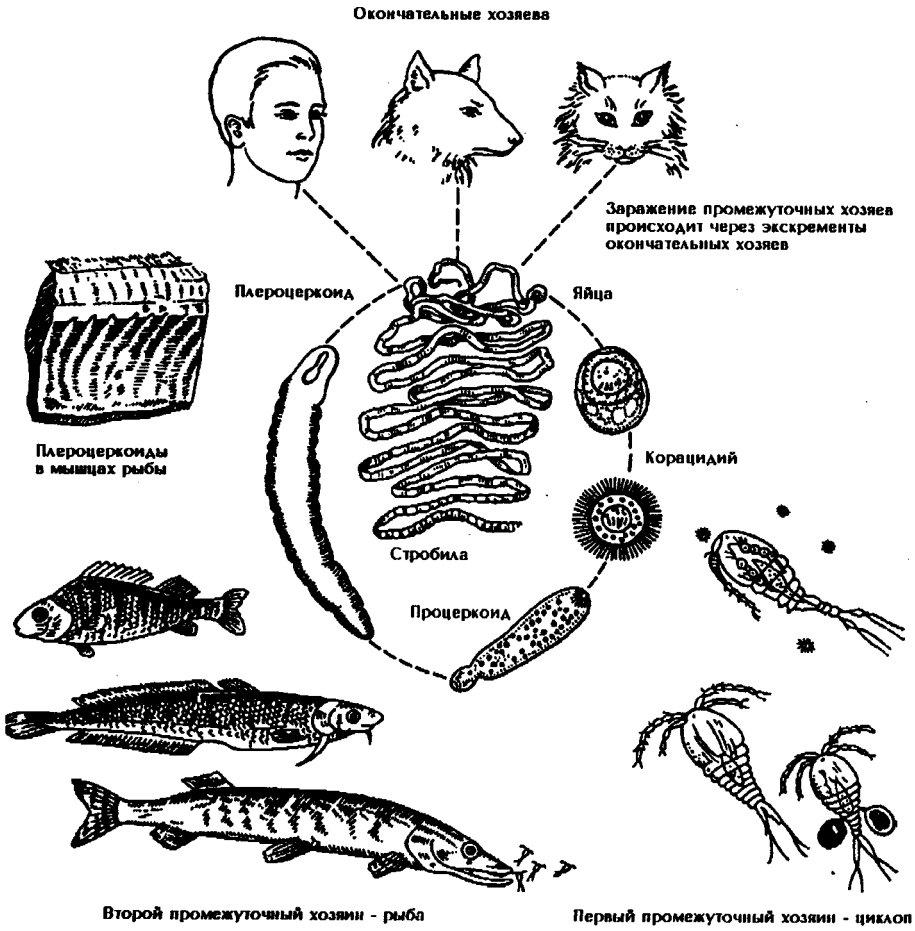


Рис. 380. **Цикл развития лентеца широкого.**

Широкий лентец паразитирует в тонком кишечнике человека, вызывая заболевание дифиллоботриоз.

Заражение человека происходит при употреблении в пищу рыбы, недостаточно обработанной термически.

Цикл развития связан с двумя промежуточными хозяевами: первый - циклоп, второй - рыбы (рис. 380).

Яйца, содержащие личинку - корацидий - попадают в воду. Корацидий имеет три пары крючьев и для дальнейшего развития должен быть проглочен циклопом. В циклопе он превращается в процеркоид, имеющий удлиненную форму и 6 крючьев на заднем конце тела. Циклопа проглатывает рыба, в мышцах которой процеркоид превращается в плероцеркоид. Если рыбу съедает другая рыба, то плероцеркоид переходит в ее организм.

Окончательными хозяевами лентеца, кроме человека, могут быть плотоядные животные (лиса, медведь, собака, кошка).

Паразитирование широкого лентеца у человека вызывает малокровие, связанное с недостатком витамина B_{12}

Диагноз ставят при нахождении яиц в фекалиях.

Профилактика предполагает термическую обработку рыбы, охрану воды от

загрязнения сточными водами.

Плоские черви, относящиеся к классам Сосальщиков и Ленточных червей, имеют в жизненном цикле промежуточных хозяев. Таких гельминтов относят к биогельминтам (табл. 14).

6.5.2. ТИП КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (NEMATHELMINTHES)

Тип Круглые черви (нематоды) насчитывают около 500 000 видов.

Представители этого типа обитают в морях, пресных водоемах, в почве. Многие круглые черви приспособились к паразитическому образу жизни. Они могут паразитировать у беспозвоночных и позвоночных животных, у растений и у человека.

Таблица 14

Плоские черви, вызывающие заболевания у человека (класс Ленточные черви - Cestoda)

Название гельминта	Заболевание	Способ заражения	Локализация в организме	Диагностика	Профилактика
Бычий цепень *(Taeniarhynchus saginatus)* биогельминт (рис. 364)	Тениаринхоз	Употребление мяса, плохо обработанного термически	Тонкий кишечник	Обнаружение зрелых члеников в фекалиях	Не употреблять в пищу мяса, плохо обработанного термически. Охрана окружающей среды от загрязнений фекалиями
Свиной цепень *(Taenia solium)* биогельминт (рис. 368)	Тениоз	Употребление мяса свиньи, плохо обработанного термически	Тонкий кишечник	Обнаружение зрелых члеников в фекалиях	Не употреблять в пищу мяса свиньи, плохо обработанного термически. Охрана окружающей среды от загрязнений фекалиями
Личинки *(Taenia solium)* (рис. 371)	Цистицеркоз	Заглатывание яиц свиного цепня с водой или пищей, рвотой	Мышцы подкожно-жировой клетчатки, глаза, головной мозг	Серологические реакции	Употребление мяса, обработанного термически
Эхинококк *(Echinococcus granulasus)* биогельминт (рис. 372) (личинки)	Эхинококкоз	Фекально-оральный	Внутренние органы (печень, легкие)	Серологические реакции (реакция Каццони)	Мытье рук после общения с собаками. Дегельминтизация служебных собак
Альвеококк *(Alueococcus multilocularis)* биогельминт (рис. 374)	Альвеококкоз	Фекально-оральный	Печень	Рентгенологические, биохимические и иммунологические исследования	Мытье рук, соблюдение правил личной гигиены при обработке шкур животных

Карликовый цепень *(Hymenolepis nana)* биогельминт (рис. 375)	Гименолепидоз	Фекально-оральный	Тонкий кишечник	Обнаружение яиц в фекалиях	Соблюдение правил личной гигиены. Выявление и лечение больных
Лентец широкий *(Diphyllo-bothrium latum)* биогельминт (рис. 379)	Дифиллоботриоз	Употребление зараженной рыбы в полусыром виде	Тонкий кишечник	Обнаружение яиц в фекалиях	Не употреблять в пищу сырую рыбу. Охрана водоемов от загрязнения. Выявление и дегельминтизация больных.

6.5.2.1. КЛАСС СОБСТВЕННО КРУГЛЫЕ ЧЕРВИ (NEMATODA)

Развитие круглых червей происходит из трех зародышевых листков. Стенки внутренней полости не выстланы эпителием. Имеется первичная полость тела и кожно-мускульный мешок. Характерна билатеральная симметрия.

Тело нематод круглое (в поперечном сечении), удлиненное, веретеновидное, передний и задний концы заострены.

Для круглых червей характерно наличие мышечной, выделительной, пищеварительной, нервной и половой систем органов. Нематоды раздельнополы (есть самцы и самки). Пищеварительная система заканчивается анальным отверстием.

Круглые черви произошли от ресничных червей.

6.5.2.1.1. АСКАРИДА ЧЕЛОВЕЧЕСКАЯ (ASCARIS LUMBRICOIDES)

К нематодам относится аскарида человеческая *(Ascaris lumbricoides),* паразитирующая в тонком кишечнике человека и вызывающая заболевание - аскаридоз. Аскаридами заражено около 1 млрд. человек на всем земном шаре.

Аскарида человеческая - крупный гельминт красновато-желтого цвета. Имеет вытянутое тело веретенообразной формы с заостренными концами. Самки крупнее самцов. Длина самки до 40 см, самцов - до 25 - 30 см. У самок задний конец прямой, у самцов -заострен и загнут на брюшную сторону (рис. 381).

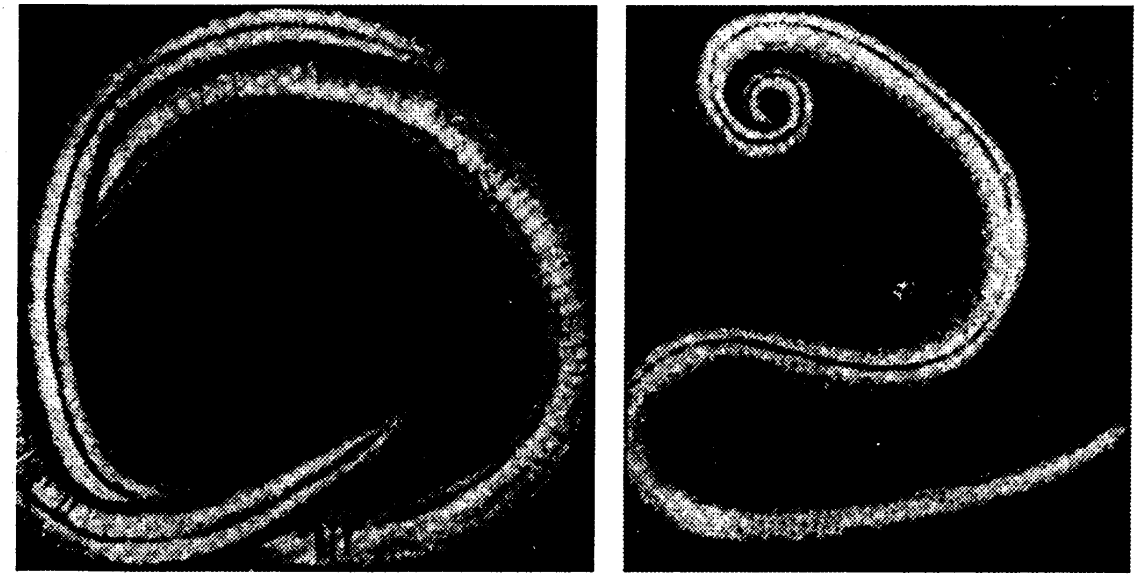


Рис. 381. **Аскарида *(Ascaris lumbricoides): а* - самка, *б* - самец.**

Тело аскариды покрыто кожно-мускульным мешком, образованным кутикулой, гиподермой и одним слоем мышц. Кутикула - плотная оболочка, выполняющая функции наружного скелета и защищающая паразита от внешних воздействий. Под кутикулой находится слой гиподермы, состоящей из цитоплазмы с вакуолями и ядрами и не имеющий клеточных границ. У аскариды есть 4 валика гиподермы, выступающих в полость тела. В гиподерме происходят интенсивные обменные процессы. Под гиподермой расположен один слой продольных мышц, разделенных валиками гиподермы -спинным, брюшным и двумя боковыми. Благодаря мышцам тело аскариды может изгибаться в спинно-брюшном направлении. Внутри кожно-мускульного мешка имеется первичная полость, заполненная ядовитой жидкостью, представляющая жидкие продукты жизнедеятельности аскариды. Жидкость находится под большим давлением и образует гидроскелет. В полости тела расположены внутренние органы (рис. 382).

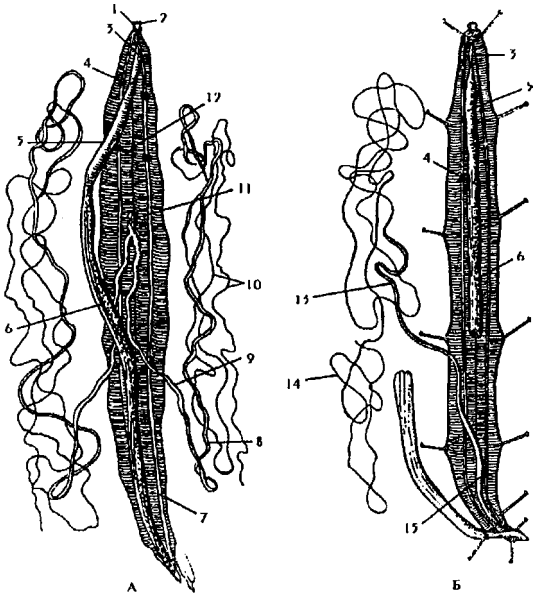


Рис. 382. **Вскрытая аскарида. *А* - самка. *Б* - самец (по Стрелкову): *1* - губы, *2* - нервное кольцо, *3* - глотка, *4* - фагоцитарные клетки, *5* - "пищевод" (передний отдел средней кишки), *6* - средняя кишка, *7* - боковая линия, *8* - яйцевод, *9* - матка, *10* - яичник, *11* - влагалище, *12* - брюшной валик гиподермы, *13* - семяпровод, *14* - семенник, *15* - семяизвергательный канал.**

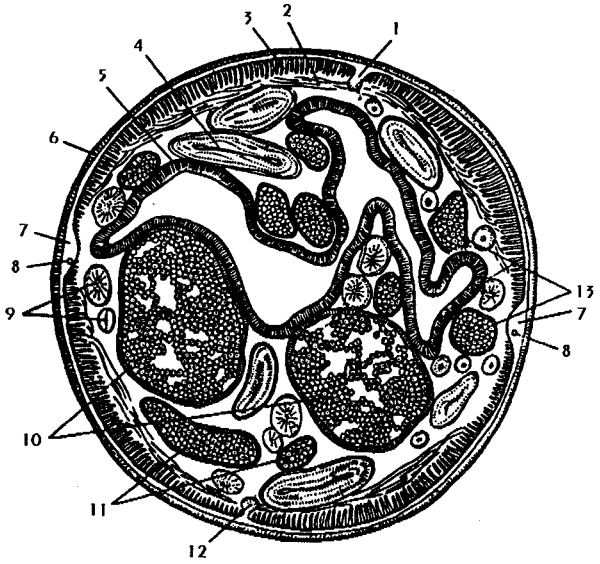


Рис. 383. **Поперечный разрез самки аскариды (по Стрелкову): *1* - спинной валик гиподермы, *2* - плазматические отростки мышечных клеток, *3* - мышечные клетки, *4* - яичник в продольном разрезе, *5* - стенка кишечника, *6* - кутикула, *7* - боковой валик гиподермы, *8* - продольный канал выделительной системы, *9* - яичник, перерезанный поперек, *10* - матка, *11* - яйцевод в продольном разрезе, *12* - брюшной валик гиподермы, *13* - яйцеводы, перерезанные поперек.**

На переднем конце тела аскариды имеется ротовое отверстие, окруженное тремя губами. Ротовое отверстие ведет в мускулистую глотку, а затем в пищевод. Глотка и пищевод эктодермального происхождения. За пищеводом следует кишечник энтодермального происхождения. Кишечник заканчивается анальным отверстием.

Дыхательная и кровеносная системы у аскариды отсутствуют.

Выделительная система состоит из одной кожной железы, находящейся в передней части тела аскариды. От нее отходят два боковых канала, проходящих в боковых валиках гиподермы, сзади каналы слепо замкнуты (рис. 383). Спереди каналы соединяются в выводной проток. На стенках выделительных каналов на уровне верхнего отдела пищевода имеются четыре (по две с каждой стороны) фагоцитарные клетки. Они захватывают продукты обмена и откладывают их в своей цитоплазме.

Нервная система состоит из окологлоточного нервного кольца и отходящих от него нервных стволов. Особенно хорошо развиты брюшной и спинной нервные стволы. Они соединены между собой многочисленными перемычками. Органы чувств у аскариды развиты слабо.

Половая система имеет трубчатое строение. У самки половая система состоит из парных яичников, парных яйцеводов, представляющих собой трубки большого диаметра, и парных маток, имеющих еще больший диаметр и соединяющихся в непарное влагалище, открывающееся отверстием в верхней трети тела аскариды на брюшной стороне.

Половая система самца непарная, имеет тонкий трубчатый семенник, семяпровод и семяизвергательный канал, открывающийся в заднюю кишку.

Оплодотворение яиц происходит в матке. Самка откладывает более 200 000 яиц в сутки. Яйцам аскариды для развития необходимо попасть во внешнюю среду, где есть кислород, определенная влажность и температура 24 - 30°С. Яйца покрыты пятью оболочками, защищающими развивающийся зародыш от неблагоприятных условий (рис. 384). При благоприятных условиях в течение 15 - 20 дней в яйце формируется личинка, способная к дальнейшему развитию в организме человека. Такое яйцо называют инвазионным. В почве яйца могут сохранять инвазионность до 10 лет.

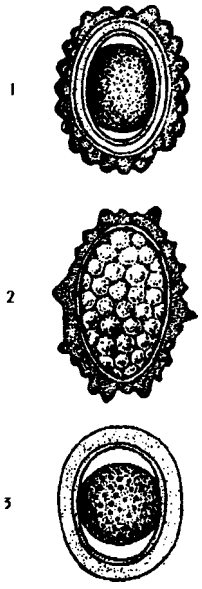


Рис. 384. **Яйца аскариды *(Ascaris lumbricoides). 1* - оплодотворенное, *2* - неоплодотворенное с белковой оболочкой, *3* - оплодотворенное без белковой оболочки.**

Заражение людей аскаридозом происходит при употреблении в пищу ягод, овощей, загрязненных инвазионными яйцами аскариды при удобрении огородов и ягодников необезвреженными фекалиями человека.

Цикл развития аскариды идет без смены хозяев (рис. 385). Из проглоченных яиц в кишечнике человека выходят личинки. С током крови они проходят в печень, через полую вену в правое предсердие, правый желудочек и по легочной артерии в альвеолы легких, где находится в среде, богатой кислородом. Затем они поднимаются по дыхательным путям в глотку, попадают в рот, вторично проглатываются и оказываются в кишечнике. Миграция личинок продолжается 9 - 12 дней. За это время личинки растут, несколько раз линяют, у них изменяется обмен веществ. Попав вторично в кишечник, личинки в течение 2,5 - 3 месяцев растут и превращаются во взрослых аскарид, способных выделять яйца. Продолжительность жизни аскариды в кишечнике около года.

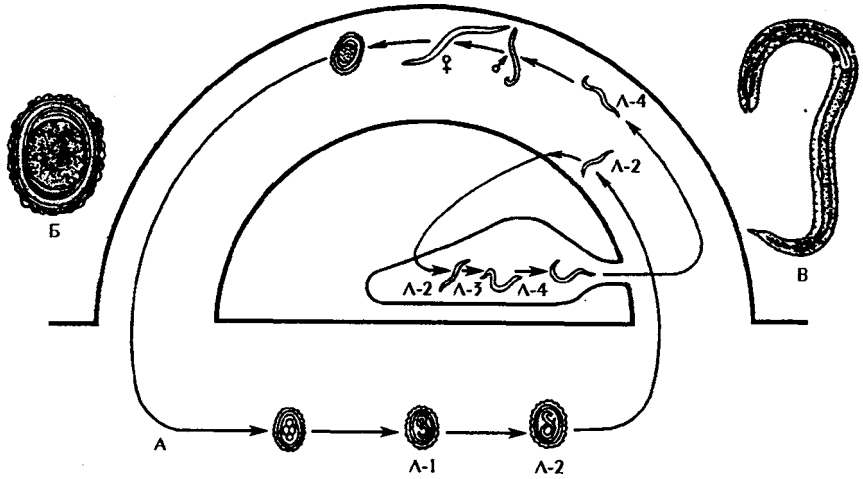


Рис. 385. **Человеческая аскарида *Ascaris lumbricoides* (по разным авторам). *А* - схема цикла развития. *Б* - яйцо. *В* - инвазионная личинка II возраста.**

Болезнь, вызванная паразитированием аскарид у человека называется аскаридозом. Мигрирующие личинки травмируют стенки кишечника, печень, легкие.

При сильной инвазии могут возникать пневмонии, иногда бывают признаки аллергии: крапивница, насморк, кашель. Паразитирование взрослых аскарид в кишечнике связано с общей интоксикацией организма, кишечными расстройствами.

Чтобы не заразиться аскаридами, надо соблюдать правила личной гигиены.

6.5.2.1.2. ОСТРИЦА (ENTEROBIUS VERMICULARIS)

К круглым червям относят острицу *(Enterobins vermicularis)*. Паразитирование острицы у человека так же широко распространено, как аскарид. Заболевание, вызываемое паразитированием острицы, называют энтеробиозом. Взрослые черви имеют небольшие размеры: самки – 9 - 12 мм, самцы – 3 - 5 мм (рис. 386). Передний конец острицы имеет небольшие кутикулярные крылья головной везикулы. Задний конец тела самца крючковидно изогнут и снабжен двумя боковыми крыловидными пластинками. Пищевод имеет расширение - бульбус.

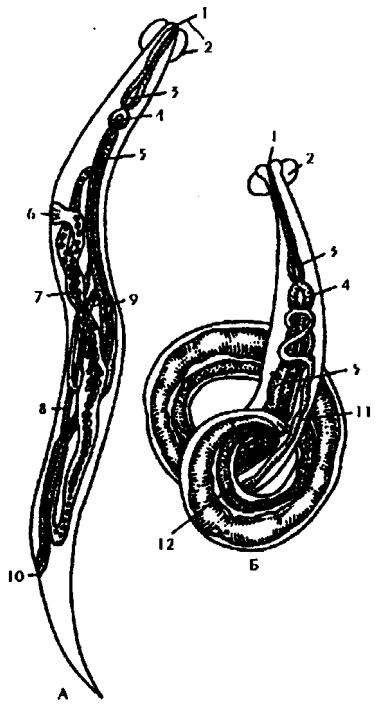


Рис. 386. **Острица *(Enterobius vermicularis)*. *а* - самка: *1* - рот, *2* - везикула, *3* - пищевод, *4* - бульбус пищевода, *5* - кишечник, *6* - половое отверстие, *7* - матка, *8* - яйцевод, *9* - яичник, *10* - анальное отверстие, *б* - самец *(1 - 10* обозначения те же): *11* - семенник, *12* - семяизвергательный канал.**

Паразитирует острица в кишечнике человека. Яйца, откладываемые самкой, созревают во внешней среде в течение 4-6 часов. С грязными руками яйца попадают через рот и в тонком кишечнике происходит выход личинок из яйцевых оболочек. Личинки мигрируют в начальные отделы толстой кишки. Через 12-14 дней они достигают половой зрелости. Взрослые особи живут в кишечнике около 30 дней. Для откладывания яиц самки ночью выползают из анального отверстия и вызывают сильный зуд. При расчесывании зудящих мест яйца остаются под ногтями. С этим связано широкое распространение энтеробиоза, особенно среди детей (рис. 387).

Для постановки диагноза необходимо сделать соскоб с перианальных складок кожи.

Чтобы избавиться от энтеробиоза, надо соблюдать правила личной гигиены.

6.5.2.1.3. ВЛАСОГЛАВ (TRICHOCEPHALUS TRICHIURUS)

Кроме аскарид и остриц к круглым червям относят власоглава.

Заболевание, вызываемое паразитированием власоглава *(Trichocephaltis trichiurus),* называют трихоцефалезом. Паразитирует власоглав в слепой кишке, начальном отделе толстой кишки у человека.

Гельминт имеет тонкую волосовидную переднюю часть тела (откуда произошло название паразита) и более широкую заднюю. Длина самца 30 - 45 мм, самки - 35-55 мм. (рис. 388). Заражение трихоцефалезом происходит, если человек не соблюдает правила личной гигиены.

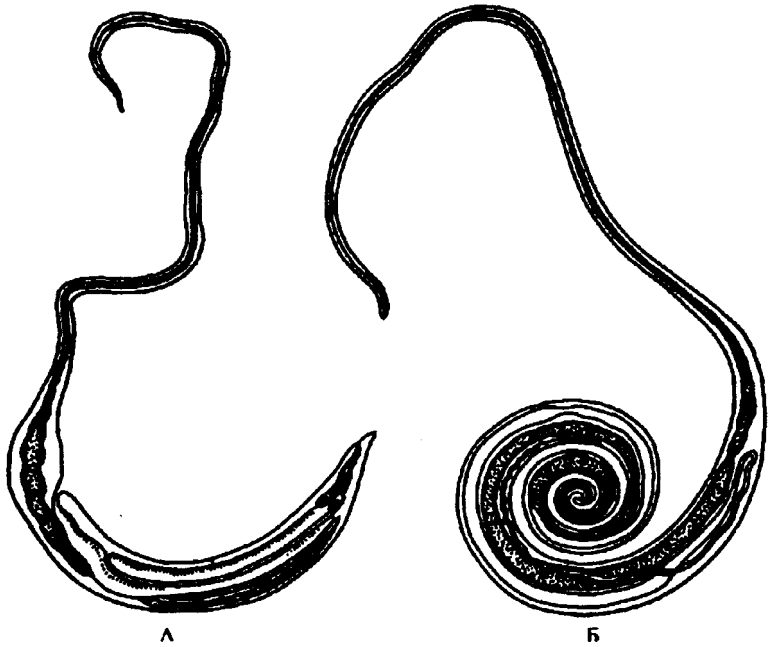


Рис. 388. **Власоглав *(Trichocephalus trichiurus). А* - самка. *Б* - самец.**

С немытыми овощами, фруктами и грязными руками инвазионные яйца попадают в рот. Из яиц выходят личинки, которые мигрируют по кишечнику и достигают слепой кишки. Передним концом прикрепляются к слизистой оболочке. Половой зрелости власоглавы достигают через месяц после заражения. Яйца, выделяемые больными трихоцефалезом, имеют вытянутую форму, на полюсах яиц располагаются прозрачные пробочки. Во внешней среде внутри яиц при 24 - 28°С через 4 недели формируются инвазионные личинки.

Цикл развития происходит без смены хозяев. У человека власоглав может паразитировать около 5 лет (см. рис. 388).

Диагноз ставят при обнаружении яиц власоглава в фекалиях.

Профилактика связана с соблюдением правил личной гигиены и охраной окружающей среды от заражений нечистотами.

6.5.2.1.4. СЕМЕЙСТВО АНКИЛОСТОМИДЫ (ANCYLOSTOMIDAE)

В странах с тропическим и субтропическим климатом распространены заболевания, имеющие общее название анкилостомидозы. Эти заболевания вызваны паразитированием у человека кривоголовки двенадцатиперстной кишки *(Ancylostoma duodenale)* или некатора *(Necator americaniis)*.

Анкилостомы - гельминты красноватого цвета. Самки длиной 10-18 мм. Передний конец загнут на спинную сторону. На головном конце имеется ротовая капсула с четырьмя зубцами (рис. 389). С помощью зубцов кривоголовка прикрепляется к слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки. Питается гельминт кровью. Продолжительность жизни - 4 - 5 лет.

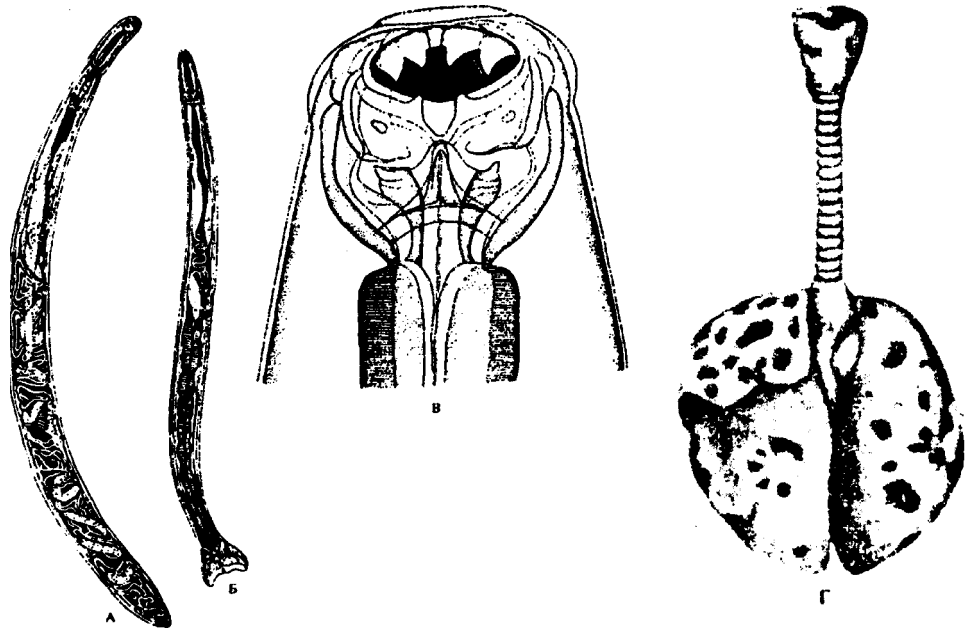


Рис. 389. **Анкилостома. *А* - самка. *Б* - самец. *В* - головной конец (в ротовой капсуле видны кутикулярные зубцы). *Г* - легкие хомяка через сутки после экспериментального заражения личинками анкилостомид (видны очаговые кровоизлияния, вызванные выходом личинок из сосудов в просвет альвеол).**

Паразитирует только у человека. Яйца с фекалиями попадают со внешнюю среду. В почве, при наличии кислорода, при температуре 28 - 30°С и влажности через сутки из яиц выходят неинвазионные рабдитовидные личинки. Они имеют два бульбуса в пищеводе (рис. 390). После линьки эти личинки превращаются в филяриевидные инвазионные личинки, имеющие пищевод цилиндрической формы (рис. 391). В организм человека личинки могут попасть через рот с грязными овощами, фруктами, водой или внедриться через кожу.

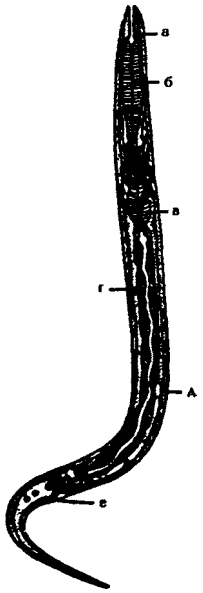


Рис. 390. **Рабдитовидная личинка анкилостомы, *а* - ротовая полость, *б* - цилиндрическая часть пищевода, *в* - бульбус пищевода; *г* - кишечник, *д* - половые зачатки, *е* - анус (по Лоосу).**

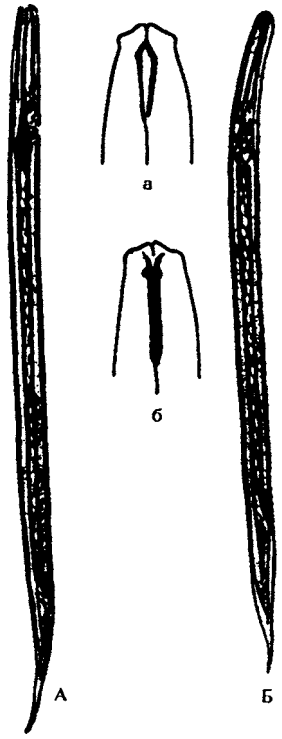


Рис. 391. **Филяриевидные личинки анкилостомид. *А* - личинка *Ancylostoma duodenale. Б* - личинка *Necator americanus: а* и *б* - соответствующие головные концы личинок (по Фаусту).**

При попадании личинок в организм человека через кожу они начинают миграцию через сердце в легкие, дыхательные пути, заглатываются со слюной и проникают в кишечник, где превращаются в половозрелых гельминтов.

При заражении личинками через рот миграции не происходит, и в кишечнике развиваются взрослые особи (рис. 392).

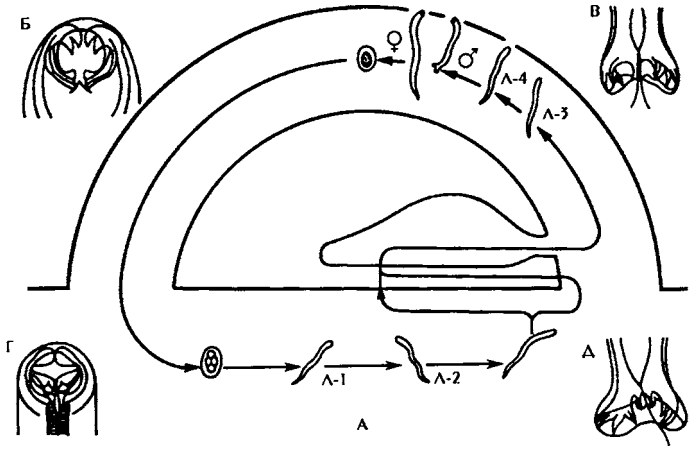


Рис. 392. **Развитие представителей сем. *Ancylostomidae. А* - жизненный цикл *Necator americanus* (по данным разных авторов). *Б* - головной конец тела *Ancylostoma duodenale. В* - хвостовой конец тела самца *Ancylostoma duodenale. Г* - головной конец тела *Necator americanus. Д* - хвостовой конец тела самца *Necator americanus. Л - I - ЛI - IV* - личинки на разных стадиях развития.**

Паразитирование анкилостом в двенадцатиперстной кишке вызывает анемию, расстройства пищеварения, истощение организма. При отсутствии лечения

возможен смертельный исход. У детей наблюдается задержка развития.

Диагноз ставят по нахождению яиц в фекалиях.

Профилактика связана с обязательным ношением обуви, запретом лежать на земле в тех районах, где распространен анкилостомоз.

Большую роль в профилактике играют правила личной гигиены, дегельминтизация больных, обеззараживание почвы химикатами. Так как часто анкилостомозами страдают шахтеры, землекопы необходимо проводить обследование рабочих на присутствие гельминтов.

Некатор - возбудитель некатороза - заболевания, похожего на анкилостомоз. Распространен в Азии и Южной Америке, в странах с тропическим и субтропическим климатом. Длина самки 8 - 13 мм, самца - 5 - 10 мм (рис. 393). В ротовой полости имеются 2 острые режущие пластинки.

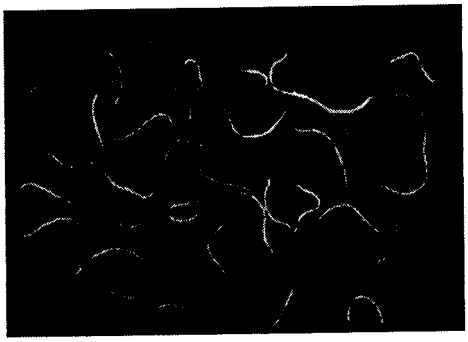


Рис. 393. ***Necator americanus* - некатор. Натуральная величина.**

Диагноз и профилактика такие же как при анкилостомозе. Аскарида, острица, власоглав, анкилостома и некатор не имеют в жизненном цикле промежуточных хозяев. Таких гельминтов относят к геогельминтам.

6.5.2.1.5. ТРИХИНЕЛЛА (TRICHINELLA SPIRALIS)

К круглым червям относят также трихинеллу *(Trichinella spiralis).* Трихинеллез, вызываемый паразитированием трихинелл у человека, можно отнести к природно-очаговым заболеваниям. Человек может быть окончательным и промежуточным хозяином.

Заражение человека происходит при употреблении в пищу мяса, содержащего инкапсулированные личинки трихинелл. В кишечнике капсулы растворяются, личинки освобождаются от них и в течение трех суток становятся половозрелыми особями.

Половозрелые гельминты обитают в тонком кишечнике человека. Самки имеют длину до 4:4 мм, самцы до 2 мм (рис. 394). Происходит оплодотворение. Самки после оплодотворения отрождают от 200 до 1500 живых личинок. Личинки с током лимфы попадают в кровеносную систему и разносятся по всему телу. Чаще всего личинки проникают в мышцы предплечья, диафрагмы, межреберные, дельтовидные, жевательные и др. Через три недели личинки в мышцах свертываются в спираль, вокруг них через 2-3 месяца образуется соединительно-

тканная капсула. Через 6-12 месяцев капсула обызвествляется. Личинки, оставаясь внутри капсул, сохраняют жизнеспособность до 20-25 лет.

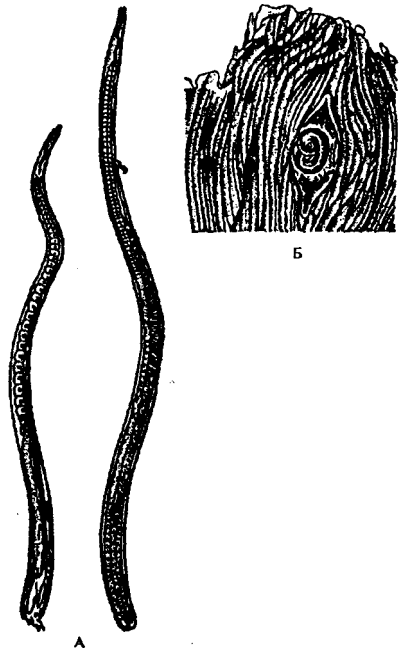


Рис. 394. **Трихинелла *(Trichinella spirallis). А* - взрослый самец (меньшего размера) и самка. *Б* - инкапсулированная личинка в мышцах свиньи.**

Таким образом, человек сначала стал окончательным хозяином, а затем промежуточным (рис. 395).

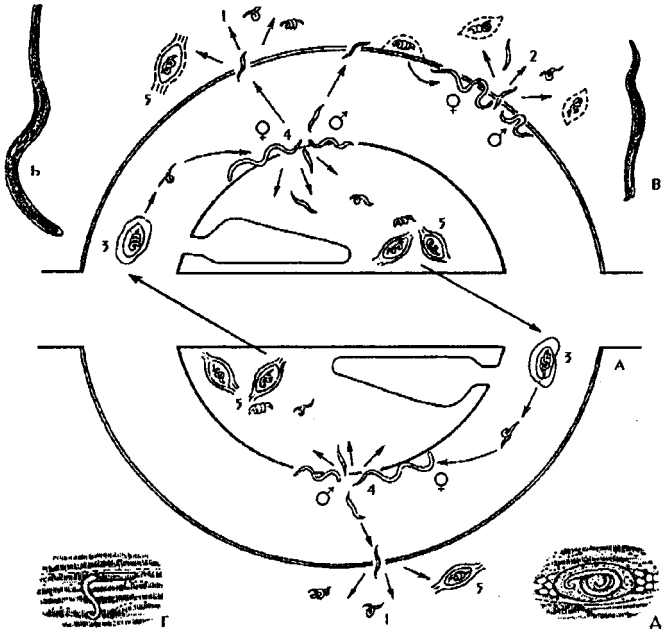


Рис. 395. **Цикл развития *Trichinella spiralis* (по разным авторам). *А* - схема цикла развития. *Б* - половозрелая самка. *В* - половозрелый самец. *Г* - проникновение личинки в мускульное волокно. *Д* - инвазионная инкапсулированная личинка: *1* - первичное заражение тканей личинками, *2* - вторичное заражение тканей личинками, возникающее в результате аутоинвазии, *3* - поступление инвазионного начала в организм животного-хозяина, *4* - половозрелые самцы и самки, *5* - инвазионные инкапсулированные личинки.**

Инкубационный период при трихинеллезе от 5 - 8 дней до 3 - 4 недель.

Наиболее характерные симптомы заболевания - отечность лица, лихорадка, мышечные боли, иногда кишечные расстройства. При большой интенсивности заражения личинками больные погибают. Смертельная доза для человека пять личинок на 1 кг веса.

Диагноз ставят на основании биопсии мышц больного, чаще икроножных, а также выясняют, употреблял ли больной в пищу свинину или мясо диких животных за несколько дней до заболевания.

Трихинеллез относят к природно-очаговым заболеваниям. Очаги поддерживают дикие животные (волки, медведи, лисицы, грызуны, хищные птицы, дикие кабаны) и некоторые насекомые.

Профилактика - контроль за мясом, употребляемым в пищу. Для этого берут пробы из ножек диафрагмы. При обнаружении трихинелл, мясо уничтожают. Осуществляют контроль за содержанием свиней и ведут борьбу с крысами. Нельзя употреблять мясо, не прошедшее ветеринарный контроль.

6.5.2.1.6. РИШТА (DRACUNCULUS MEDINENSIS)

К круглым червям относят ришту *(Dracunculiis medinensis),* вызывающую заболевание, называемое дракункулезом. паразитирует ришта чаще всего в подкожной клетчатке нижних конечностей. Самки гельминта имеют длину от 30 до 150 см, толщину от 1 до 1,7 мм. Самцы 12 - 29 см длиной и 0,4 мм толщиной.

Ришта относится к биогельминтам. В ее жизненном цикле имеется промежуточный хозяин - циклоп. Окончательным хозяином, кроме человека, могут быть иногда собаки (рис. 396).

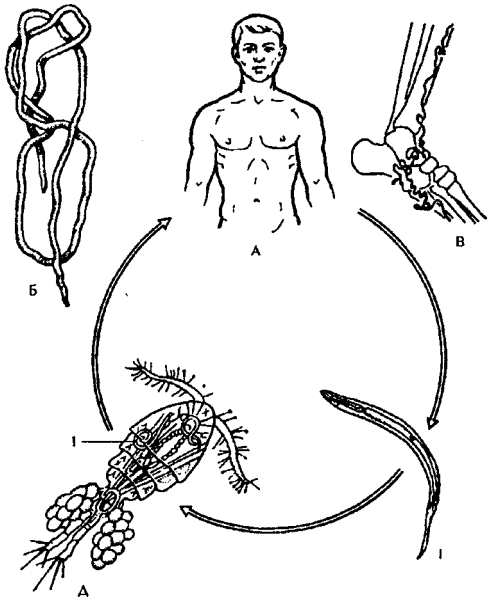


Рис. 396. **Цикл развития *Dracunculus medinensis* (по разным авторам). *А* - окончательный хозяин - человек. *Б* - самка. *В* - локализация паразита в ноге человека (рисунок с рентгенограммы). *Г* - инвазионная личинка, отрождаемая самкой. *Д* - циклоп, зараженный личинками: *1* - личинки в полости тела циклопа.**

Человек заражается при питье сырой воды из водоемов, где обитают циклопы. В циклопе находятся инвазионные личинки, называемые микрофиляриями. В желудке человека циклопы перевариваются, а микрофилярии проходят через стенку кишечника, затем проникают в кожу и подкожную клетчатку, где приблизительно через год достигают половой зрелости.

В местах локализации паразита возникает зуд, затвердение, нарыв, затем образуются язвы. При обмывании язвы водой (при купании в водоеме) ришта рождает множество личинок. Эти личинки должны быть проглочены циклопом. В теле циклопа после дальнейшего развития образуются личинки - микрофилярии.

Диагноз ставят на основании осмотра больного. Обычно червь хорошо заметен через кожные покровы.

Распространен дракункулез в Ираке, Индии, тропической Африке, в Южной Америке и других странах.

Общественная профилактика связана с охраной питьевой воды от загрязнения. Нельзя использовать эти водоемы для бытовых целей (купания, стирки). В районах, где есть дракункулез, не следует пить некипяченую и необеззараженную воду.

6.5.2.1.7. ГЕЛЬМИНТОЗЫ ЧЕЛОВЕКА, ВЫЗЫВАЕМЫЕ МИГРИРУЮЩИМИ ЛИЧИНКАМИ ГЕЛЬМИНТОВ ЖИВОТНЫХ

Личинки некоторых круглых червей, паразитирующих у животных (собак, кошек, свиней и др.) могут иногда осуществлять миграцию по органам и тканям человека, не развиваясь во взрослых гельминтов. Этот синдром известен как *lavra migrans* (синдром мигрирующей личинки). Есть кожная и висцеральная формы. Часто болеют дети.

Таблица 15

Круглые черви, вызывающие заболевания человека

Название гельминта	Заболевание	Способ заражения	Локализация в организме	Диагностика	Профилактика
Аскариды *(Ascaris lumbricoides)* геогельминт (рис. 381)	Аскаридоз	Фекально-оральный	Тонкий кишечник	Обнаружение яиц в фекалиях	Соблюдение правил личной гигиены. Дегельминтизация населения. Устройство канализации
Острица *(Enterobius vermicularis)* геогельминт (рис. 386)	Энтеробиоз	Фекально-оральный	Нижний отдел тонкой кишки и начальный отдел толстой кишки	Соскоб с перианальных складок кожи	Соблюдение правил личной гигиены. Общественно-санитарные мероприятия

Власоглав *(Trichocepha-lus trichiu-ms}* геогельминт (рис. 388)	Трихоцефалез	Фекально-оральный	Слепая кишка, червеобразный отросток, начальный отдел толстой кишки	Обнаружение яиц в фекалиях	Соблюдение правил личной гигиены. Выявление и лечение больных
Кривоголовка двенадцатиперстная *(Ancylostoma duodenale)* геогельминт (рис. 389)	Анкилостомоз	Фекально-оральный, проникновение филяриевидных личинок через кожу	Тонкая кишка, двенадцатиперстная кишка	Обнаружение яиц в фекалиях	Личное ношение обуви в очагах болезни. Выявление и лечение больных. Устройство канализации
Трихинелла *(Trichinella spiralis)* биогельминт (рис. 395)	Трихинеллез	Через мясо диких животных, свиней	Тонкий кишечник - взрослые гельминты; личинки в определенных группах мышц	Биопсия мышц, иммунологи-ческие реакции	Организация санитарно-ветеринарного контроля на бойнях и рынках, борьба с крысами
Ришта *(Dracunculns medinensis)* биогельминт (рис. 396)	Дракункулез	При питье воды, содержащей зараженных циклопов	Подкожно-жировая клетчатка	Червь заметен через кожные покровы	Выделение водоемов для забора питьевой воды и охрана их от загрязнения

Тяжесть клинической картины зависит от длительности миграции личинок, их локализации. Основные проявления связаны с аллергизацией организма. При остром начале заболевания могут возникнуть крапивница, отеки легких, эозинофилия, тяжелые поражения миокарда, панкреатиты. Наблюдается высокая температура и очаговые поражения мозга, в связи с чем возникают параличи, эпилептические припадки, потеря зрения. По мере длительности заболевания увеличивается анемия, возникает извращенный аппетит. Дети едят мел, известку, землю.

Иногда личинки инкапсулируются.

Тяжелые висцеральные формы заболевания могут заканчиваться смертью. Легкие случаи могут протекать без ярко выраженных симптомов.

Заражение происходит при употреблении немытых овощей, загрязненных фекалиями, при контакте с шерстью собак и кошек, зараженных гельминтами.

Диагноз поставить очень трудно. Чаще всего применяют методы иммунодиагностики.

Профилактика связана с соблюдением правил личной гигиены, обследование собак и кошек на наличие гельминтов, обеззараживанием фекалий, охраной огородов от загрязнения, термической обработкой пищи.

6.6. ОБЩАЯ И МЕДИЦИНСКАЯ АРАХНОЭНТОМОЛОГИЯ

Науку, изучающую паразитических паукообразных и насекомых, называют арахноэнтомологией.

6.6.1.ТИП ЧЛЕНИСТОНОГИЕ (ARTHROPODA)

К типу членистоногих относят более 1 500 000 видов. Среди них есть представители, имеющие большой медицинский интерес. Это паразиты человека и животных, промежуточные хозяева паразитов, переносчики трансмиссивных заболеваний, ядовитые животные (рис. 397).

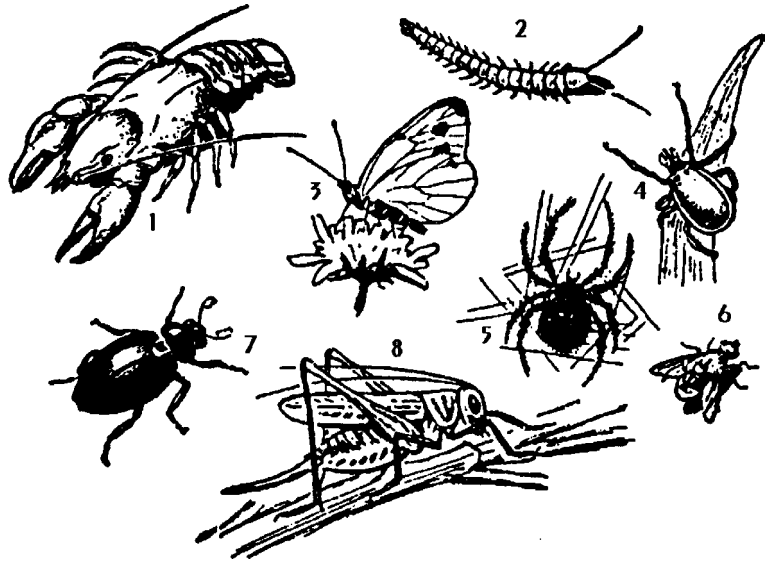


Рис. 397. **Членистоногие. *1* - рак, *2* - многоножка, *3* - бабочка, *4* - клещ, 5 - паук, *6* - муха, *7* - жук, *8* - кузнечик.**

Все членистоногие развиваются из 3 зародышевых листков, имеют дву боковую симметрию. Для них характерна гетерономная сегментация. Сегменты разных участков тела имеют неодинаковое строение. Сходные сегменты образуют отделы тела: голову, грудь, брюшко. Конечности членистоногих представляют многоколенчатые рычаги, соединяющиеся с телом при помощи суставов.

Есть обособленные поперечно-полосатые мышцы, увеличивающие подвижность тела. Хитиновый покров защищает тело членистоногих от вредных внешних воздействий и служат для прикрепления мышц. Членистоногие имеют смешанную полость тела - миксоцель, образующуюся во время эмбрионального развития в результате слияния первичной и вторичной полостей.

Пищеварительная система состоит из трех отделов: переднего, среднего и заднего. Есть железа - печень, принимающая участие в пищеварении.

Органы дыхания членистоногих разнообразны. Представители подтипа жабродышащих дышат жабрами, подтипа хелицероносных дышат трахеями и легкими, а подтипа трахейнодышащих - только трахеями.

Кровеносная система у членистоногих незамкнутая. На спинной стороне

находится сердце. Кровь течет по аорте и артериям, затем изливается в полость тела, омывает внутренние органы и снова поступает по сосудам в сердце. Функции крови выполняет гемолимфа, представляющая собой смесь крови с целомической жидкостью.

Органы выделения разнообразны: коксальные железы у пауков (мешковидные образования в сегментах груди), выделительные железы у ракообразных, у насекомых это мальпигиевы сосуды, представляющие собой выросты задней кишки, и жировое тело, которое также может быть названо "почками накопления".

Нервная система имеет надглоточный нервный узел - "головной мозг" и брюшную нервную цепочку.

У членистоногих хорошо развиты органы чувств: зрение, слух, обоняние, осязание, вкус, орган равновесия.

Есть эндокринные железы. У всех членистоногих происходит линька, то есть сбрасывается хитиновый покров, под которым образуется новый.

Большинство членистоногих раздельнополы. Половая система - яичники и семенники, их протоки расположены в брюшке или в области груди. У некоторых оплодотворение наружное, но у большинства - внутреннее.

Развитие может быть прямым и с метаморфозом: полным или неполным. При прямом развитии нет стадии личинки. Выходящие из яйца организмы похожи на родительские особи, но отличаются мелкими размерами.

При развитии с полным метаморфозом из яйцевых оболочек выходит личинка, отличающаяся от взрослой особи строением и образом жизни. Личинка превращается в куколку, и затем во взрослую особь (имаго).

Если развитие происходит с неполным метаморфозом, то из яйца выходит личинка, которая несколько раз линяет и превращается во взрослую особь. Стадия куколки отсутствует.

Членистоногие произошли от многощетинковых кольчатых червей. Родство с кольчатыми червями связано с ароморфозами.

Кольчатые черви имели гомономную сегментацию, а членистоногие - гетерономную. Конечности членистоногих произошли от параподий многощетинковых червей. В отличие от кольчатых червей членистоногие имеют хорошо развитые поперечно-полосатые мышцы. У членистоногих впервые появилось сердце, расположенное на спинной стороне.

Имеется хитинизированный наружный скелет, выполняющий функцию защиты и служащий для прикрепления мышц. Для членистоногих также характерно прогрессивное развитие нервной системы.

К типу Членистоногих относят подтип Жаброды шащих *(Вranchiata),* класс Ракообразные *(Crustacea),* подтип Хелицероносные *(Chelicerata),* класс Паукообразные *(Arachnida),* подтип Трахейно-дышащие *(Tracheatd),* класс Насекомые *(Insecta),*

6.6.1.1. ПОДТИП ЖАБРОДЫШАЩИХ (BRANCHIATA)

Класс Ракообразные *(Crustacea)*

Представители класс Ракообразных, как правило, обитают в водной среде. Их насчитывают около 25 000 видов. Медицинское значение имеют пресноводные раки, крабы и циклопы. Раки и крабы -промежуточные хозяева в цикле развития легочного сосальщика. Циклопы - промежуточные хозяева в циклах развития лентеца широкого и ришты (рис 398).

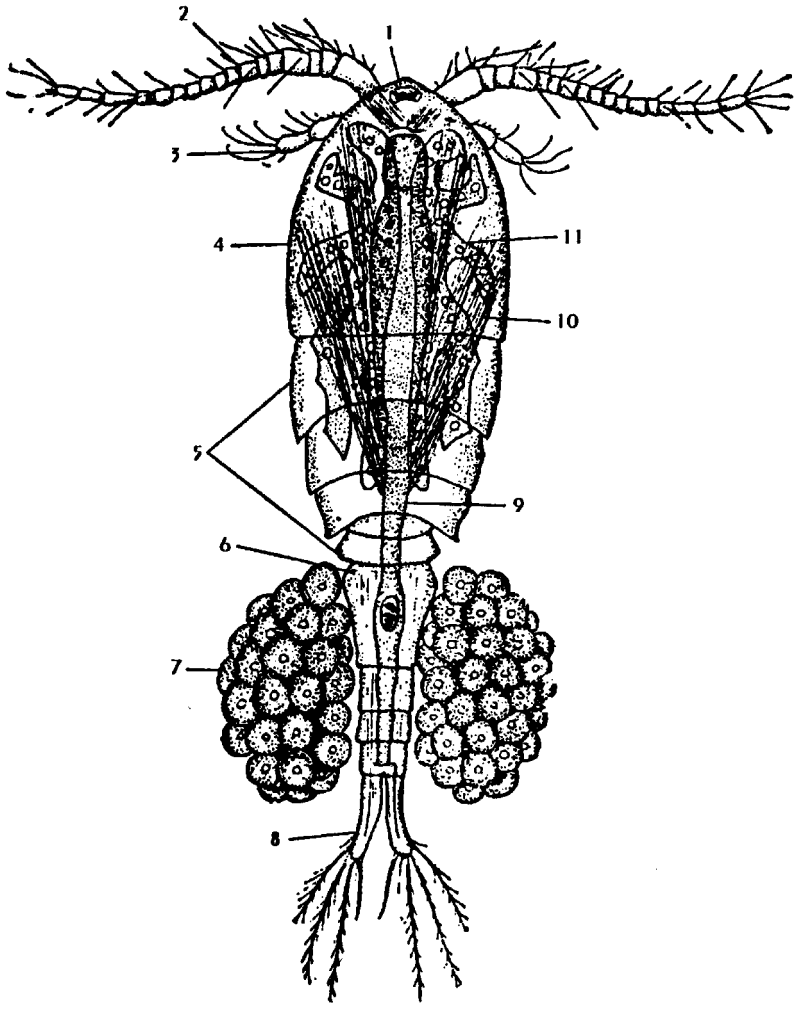


Рис. 398. **Самка циклопа *(Cyclops strenuus)* (из Клауса). *1* - глаз, *2* - первые антенны, *3* - вторые антенны, *4* - головогрудь, *5* - четыре свободных грудных сегмента, *6* - генитальный сегмент брюшка, *7* - лицевые мешки, *8* - вилочка, *9* - кишечник, *10* - продольные мышцы груди, *11* - яичник.**

Класс Ракообразные делится на подклассы: высшие и низшие. У речных раков тело состоит из двух отделов (головогруди и брюшка, рис. 399). Головогрудь образуется в результате слияния сегментов головы и груди, тело покрыто хитинизированной кутикулой, которая препятствует испарению воды. Под кутикулой находится гиподерма. На каждом сегменте тела расположены конечности, выполняющие различные функции: являются органами чувств, входят в состав ротового аппарата, выполняют ходильную функцию, служат для защиты и нападения, для плавания.

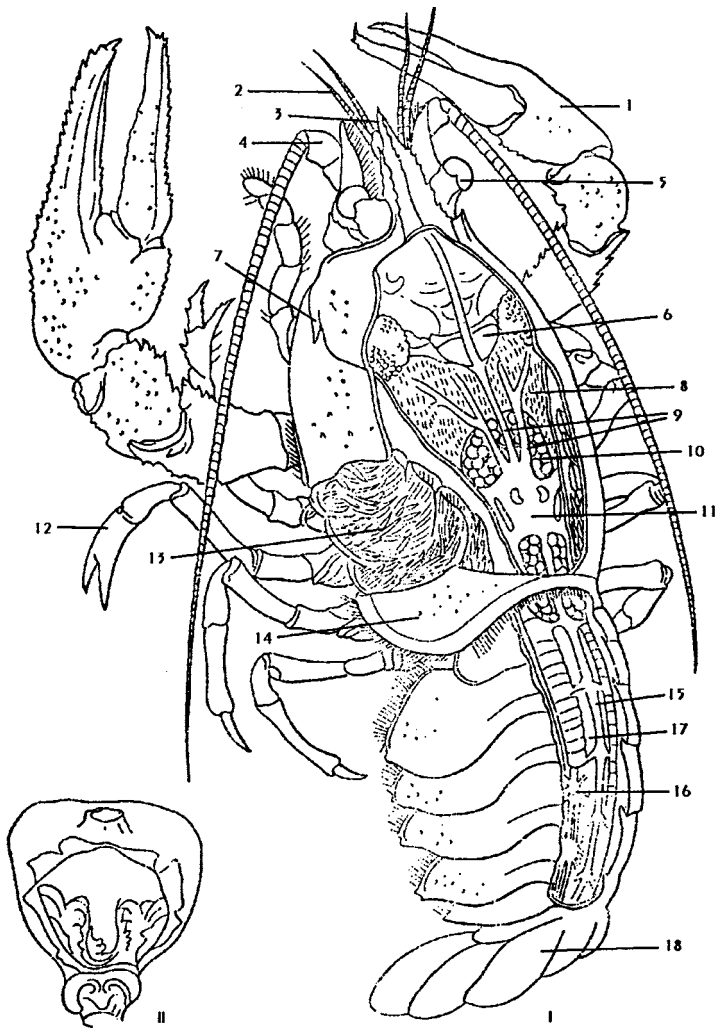


Рис. 399. **Речной рак *Potamibius astacus* (самка). *I* - общий вид со спинной стороны вскрытого рака. *II* - вскрытый желудок рака. *1* - клешня, *2* - усик первой пары, *3* - шип, *4* - усик второй пары, *5* - сложный глаз, *6* - желудок, *7* - шейная бороздка, *8* - железы средней кишки, *9* - передние артерии, *10* - яичник, *11* - сердце, *12* - ходильная ножка, *13* - жабра, *14* - бропхиостегит, *15* - верхняя артерия брюшка, *16* - нервная цепочка, *17* - задняя кишка, *18* - анальный сегмент *(telson).***

Пищеварительная система начинается ротовым отверстием, есть пищевод, желудок, имеющий два отдела (жевательный и цедильный), средняя кишка, в нее открываются протоки железы, выполняющей функции печени и поджелудочной железы, и задняя кишка, заканчивающаяся анальным отверстием.

Дыхательная система представлена жабрами, которые являются производными конечностей.

Кровеносная система незамкнутая. Сердце расположено на спинной стороне.

Выделительная система состоит из двух желез, находящихся у основания усиков.

Нервная система имеет подглоточный и надглоточный нервные узлы и брюшную нервную цепочку с парными ганглиями в каждом членике.

У ракообразных хорошо развиты органы чувств: обоняния, осязания,

химического чувства, равновесия, зрения.

Ракообразные - раздельнополые животные. Половые железы парные, расположены в грудной области.

Развитие у высших раков - прямое.

6.6.1.2. ПОДТИП ХЕЛИЦЕРОНОСНЫЕ (CHELICERATA)

Класс Паукообразные *(Arachnidd)*

Насчитывается около 40 000 видов. Они приспособились к обитанию на суше, поэтому дышат атмосферным воздухом.

Тело паукообразных состоит из головогруди и брюшка. У представителей этого класса наблюдается стремление к слиянию этих отделов тела. У наиболее примитивных - фаланг - деление на головогрудь и брюшко и сегментация тела сохранились. У скорпионов - сегментация заметна только на брюшке. У большинства пауков сегментация отсутствует, а у клещей тело утратило деление на головогрудь и брюшко (рис. 400).

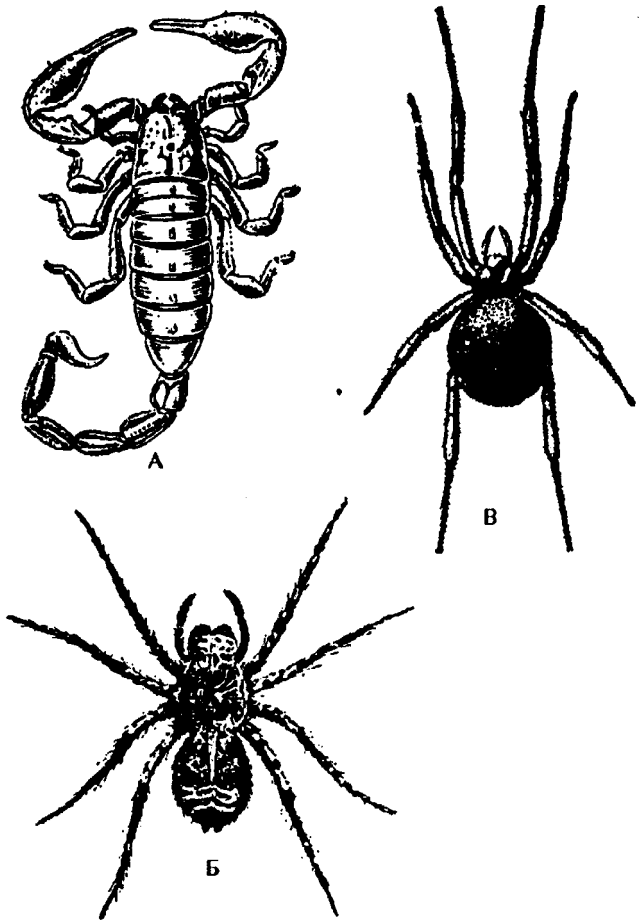


Рис. 400. **Скорпионы и пауки. *А* - скорпион песчаный *(Buthus occitanus). Б* - тарантул степной *(Lycosa singoriensis). В* - самка каракурта *(Lathrodectus tredinigullatus).***

Тело паукообразных покрыто хитиновой кутикулой и гиподермой (рис. 401). Наружный слой кутикулы предохраняет организм от потери влаги и дает возможность обитать паукообразным в засушливых районах. Производными кожного

эпителия являются паутинные и ядовитые железы.

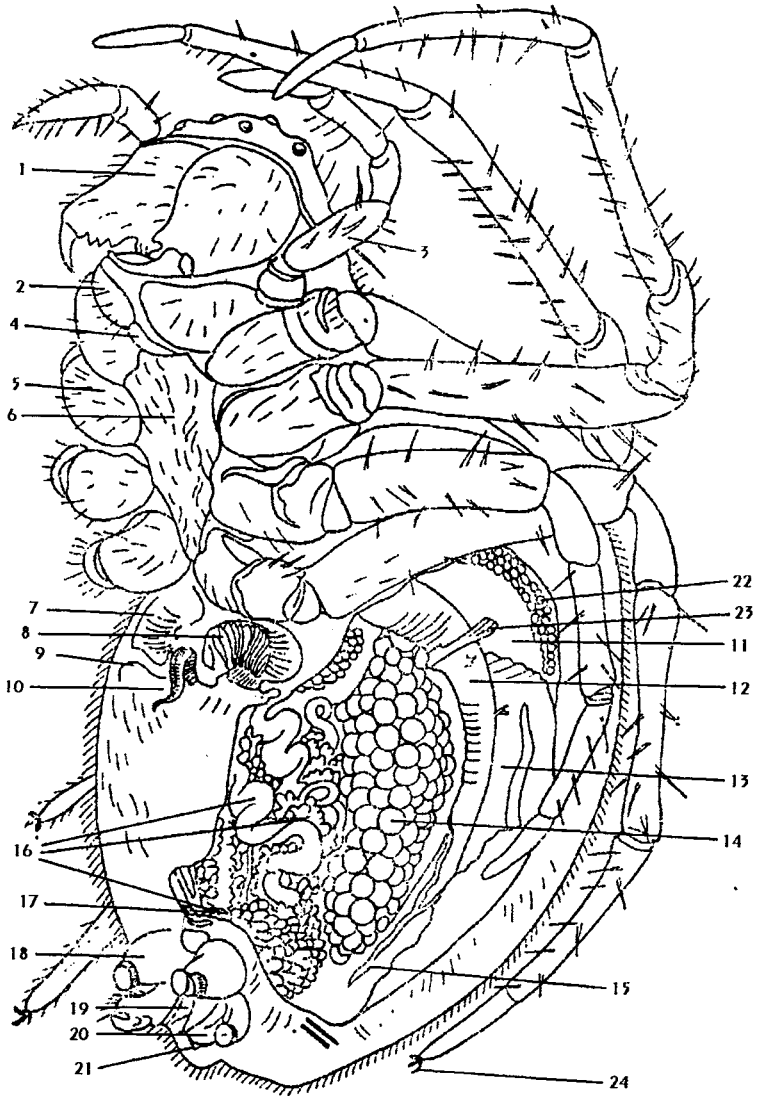


Рис. 401. **Паук-крестовик *Araneus (Epeira)* (Самка. Общий вид снизу и сбоку вскрытого паука). *1* - хелицера, *2* - челюсть ногощупальца, *3* - ногошупальце, *4* - нижняя губа, *5* - тазик второй пары ножек, *6* - грудина, *7* - щиток, прикрывающий легкое, *8* - вскрытое листовидное легкое, *9* - стигма легкого, 10 - половой вырост, *11* - пищеварительная железа, *12* - средняя кишка, *13* - сердце, *14* - яичник, *15* - мальпигиева трубочка, *16* - паутинные железы, *17* - трахея, *18* - нижняя паутинная бородавка, *19* - медиальная паутинная бородавка, *20* - верхняя паутинная бородавка, *21* - анальное отверстие, *22* - срез через стенку тела, *23* - дорзовентральная мышца, *24* - коготки.**

Для паукообразных характерно наличие 6 пар конечностей, 2 пары участвуют в захвате и размельчения пищи, 4 пары выполняют функцию ходильных ног.

Пищеварительная система у паукообразных приспособлена к питанию полужидкой пищей. В переднюю кишку открываются протоки слюнных желез, содержащие ферменты, способные расщеплять белки. Пищеварительные ферменты вводятся в тело жертвы и, после того, как ее ткани растворятся, содержимое всасывается мощной глоткой пауков. Это внекишечное пищеварение. В среднюю кишку открываются протоки печени. В клетках печени осуществляется внутрикишечное пищеварение. Непереваренные остатки выделяются через

анальное отверстие.

Дыхательная система представлена или трахеями, или легочными мешками с многочисленными листовидными складками, открывающимися дыхательными отверстиями, стигмами, наружу. Трахеи представляют собой систему разветвленных трубочек. У некоторых мелких паукообразных (клещи) дыхательная система может отсутствовать, а дыхание происходит через покровы.

Кровеносная система незамкнутая. Есть трубковидное сердце. Кровь (гемолимфа) от сердца течет в аорту, затем в артерии, далее попадает в систему лакун и возвращается в сердце через отверстие. Если у паукообразных органы дыхания - трахеи, то кровеносная система может быть устроена очень просто, или совсем отсутствовать.

Выделительная система представлена коксальными железами (мешковидными образованиями, расположенными в сегментах груди), или мальпигиевыми сосудами, состоящими из нескольких трубочек, один конец которых слепо замкнут и находится в полости тела, а другой открывается на границе средней и задней кишки.

Строение нервной системы разнообразно. Есть "головной мозг", имеющий передний и задний отделы, и брюшная нервная цепочка.

У большинства паукообразных есть органы зрения, обоняния и осязания.

Паукообразные раздельнополы. Для них характерно внутреннее оплодотворение. У большинства развитие прямое, а у клещей с метаморфозом.

Среди паукообразных есть ядовитые представители: пауки, скорпионы. У скорпионов присутствуют ядовитые железы. Скорпион перегибает брюшко через спину вперед и с помощью иглы жалит жертву. Для человека опасны уколы тропических скорпионов.

В южных районах обитает ядовитый паук - каракурт (рис. 402). Его укусы опасны для человека, могут заканчиваться смертельным исходом.

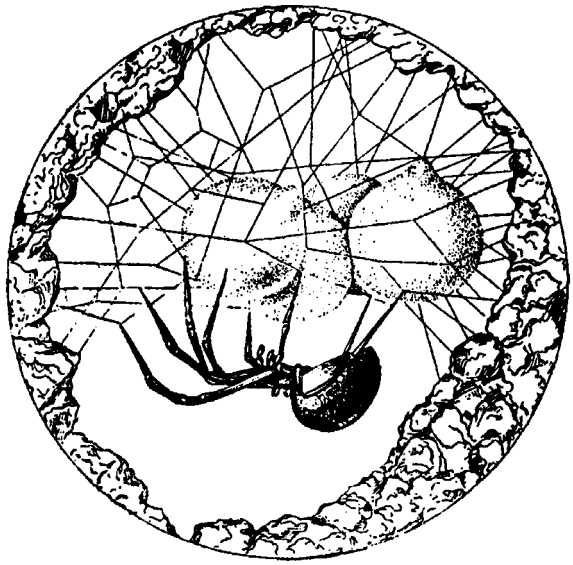


Рис. 402. **Паук каракурт (самка) на коконах.**

6.6.1.2.1. ОТРЯД КЛЕЩИ (ACARI)

Большое медицинское значение имеют представители отряда клещей *(Acari),*

Тело клещей не расчленено на голову, грудь и брюшко, не сегментировано, овальное или шаровидное. У взрослых клещей 4 пары ходильных ног, имеющих на концах коготки для прикрепления к хозяину.

Колюще-сосущий ротовой аппарат клещей приспособлен для прокалывания кожи хозяина и удержания на нем. Он состоит их хелицер и хоботка, покрытого острыми зубцами. Клещ выдвигает вперед хелицеры, разрезает ими кожу и вводит в разрез хоботок. Из-за наличия зубцов на хоботке, вынуть ротовой аппарат очень трудно.

Органы пищеварения развиты хорошо. В средней кишке есть выросты, которые заполняются пищей (кровью) и позволяют клещам в дальнейшем долго существовать не питаясь.

Дышат клещи с помощью трахей, которые открываются наружу дыхальцами, находящимися у основания конечностей.

Клещи раздельнополые.

Некоторые виды клещей могут быть временными эктопаразитами, природными резервуарами и при сосании крови передавать возбудителей тяжелых заболеваний.

6.6.1.2.1.1. ЧЕСОТОЧНЫЙ ЗУДЕНЬ (SARCOPTES SCABIEI)

Есть виды клещей, способных быть возбудителями заболеваний у человека. Одно из таких заболеваний называют чесоткой, и вызывает его чесоточный зудень *(Sarcoptes scabiei).* Этот клещ очень мал: размеры самки около 0,4 мм, самца 0,2 мм. Чесоточный зудень - внутрикожный паразит. Самки проделывают ходы в коже. Самцы живут на поверхности, проникают в готовые ходы и оплодотворяют самок (рис. 403). Самки откладывают до 20 яиц. Из яиц через 2 - 3 дня выходят личинки, которые через 3 дня превращаются в нимфы I, а через 2 дня становятся нимфами II. Еще через 2 - 4 дня нимфы II превращаются в имаго. Живут клещи 40 - 50 дней.

Заражаются чесоткой при контакте с больным или его вещами. Диагноз ставят при обнаружении клещей в ходах кожи. Профилактика связана с соблюдением правил личной гигиены, изоляцией и лечением больных чесоткой.

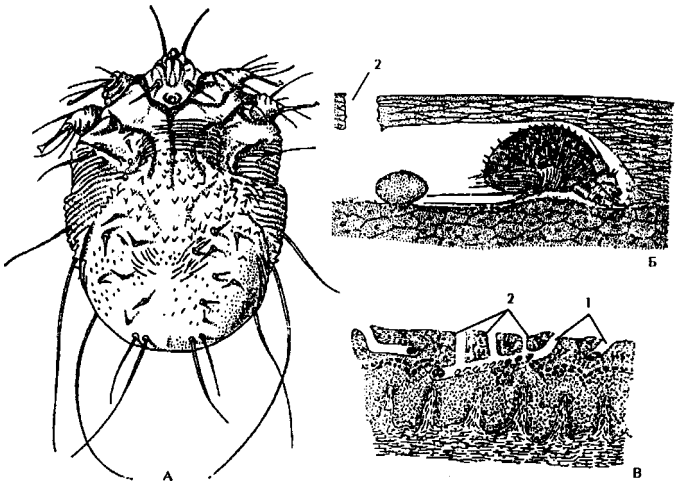


Рис. 403. **Чесоточный зудень *(А* - по Павловскому, *Б, В* - по Дубинину). *А* - самка клеща. *Б* - самка и отложенное ей яйцо в ходе, прогрызенном в толще эпидермиса. *В* - схема расположения ходов, проделанных нимфой (слева), самкой (в середине) и самцом (справа): *1* - входное отверстие, *2* - вентиляционные отверстия.**

6.6.1.2.1.2. СЕМЕЙСТВО ИКСОДОВЫЕ КЛЕЩИ (IXODIDAE)

Многие клещи могут быть переносчиками трансмиссивных заболеваний. Большой интерес представляют иксодовые клещи *(Ixodidae):* собачий клещ *(Ixodes ricinus),* таежный клещ *(Ixodes persulcatus),* степной клещ *(Dermacentor marginatus)* (рис. 404).

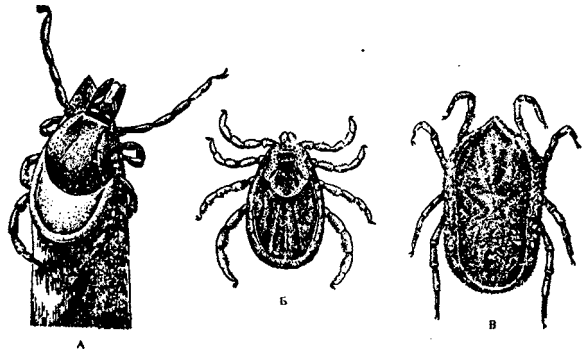


Рис. 404. **Клещи-переносчики заболеваний. *А* - самка таежного клеща *Ixodes persulcattis* в позе ожидания животного-хозяина (из Померанцева). *Б* - самка иксодового клеща *Dermacentor pictus* (по Померанцеву). *В* - самка аргазового клеща *Ornithodorns papillipes* (по Филипповой).**

Голодная самка таежного клеща имеет размеры 4х3 мм, темно-коричневый щиток и светлое тело. Самец меньше самки 2,5х1,2 мм. Клещи временные эктопаразиты. Самки откладывают оплодотворенные яйца на землю. Из яиц выходят личинки, у которых отсутствуют дыхальца и половое отверстие, имеются три пары конечностей. Личинки прикрепляются к мелким грызунам, питаются их кровью 2-5 суток, после чего отпадают и в почве линяют, превращаясь в нимфы, имеющие четыре пары ходильных ног. У них появляются дыхальца, но отсутствует половое отверстие. Нимфы для сосания крови прикрепляются к другим хозяинам - прокормителям (грызунам). После насыщения кровью в течение 3-8 суток нимфы

отпадают и линяют, превращаясь во взрослые особи (имаго), уже имеющие четыре пары ходильных ног, половое, анальное и дыхательные отверстия. Взрослые клещи нападают на крупных млекопитающих и человека. Насосавшись крови в течение 6-12 суток, клещи увеличиваются в размерах и отпадают. Количество всасываемой крови очень велико, в 10 раз больше веса клеща (рис. 405).

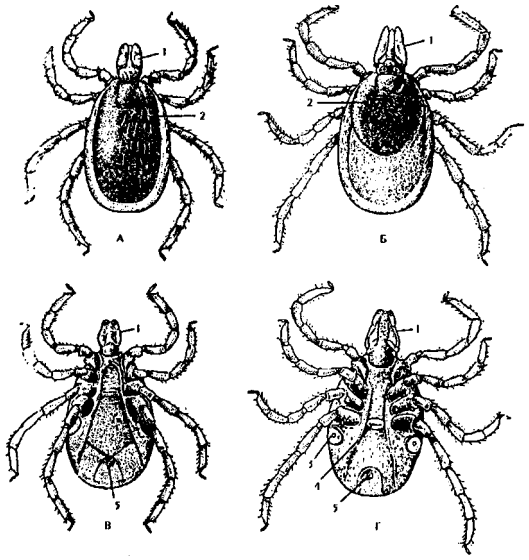


Рис. 405. **Клещ *(Ixodes persulcatus). А* - самец и *Б* - самка со спинной стороны. *В* - самец и *Г* - самка с брюшной стороны: *1* - ротовой аппарат, *2* - дорсальный щиток, *3* - дыхальца (наружные отверстия трахей), *4* - женское половое отверстие, *5* - анальное отверстие.**

Таежный клещ-переносчик и резервуарный хозяин вируса весенне-летнего энцефалита. Возможна трансовариальная передача возбудителя (рис. 406).

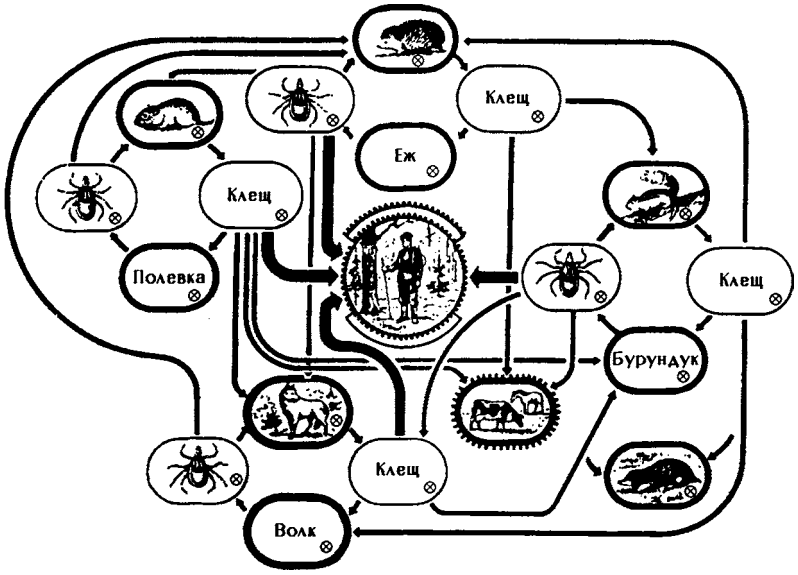


Рис. 406. **Циркуляция вируса таежного энцефалита в природе. Переносчики вируса - таежный клещ, дикие млекопитающие и птицы, обитающие в тайге, являются компонентами природного очага. Человек и домашние животные, соприкасающиеся с природным очагом, могут заражаться при укусах зараженными клещами. Компоненты природного очага: ⊗ - вирус-возбудитель клещевого энцефалита, O - животное-вирусоноситель, естественный резервуар возбудителя, ○ - клещи-переносчики возбудителя, ✸ - возможное заражение вирусом.**

Собачий клещ может переносить возбудителей туляремии, шотландского энцефалита (рис. 407).

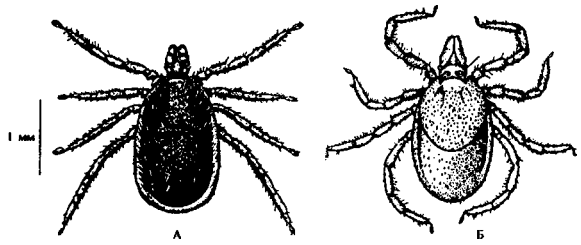


Рис. 407. ***Ixodes ricinits: а*** **- самец,** ***б*** **- самка (по Б.И.Померанцеву).**

Степной клещ может передавать возбудителей клещевого сыпного тифа, туляремии (рис. 408, 409).

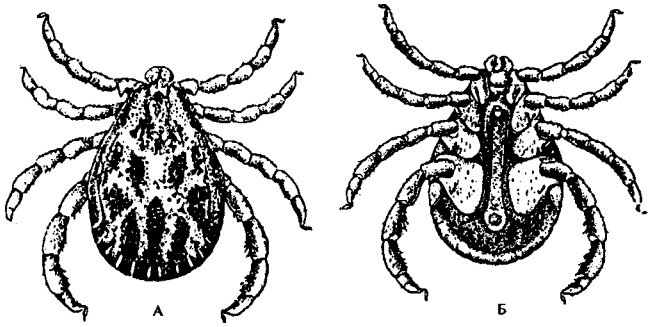


Рис. 408. ***Dermacentor pictus,*** **самец:** ***а*** **- вид со спинной стороны,** ***б*** **- вид с брюшной стороны (по Б.И.Померанцеву).**

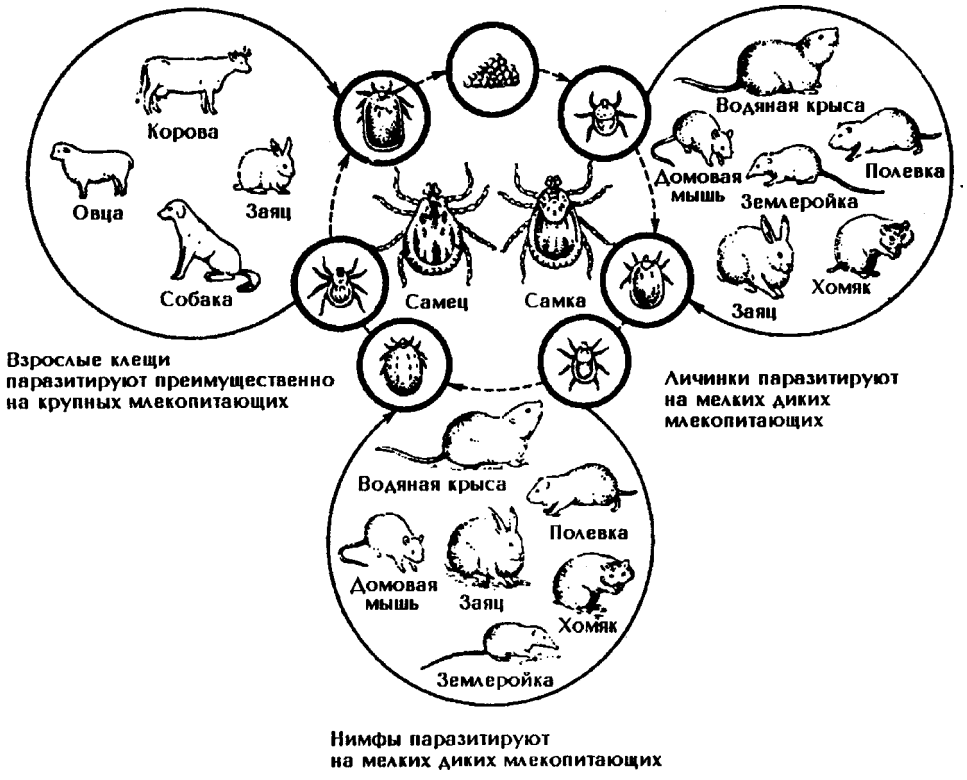


Рис. 409. **Цикл развития и хозяева клеща** ***Dermacentor pictus.***

6.6.1.2.3. СЕМЕЙСТВО АРГАЗОВЫЕ КЛЕЩИ (ARGASIDAE)

Кроме иксодовых большое значение имеют аргазовые *(Argasidae)* клещи (поселковый клещ - *Ornithodorus papillipes,* рис. 410). Клещи обитают в жилых помещениях, в пещерах, заброшенных жилищах.

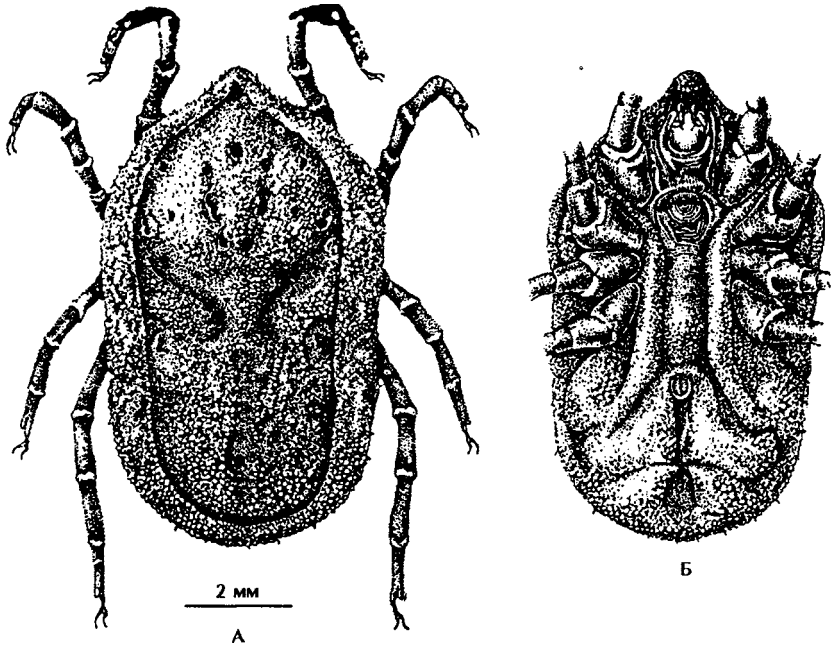


Рис. 410. ***Ornithodorus papillipes,*** **самка: *а* - вид сверху, *б* - вид снизу (по Н.Д.Оглобиной).**

Самка клеща имеет размеры до 8 мм, самец 5 мм, темно-серого цвета, щитка не имеют, отсутствуют глаза. Прикрепляясь к хозяевам - прокормителям клещ сосет кровь в течение нескольких минут. Самки могут откладывать яйца несколько раз в жизни. Из яиц выходят личинки, которые после питания кровью на млекопитающих линяют и превращаются в нимфу I, которая после питания превращается в нимфу II, затем в нимфу III. Нимфы III после питания превращаются в самцов, самок и нимф IV, которые после питания и линьки превращаются в самцов, самок и нимф V. Нимфы V после питания и линьки превращаются в имаго. Клещи способны долго голодать, цикл их развития может длиться до 25 лет.

Поселковые клещи, питаясь кровью диких животных, зараженных спирохетами - возбудителями клещевого возвратного тифа - передают спирохет со слюной при следующем сосании и так могут заражать человека. Возможна трансовариальная передача возбудителя.

Чтобы не заболеть возвратным тифом, необходимо избегать нападения клещей, применяя вещества, отпугивающие их.

6.6.1.3. ПОДТИП ТРАХЕЙНОДЫШАЩИЕ (TRACHEATA)

Класс Насекомые *(Insectd)*

Этот, самый многочисленный, класс насчитывает около 1000000 видов.

Тело разделено на голову, грудь и брюшко (рис. 411). Голова у большинства

насекомых подвижно соединена с грудью. На голове расположены глаза и усики - органы осязания. На нижней поверхности головы находится рот. Наблюдается разнообразие строения ротового аппарата у насекомых, приспособленных к питанию определенной пищей. Исходной формой является ротовой аппарат грызущего типа, характерный для тараканов, жуков и личинок многих отрядов насекомых, способных питаться твердой пищей. Переход к питанию жидкой пищей привел к возникновению сосущих и колюще-сосущих ротовых аппаратов.

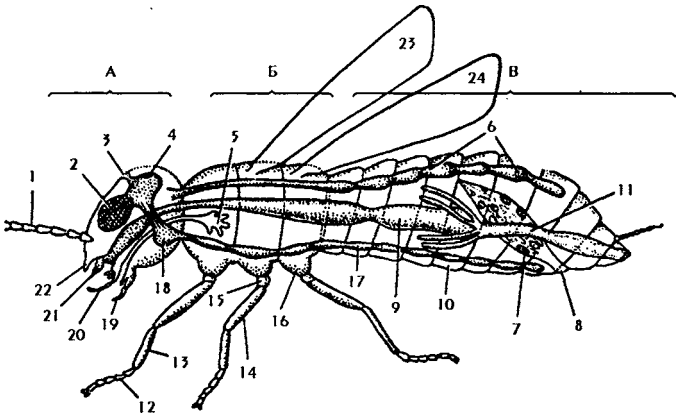


Рис. 411. **Морфология насекомых (схема). *А* - голова. *Б* - грудь. *В* - брюшко. *1* - сяжки, *2* - сложный (фасеточный) глаз, *3* - глазок, *4* - надглоточный узел -"головной мозг", *5* - слюнная железа, *6* - сердце, *7* - яичник, *8* - половое отверстие, *9* - средняя кишка, *10* - мальпигиевы сосуды, *11* - задняя кишка, *12* - лапка (пять члеников), *13* - голень, *14* - бедро, *15* - вертлуг, *16* - тазик, *17* - брюшная нервная цепочка, *18* - подглоточный узел, *19* - нижняя губа, *20* - нижние челюсти, *21* - верхние челюсти, *22* - верхняя губа, *23* - первая пара крыльев, *24* - вторая пара крыльев.**

Грудной отдел состоит из трех сегментов, на которых располагаются 3 пары ног. На втором и третьем сегменте у большинства есть крылья. В грудных сегментах есть мощные мышцы, способствующие подъему и опусканию крыльев. Но есть и вторично-бескрылые насекомые.

Тело покрыто хитиновой кутикулой, содержащей липопротеидные комплексы, препятствующие испарению воды из организма. На поверхности кутикулы есть выросты - тонкие волоски, чешуйки, щетинки, которые могут быть ядовитыми, чувствительными, покровными.

Скелетные мышцы, обеспечивающие подвижность организма, прикрепляются к внутренней поверхности кутикулы. Разветвленная сеть трахей снабжает кислородом мышечные пучки.

Пищеварительная система начинается ротовой полостью, в которую открываются протоки слюнных желез, содержащих ферменты. У кровососущих насекомых есть вещества, препятствующие свертыванию крови - антикоагулянты. За ротовой полостью располагается глотка, переходящая в пищевод, который часто расширяется, образуя зоб. За зобом расположен желудок. Далее идет средняя кишка, в которую впадают пилорические придатки, для увеличения всасывающей поверхности кишечника. В средней кишке происходит окончательное переваривание и усвоение пищи. Средняя кишка переходя в заднюю заканчивается анальным

отверстием.

Выделительная система - мальпигиевы сосуды, открывающиеся на границе и средней и задней кишки. Выделительную функцию выполняет также жировое тело, представляющее собой "почки накопления", в которых накапливаются продукты обмена, но не выводятся во внешнюю среду. Жировое тело выполняет функцию отложения запаса питательных веществ, благодаря чему насекомые могут долго голодать. Эти запасы расходуются в процессе метаморфоза.

Органы дыхания - разветвленная сеть трахей. Воздух в трахеи поступает через дыхальца (рис. 412).

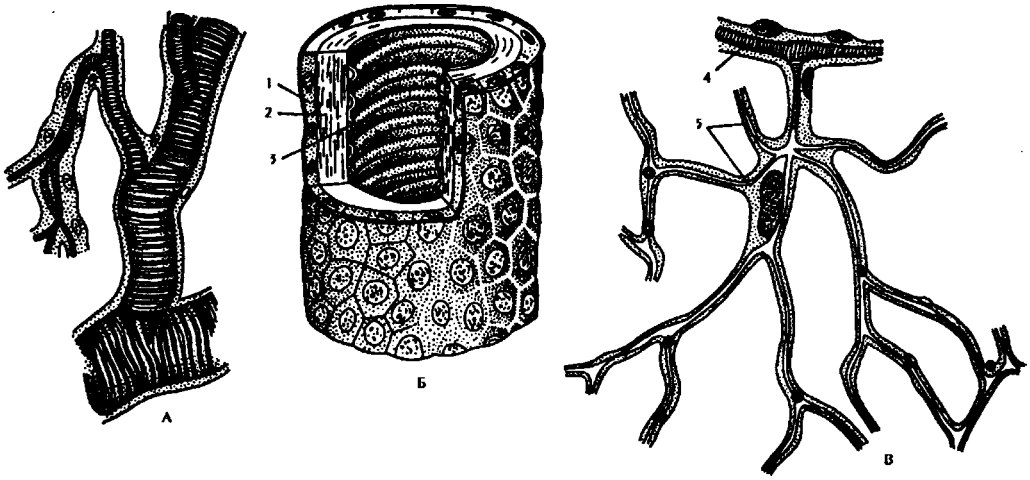


Рис. 412. **Строение трахей насекомых. *А* - участок трахеи с разветвлениями. *Б* - стенка трахеи при большом увеличении. *В* - концевая клетка трахеи (по Веберу и Гольмгрену). *1* - эпителий трахеи, *2* - хитиновая выстилка трахеи, *3* ~ спиральная нить - утолщение хитиновой выстилки трахеи, *4* - трахея, *5* - трахеолы (тончайшие ответвления без хитиновой выстилки).**

Кровеносная система незамкнута. На брюшке над кишечником расположено трубковидное сердце, разделенное на несколько камер, на границе которых находятся клапаны.

Каждая камера снабжена парой боковых отверстий. На переднем конце от сердца отходит аорта, идущая к мозгу. Аорта заканчивается отверстиями, и гемолимфа изливается в полость тела, а из полости тела через отверстия поступает снова в сердце (рис. 413).

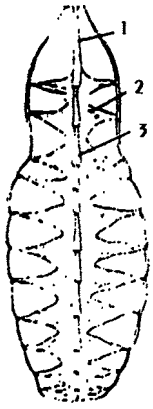


Рис. 413. **Сердце таракана. *1* - аорта, *2* - крыловидная мышца, *3* - одна из камер сердца.**

Нервная система включает "головной мозг", подглоточный ганглий и брюшную нервную цепочку. Головной мозг сложно устроен. От "мозга" и брюшной нервной цепочки ко всем органам тела отходят нервы, регулирующие работу этих органов.

Есть нейросекреторные клетки, секреты которых регулируют деятельность эндокринных органов, гормоны которых участвуют в обменных процессах, линьке.

Органы чувств насекомых многообразны. У них хорошо развиты органы зрения, слуха, осязания, обоняния, вкуса. Большинство имеет сложные фасеточные глаза, приспособленные к видению на близком расстоянии.

Насекомые раздельнополы, имеют выраженный половой диморфизм. Половые железы парные. У многих насекомых самка имеет яйцеклад, при помощи которого она откладывает яйца в землю, под кору деревьев.

Развитие происходит с полным и неполным метаморфозом. При неполном метаморфозе из яиц выходят личинки, похожие на взрослое насекомое, но отличающиеся от взрослых насекомых недоразвитием вторичных половых признаков, зачаточными крыльями. После нескольких линек личинки превращаются в имаго. При полном метаморфозе из яиц выходят личинки, отличающиеся от имаго. Они имеют ротовой аппарат грызущего типа, но крыльев нет. Личинки питаются, растут и линяют. После линьки личинки превращаются в неподвижные куколки, пребывающие в состоянии покоя. В этот период происходит перестройка внутренних органов. Формирование органов имаго осуществляется за счет имагинальных дисков. Общими у личинок, куколок и имаго является нервная система и трахеи. Метаморфоз происходит под контролем гормональной системы.

Большое медицинское значение имеют представители отрядов двукрылых, вшей, блох.

6.6.1.3.1. ОТРЯД ДВУКРЫЛЫХ (DIPTERA)

Для представителей отряда двукрылых *(Diptera)* характерно наличие одной пары крыльев. Рудименты второй пары превратились в жужжальца.

6.6.1.3.1.1. СЕМЕЙСТВО МУХИ (MUSCIDAE)

Из отряда двукрылых большое эпидемиологическое значение имеют синантропные (связанные с человеком) мухи (рис. 414). Комнатные мухи *(Musca domestica)* могут быть механическими переносчиками возбудителей брюшного тифа, дизентерии, лямблий, яиц гельминтов. Тело мухи покрыто щетинками. Длина тела от 4 до 7,5 мм. Ротовой аппарат лижуще-сосущий. Нижняя губа превратилась в хоботок, заканчивающийся сосательными лопастями. Слюна содержит ферменты, растворяющие твердое вещество. Питается муха различными органическими веществами. Голова полушаровидная, по бокам находятся крупные фасеточные глаза. На лапках имеются коготки и клейкие лопасти.

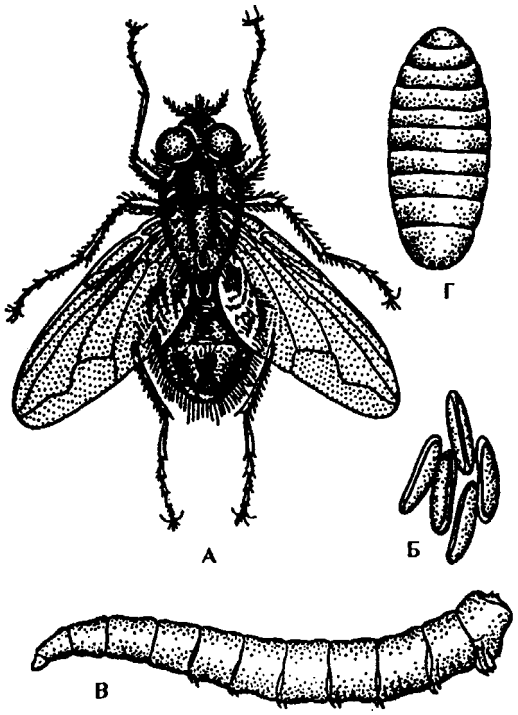


Рис. 414. **Фазы развития комнатной мухи *Musca domestica* (из кн. Дербеневой-Уховой). *А* - взрослая муха. *Б* - яйца. *В* - личинка. *Г* - пупарий.**

Развитие происходит с полным превращением. Из яиц выходят личинки, которые линяют три раза. Личинки развиваются на гниющих веществах при температуре 38 - 45°С в течение 3 - 4 дней, при влажности 60 - 80%. Личинки для своего развития нуждаются в кислороде. После прекращения роста личинки перестают питаться .и превращаются в неподвижную стадию - куколки, покрытые толстой кутикулой коричневого цвета, называемой пупарием. Куколки не переносят высокой температуры и высокой влажности. При благоприятных условиях период развития куколок - 3 - 4 дня. Вышедшие из пупария мухи проходят через слой почвы около 50 см глубиной. Продолжительность жизни мухи около 20 дней. Самка комнатной мухи в течение жизни откладывает более 600 яиц (4-6 кладок).

Борьба с мухами предполагает уничтожение отходов (мест выплода), применение инсектицидов.

У человека могут паразитировать в тканях и органах личинки некоторых мух (рис. 415). Вольфартова муха *(Wohlfahrtia magnified),* крупная светло-серого цвета, 9 - 15 мм длиной, на брюшке круглые пятна по бокам. Взрослые мухи питаются соками растений. Самки живут около месяца. Они способны откладывать живых личинок, длиной около 1 мм, в ткани животных или в уши, нос, глаза и повреждения кожи человека. В тканях личинки находятся 3 - 5 дней. Наблюдается паразитизм личинок. Заражение происходит вне дома. Личинки выедают ткани, вызывают кровотечение, нагноение и возникает заболевание, называемое миазом. Миазы могут кончиться смертью человека. Личинки перед окукливанием покидают хозяина и уходят в почву. Распространены в степной зоне.

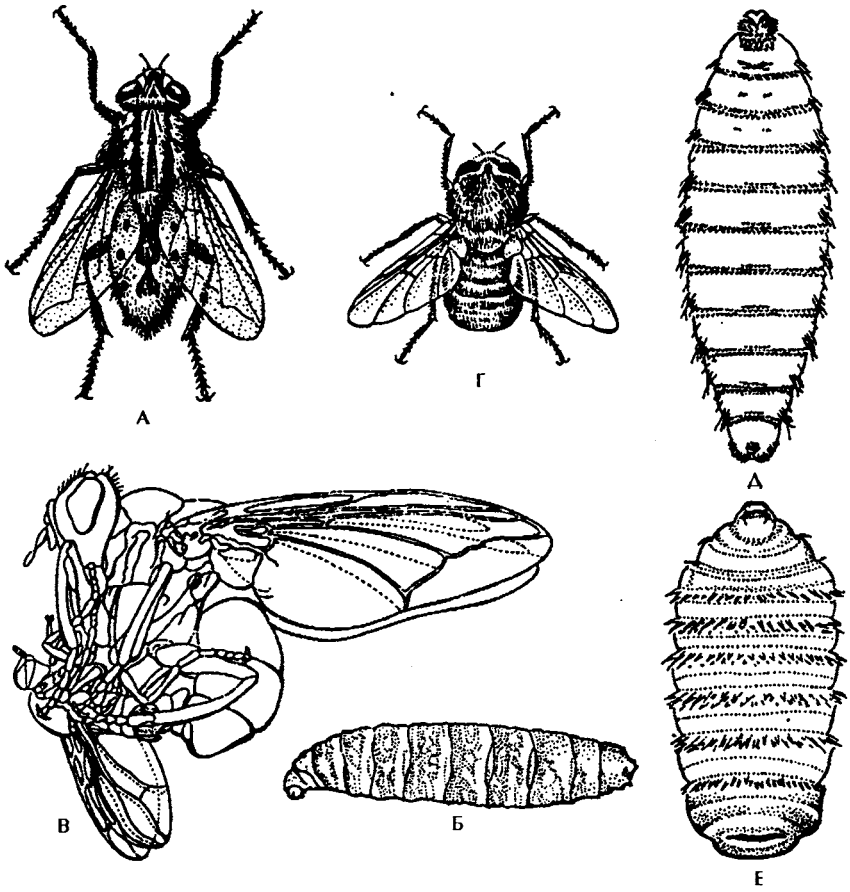


Рис. 415. **Короткоусые двукрылые, паразитирующие на личиночной фазе (по разным авторам). *А* - самка *Wohlfahrtia magnifica. Б* - личинка *Wohlfahrtia magni-fica. В* - самка *Dermatobia hominis,* откладывающая яйца на кровососущую муху. *Г* - самка желудочного овода *Gastrophiliis instetinalis, Д* - личинка полостного овода *Oestrus ovis. Е* — личинка желудочного овода *Gastrophilus instetinalis,***

Муха цеце *(Glossina palpalis),* обитающая в тропической Африке, питается кровью. Нападает на позвоночных животных и человека (см. рис. 324). Сосет кровь в течение 1 минуты. Живет 6 недель, за это время питается 10 - 12 раз. Муха цеце переносит трипаносому, возбудителя африканской сонной болезни. Это специфический переносчик трипаносом.

6.6.1.3.1.2. СЕМЕЙСТВО КОМАРЫ (CULICIDAE)

К двукрылым относят также комаров. Это кровососущие насекомые. Цикл развития происходит с полным превращением. Самки имеют колюще-сосущий ротовой аппарат. Кровь нужна для созревания яиц.

Комары обладают хорошим обонянием и способны улавливать запах человека или животных на больших расстояниях. Самки нападают на человека с наступлением сумерек. Самцы питаются соками растений.

Малярийные комары *(Anopheles maculipennis)* переносят возбудителя малярии - малярийного плазмодия (рис. 416). Обыкновенные комары *(Culex sp.)* переносят возбудителя японского энцефалита, туляремии (рис. 417).

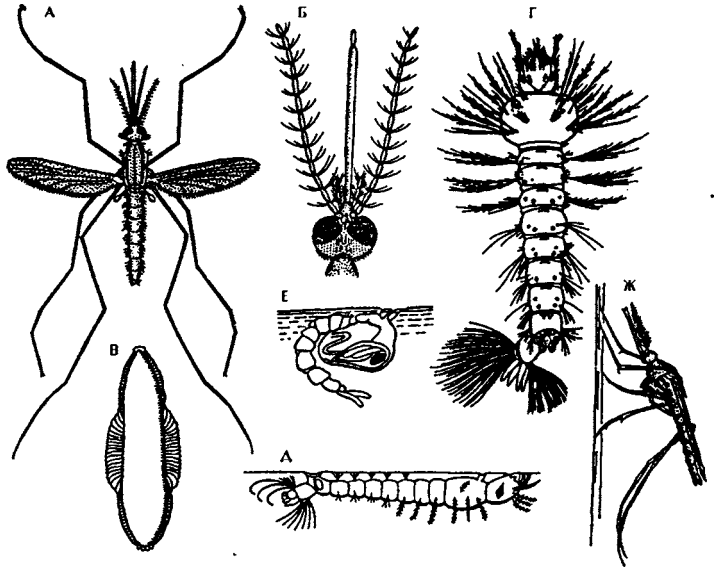


Рис. 416. **Фазы развития комара *Anopheles* (по разным авторам). *А* - самка (внешний вид). *Б* - головка самки. *В* - яйцо. *Г* - личинка. *Д* - положение личинки в воде во время питания. *Е* - куколка. *Ж* - поза покоя взрослого комара.**

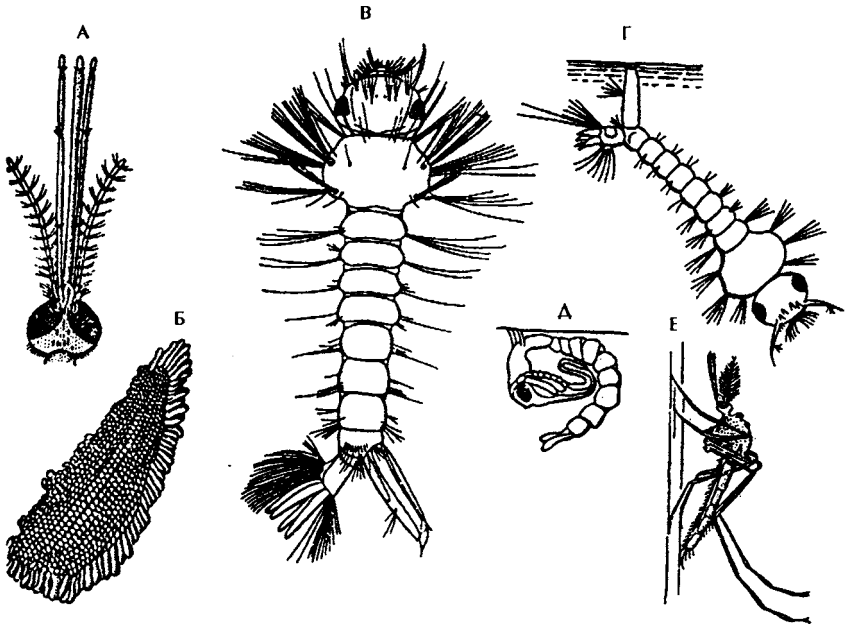


Рис. 417. **Фазы развития немалярийных комаров (по разным авторам). *А* - голосамки. *Б* - кладка комаров *р. Culex*. *В* - личинка. *Г* - положение личинки в воде во время питания. *Д* - куколка. *Е* - поза покоя взрослого комара *(Culex).***

Малярийные комары, их личинки и куколки отличаются от обыкновенных. Длина и форма щупиков различны и это отличительные особенности комаров.

У самок обыкновенных комаров нижнечелюстные щупики в 3 раза короче, чем хоботок, а у малярийных - равны хоботку. У самцов комара обыкновенного нижнечелюстные щупики длиннее хоботка, не имеют утолщений на концах; у самцов малярийного комара щупики по длине равны хоботку и имеют утолщения на концах.

Яйца, отложенные самкой малярийного комара на поверхности воды плавают

по одиночке. Для этого они имеют воздушные камеры. Самки обыкновенного комара откладывают яйца на воду, склеивая их и образуя "лодочку".

Из яиц выходят личинки. Личинки малярийного комара на спинной стороне предпоследнего членика имеют пару стигм. Эти личинки располагаются параллельно поверхности воды. Живут в чистых водоемах.

Личинки обыкновенного комара на предпоследнем членике брюшка имеют дыхательный сифон в виде узкой трубочки со стигмой на свободном конце. Личинки обыкновенных комаров располагаются под углом к поверхности воды, прикрепляясь концом сифона.

Личинки усиленно питаются и растут, 4 раза линяют и превращаются в стадию куколки.

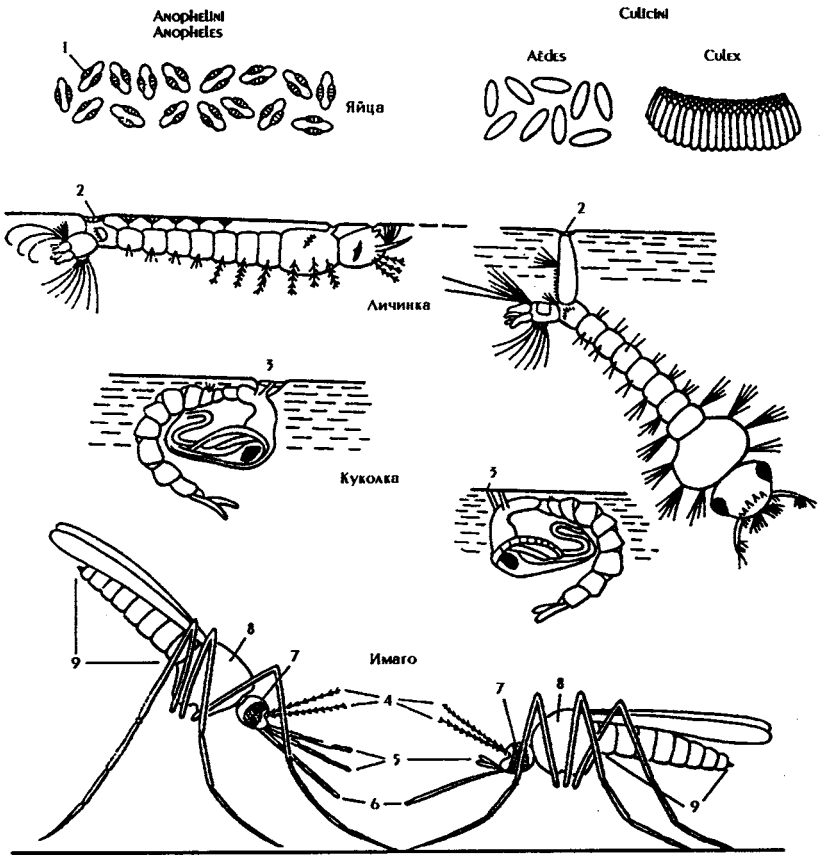


Рис. 418. **Главные отличительные признаки малярийных и немалярийных комаров. *1* - поплавки яйца анофелес, *2* - дыхальца личинок, *3* - дыхательные трубки куколок, *4* - усики (антенны), *5* - нижние челюстные щупики, *6* - хоботок, *7* - глаза, *8* - грудной отдел, *9* - брюшко взрослого комара.**

Куколки не питаются. На стадии куколки происходит перестройка внутренних органов и появляются органы взрослого комара. Куколки комара подвижны и могут плавать. Тело куколки состоит из широкой головогруди и узкого брюшка из 9 сегментов. У малярийного комара на спинной стороне головогруди расположена пара дыхательных трубочек, расширенных вверху в виде воронок, у обыкновенного комара дыхательные трубочки имеют цилиндрическую форму.

Из куколок вылупляются комары, сначала бесцветные. Через несколько минут

крылья комаров расправляются, приобретают нормальную окраску и насекомые слетают с поверхности воды.

При посадке брюшко малярийного комара приподнято и находится под углом к поверхности, а у обыкновенного комара при посадке брюшко находится параллельно поверхности (рис. 418).

Продолжительность жизни самки в теплое время года до 3 месяцев.

Уничтожают комаров на всех стадиях развития. Для избавления от взрослых форм применяют различные инсектициды.

6.6.1.3.1.3. РОД МОСКИТЫ (PHLEBOTOMUS)

В странах с субтропическим климатом обитают москиты *(Phlebotomus pappatasii,* рис. 419). Длина их от 1,3 до 3,5 мм, окраска от светло-желтой до серо-коричневой. Тело и крылья сильно опушены. Москиты имеют колюще-сосущий ротовой аппарат. Развитие происходит с полным превращением. Самцы питаются соками растений. Самки - кровью человека и животных. Активны ночью и в сумерки в жаркое время года. Москиты - специфические переносчики возбудителей кожного и висцерального лейшманиоза, лихорадки паппатачи. Возможна трансовариальная передача возбудителей. Москиты могут быть эктопаразитами, укусы их болезненны и способны вызывать зуд. Москиты могут обитать вблизи жилища человека или в дикой природе. Они живут в норах грызунов, под кучами мусора, в глинобитных жилищах, в гнездах птиц, пещерах, в дуплах деревьев.

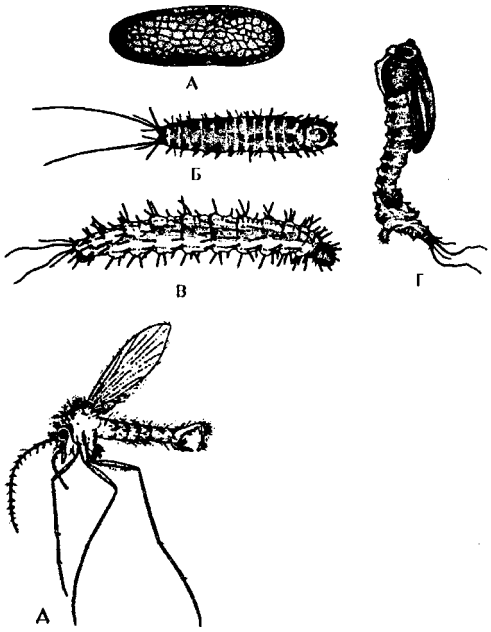


Рис. 419. **Москит, *а* - яйцо, б, *в* - личинки, *г* - куколка, *д* - имаго.**

Меры борьбы связаны с очисткой территории от мусора, использованием инсектицидов, содержанием в чистоте жилищ, применением средств, препятствующих проникновению москитов внутрь помещений (использование противомоскитных сеток и др.).

6.6.1.3.2. ОТРЯД БЛОХИ (APHANIPTERA)

Большое медицинское значение имеет отряд Блох *(Aphanipterd).* Это вторичнобескрылые насекомые, во взрослом состоянии питаются кровью. Они имеют колюще-сосущий ротовой аппарат. Блохи являются промежуточными хозяевами некоторых гельминтов и могут быть резервуаром и переносчиком возбудителей чумы крысиной, сыпного тифа и туляремии. Блохи специфичны и могут обитать на собаках, кошках, грызунах, птицах и человеке (рис. 420).

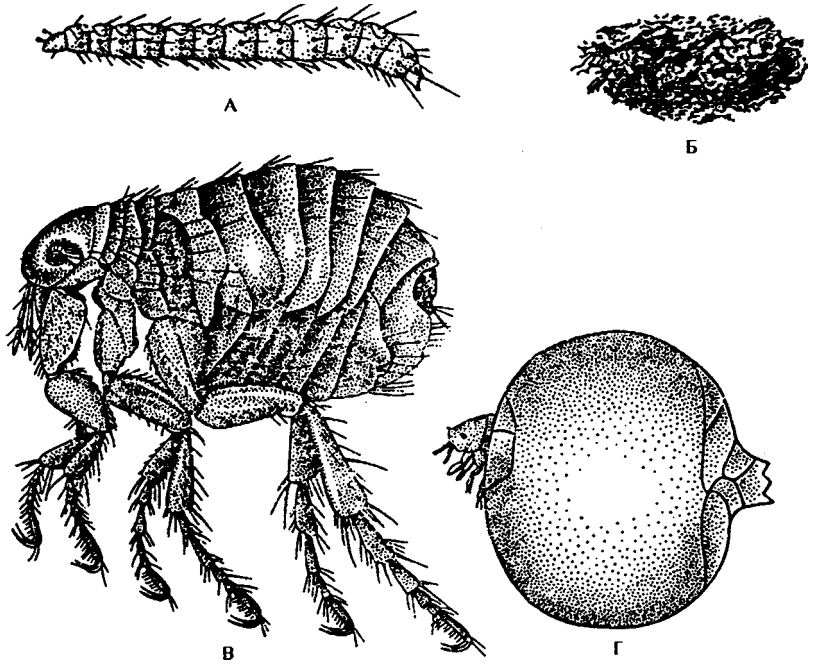


Рис. 420. **Блохи и стадии их развития (из кн. Е.Нобля и Н.Нобля). *А* - личинки. *Б* - куколка в коконе, покрытом частицами пыли. *В* - человеческая блоха *Pulex irritans. Г* - песчаная блоха *Tunga penetrans.***

Размеры от 1 до 5 мм. Тело покрыто волосками и щетинками. Блоха имеет голову, грудь и брюшко, сплющенное с боков. .Третья пара ног длинная, с мощной мускулатурой (прыгательные ножки). Некоторые могут прыгать до 20 см в высоту на расстояние до 50 см.

Развитие блох происходит с полным превращением. Самки откладывают яйца в сухом мусоре, в норках животных, в гнездах птиц, в шерсти животных. Через 3 - 5 дней из яйца выходит червеобразная личинка, имеющая ротовой аппарат грызущего типа. Личинка линяет 3 раза, покрывается паутинным коконом и превращается в куколку, ведущую неподвижный образ жизни и не питающуюся. Блоха на стадии куколки может оставаться от 7 дней до года, если отсутствует хозяин. Из куколки выходит взрослое насекомое. При нормальных условиях блохи живут 3 - 4 месяца.

При сосании крови больного животного, блоха вместе с кровью поглощает возбудителей чумы. Чумные палочки в кишечнике блохи размножаются и образуют пробки, препятствующие прохождению следующей порции крови. При укусе и сосании крови зараженная блоха отрыгивает в ранку нового хозяина кровь и пробку из чумных бактерий и заражает его. В ранку могут попасть также испражнения блох,

содержащие чумные палочки.

Чума относится к числу особо опасных инфекций. Ее относят к природно-очаговым факультативно-трансмиссивным заболеваниям, потому что чумой можно заразиться также воздушно-капельным путем.

В дикой природе в очагах чумы болеют грызуны. В распространении чумы наибольшую роль играют блохи крыс, сусликов, тарбаганов.

Борьба с блохами связана с чистотой в помещениях, где живут люди, заделыванием щелей и мытьем полов, уничтожением грызунов (основных источников возбудителей чумы, крысиного тифа), с применением инсектицидных препаратов.

6.6.1.3.3. ОТРЯД ВШИ (ANOPLURA)

Постоянными паразитами человека и млекопитающих могут быть вши *(Anoplura).* Каждый вид приспособлен к определенным хозяевам. Паразитами человека являются головная *(Pediculus humanus capitis),* платяная *(Pediculus humanus humanus)* и лобковая вши *(Phthirus pubis)* (рис. 421).

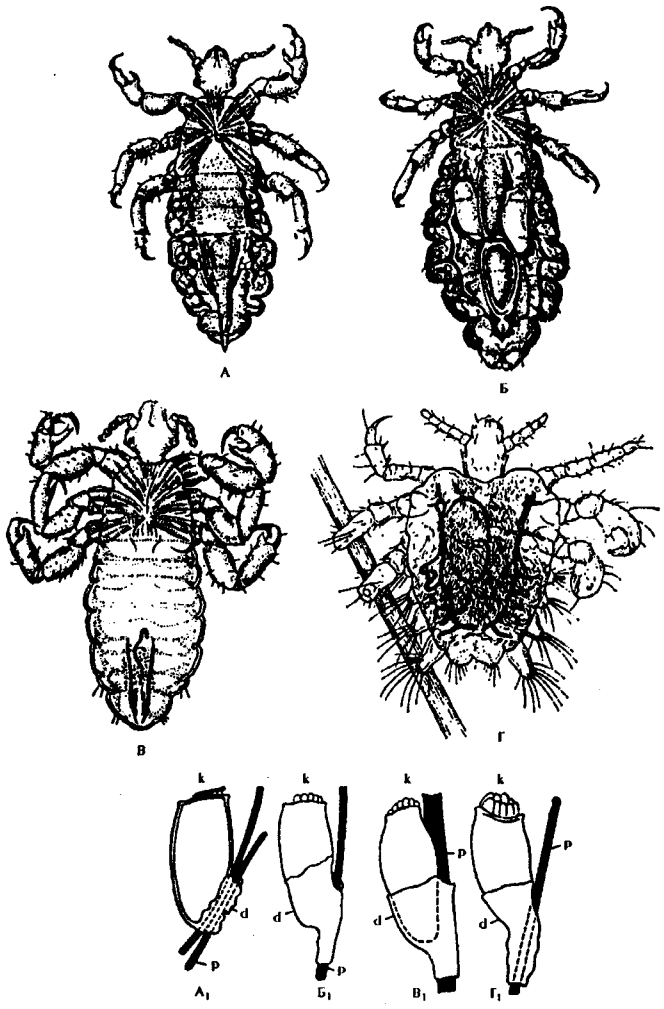


Рис. 421. **Вши и их яйца. *А* и *Б* - головная вошь (самец и самка). *В* - платяная вошь (самец). *Г* - лобковая вошь (самка). *А1* - яйца (гниды платяной вши). *Б1, В1* - яйца головной вши. *Г1* - яйца лобковой вши; *k* - крышка яйца; *p* - волос, *d* - клеевая масса.**

Вши - это кровососущие насекомые, имеющие колюще-сосущий ротовой аппарат. Они способны переносить возбудителей сыпного и возвратного тифов, являются эктопаразитами, вызывающими заболевание - педикулез (вшивость).

Вши развиваются с неполным превращением и весь их жизненный цикл связан с пребыванием на теле или одежде хозяина.

Тело вшей уплощено в дорзовентральном направлении. Это вторичнобескрылые насекомые. Сильные, слегка укороченные конечности вшей широко расставлены. На концевом членике лапки имеются крупные подвижные коготки, с помощью которых вошь прикрепляется к хозяину.

Лобковая вошь (площица) - эктопаразит, имеет короткое и широкое тело. Нет четких границ между грудью и брюшком. Размеры самца около 1 мм, живет до 22 дней. Самка около 1,5 мм, живет 26 дней.

Живет площица в волосах лобка, иногда в бороде, на ресницах. Лобковая вошь присасывается к телу человека и вызывает сильный зуд. На теле появляются пятна овальной или округлой формы размером 0,5 - 1,5 мм, голубоватой окраски. Пятна видны 3 - 4 дня и через 8 - 12 дней исчезают.

Головная и платяная вши имеют короткую голову и широкое брюшко, тело удлинено.

Головная вошь паразитирует в волосах на голове. Она серого цвета, по бокам груди и брюшка имеются темные пигментные пятна. Боковые вырезки на брюшке более заходят вглубь. Размеры самца 2 - 3 мм, самки – 2 - 4 мм.

Платяная вошь имеет размеры 4,7 мм, обитает на одежде, соприкасающейся с телом человека, где температура 28 - 30°С, оптимальная для жизни вшей. С одежды они переползают на поверхность тела для ежедневного кровососания, которое для вшей является обязательным. Голодные вши погибают через 2 - 10 дней. Вши чувствительны к высокой температуре, но устойчивы к отсутствию кислорода. На этих свойствах основаны способы борьбы с вшами.

Развитие вшей происходит с неполным превращением. Яйца вшей называют гнидами. Самки откладывают яйца, прикрепляя их к волосам или одежде. Из отложенных яиц через 5 - 8 дней при температуре *30°С* вылупляются личинки. Вышедшие из яйца личинка сосет кровь. Через 2-5 дней превращается в нимфу I, через 5 дней после линьки в нимфу II, а через 8 дней нимфы линяют и превращаются в самцов и самок. Вши эктопаразиты. Паразитирование вшей на человеке и их укусы вызывают зуд кожи, пигментацию, расчесы и занос инфекции. На голове волосы могут склеиваться и образовывать колтун.

Вши - специфические переносчики сыпного и вшиного возвратного тифа.

Возбудители сыпного тифа - внутриклеточные паразиты - риккетсии Провачека. Вши питаются кровью больного сыпным тифом и всасывают риккетсий с кровью. В желудке вшей риккетсии интенсивно размножаются, клетки эпителия разрушаются и риккетсии оказываются в просвете желудка, а затем в кишечнике. Заражение сыпным тифом происходит при втирании фекалий в ссадины и расчесы

на теле.

Возбудители возвратного тифа - спирохеты Обермейера, которые из кишечника вшей переходят в гемолимфу. Заражение происходит при раздавливании вшей и попадании гемолимфы в ранку от укуса.

Меры борьбы с вшами связаны с уничтожением вшей на теле человека, на одежде. Для этого необходимо соблюдать правила личной гигиены, обеззараживать и дезинфицировать одежду, мыть полы.

6.6.1.3.4. ОТРЯД ТАРАКАНОВЫЕ *(BLATTOIDEA)*

Тараканы (синантропные виды) обитают в домах. Они не являются паразитами, но вред человеку могут принести, распространяя возбудителей некоторых заразных болезней (желудочно-кишечных инфекций, яиц гельминтов, возбудителей дифтерии, туляремии и др.). В жилищах человека чаще всего живут два вида тараканов: рыжий *(Blatta germanica)* и черный *(Blatta orientalis)* - рис. 422.

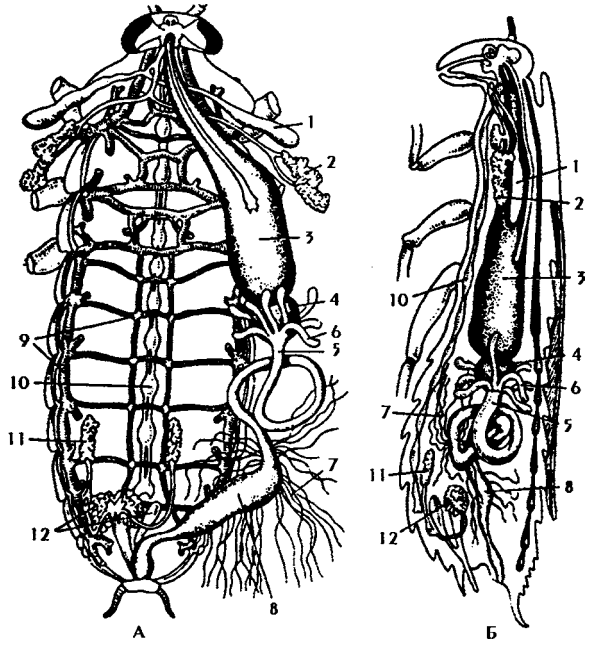


Рис. 422. **Внутреннее строение черного таракана *(Blatta orientalis), А* - со спинной стороны. *Б* - вид сбоку: *1* - резервуар слюнной железы, *2* - слюнная железа, 3 - зоб, *4* - мускулистый желудок, 5 - средняя кишка, *6* - пилорические придатки, *7* - мальпигиевы сосуды, *8* - задняя кишка, *9* - трахейная система, *10* - брюшная нервная цепочка, *11* - семенники, *12* - придаточные железы.**

Тараканы имеют ротовой аппарат грызущего типа, длинные усики, уплощенное тело, две пары крыльев. У самок крылья недоразвиты. На конце брюшка есть хвостовые придатки в виде церков (гомологичные конечностям). Развитие с неполным превращением. Длина прусака 11 - 12 мм, черного таракана 19 - 26 мм. Тараканы активны ночью. Питаются пищевыми отбросами.

Распространены повсеместно.

Профилактика и меры борьбы с тараканами связана с уборкой пищевых отходов, хранением пищевых продуктов в местах, недоступных для тараканов, применением инсектицидов.

РАЗДЕЛ VI

Глава 7

БИОСФЕРНЫЙ УРОВЕНЬ

ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

7.1. БИОСФЕРА КАК ГЛОБАЛЬНАЯ ЭКОСИСТЕМА ЗЕМЛИ

Биосфера - особая оболочка Земли; состав, структура и энергетика которой, определяются совокупной деятельностью живых организмов.

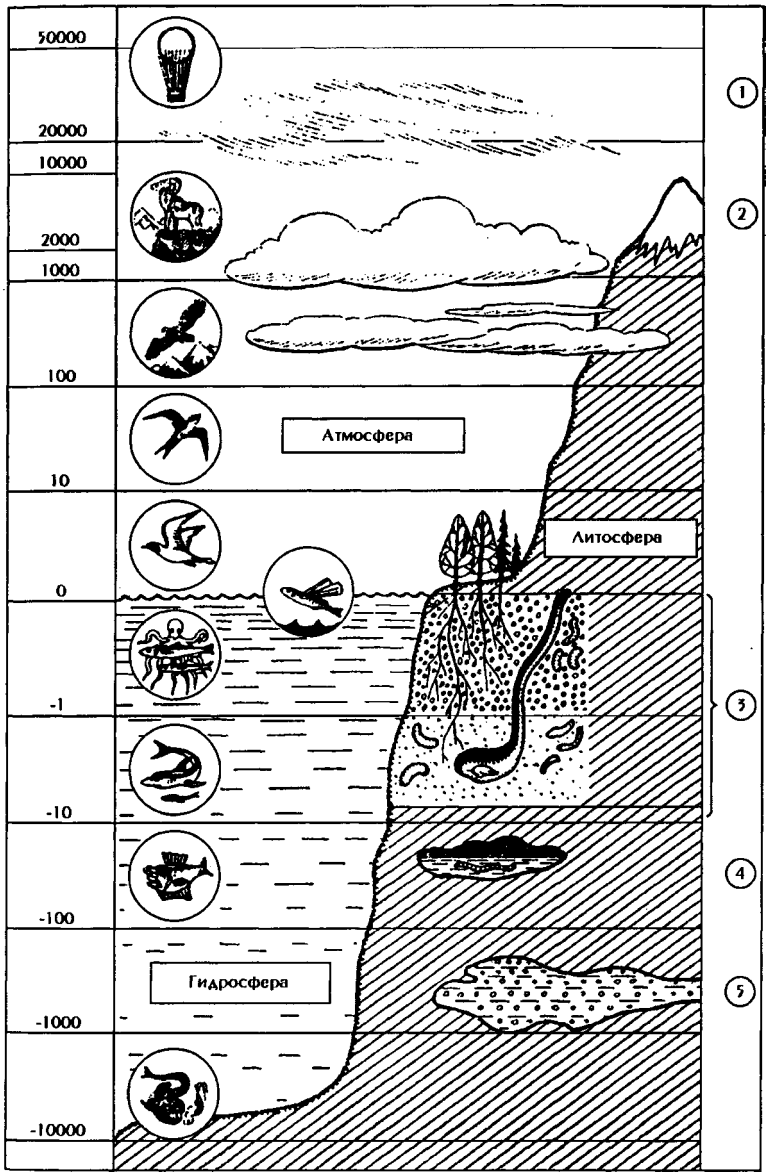


Рис. 423. **Распределение организмов в биосфере: *1* - озоновый слой, *2* - граница снегов, *3* - почва, *4* - животные, обитающие в пещерах, *5* - бактерии в нефтяных водах (высоты и глубины даны в метрах).**

Первые представления о биосфере как "области жизни" и наружной оболочке Земли принадлежит Ж.Б.Ламарку. Термин "биосфера" ввел в науку австрийский геолог Э.Зюсс (1875). Он использовал его для обозначения совокупности всех живых организмов, населяющих Землю.

Современное учение о биосфере разработал выдающийся русский ученый академик В.И.Вернадский (1863 - 1945). Он определил биосферу как область распространения жизни, включающую наряду с организмами и среду их обитания. Это термодинамическая оболочка с температурой от +50°С до -50°С, давлением в одну атмосферу.

Биосфера - "область существования живого вещества", которая включает нижнюю часть атмосферы (до озонового экрана на высоте 20 - 25 км), всю гидросферу - до максимальных глубин, верхнюю часть литосферы (рис. 423).

Организмы связаны с "окружающей средой биогенным током атомов: своим дыханием, питанием и размножением". Основной особенностью биосферы является биогенная миграция атомов химических элементов, вызванная лучистой энергией солнца и проявляющаяся в процессе обмена веществ, роста, размножения.

В.И.Вернадский (1965) отмечал, что вещество биосферы состоит из разнообразных частей, геологически не случайных:

1) живого вещества, образованного совокупностью организмов;

2) биогенного вещества (уголь, битумы, нефть, известняки и др.), созданного и переработанного в процессе жизнедеятельности организмов; представляют собой источник мощной потенциальной энергии;

3) косного вещества - образованного без участия живых организмов (продукты тектонической деятельности, метеориты);

4) биокосного вещества, образованного одновременно косными процессами и живыми организмами (почвы, природные воды); они представляют значительную биогеохимическую энергию в биосфере.

В.И.Вернадский впервые выдвинул идею о том, что человеческий фактор становится главенствующим в развитии биосферы. Он писал: "Лик планеты - биосфера - химически резко меняется человеком сознательно и главным образом бессознательно. Меняется человеком физически и химически воздушная оболочка суши, все ее природные воды". С целью комплексного изучения взаимоотношений человека и биосферы ЮНЕСКО разработала долговременную программу "Человек и биосфера".

7.2. ГРАНИЦЫ БИОСФЕРЫ

Биосфера - сложная многоуровневая структура. Ее границы определяются областью распространения организмов в атмосфере, гидросфере и литосфере.

Верхняя граница биосферы проходит на высоте 20 - 25 км. Лимитирующим фактором является ультрафиолетовое излучение, выше озонового слоя все живое погибает (см. рис. 423).

7.2.1.АТМОСФЕРА

Атмосфера - газовая оболочка Земли, масса которой составляет $5,15x10^{15}$ тонн (рис. 424). Главными составными частями атмосферы является азот (78,08%), кислород (20,95%), аргон (0,93%), диоксид углерода (0,03%) и др.

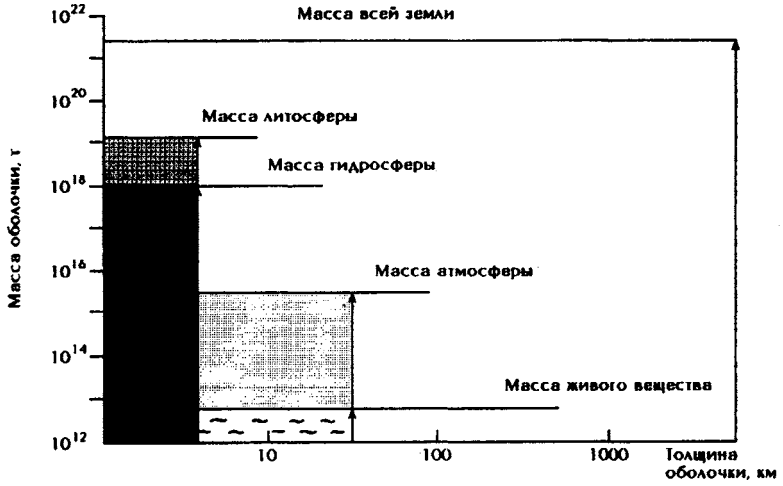


Рис. 424. **Сравнение масс оболочек Земли на логарифмической шкале (по К.К.Маркову и др.).**

В атмосфере, кроме указанных веществ, присутствуют разные аэрозоли - пылевые, водяные частицы, находящиеся во взвешенном состоянии. Нижняя часть атмосферы - тропосфера. В ней сосредоточено более 90% массы всей атмосферы. На экваторе она простирается до высоты 16-18 км, в умеренных широтах до 10 - 11 км, на полюсах до 8 км.

Выше тропосферы до высоты 50 - 55 км располагается стратосфера. Температура у ее верхней границы повышается, что связано с наличием слоя озона.

Мезосфера - верхняя граница этого слоя располагается до высоты 80 км. Температура достигает - 75 - 90°С. Здесь имеются серебристые облака, состоящие из ледяных кристаллов.

Ионосфера располагается до высоты 800 км. Для нее характерно повышение температуры более 1000°С. Под действием ультрафиолетового излучения Солнца газы находятся в ионизированном состоянии.

Выше 800 км до 2000 - 3000 км располагается экзосфера. Здесь температура достигает 2000°С, находятся атомы водорода, гелия, образующие корону вокруг Земли.

Роль атмосферы велика. Она обеспечивает важнейшие жизненные процессы у растений и животных.

7.2.1.1. ЖИЗНЬ В АТМОСФЕРЕ

Организмов, живущих постоянно только в атмосфере, нет. Все они так или иначе связаны с почвенной или водной средой. Даже микроорганизмы, обнаруживаемые в воздухе в огромном числе, попадают туда из почвы или воды. И тем не менее, жизнь в воздухе - явление обычное, особенно в нижних слоях

тропосферы. В воздушной среде размещаются надземные части растений, в воздухе летают многочисленные животные - насекомые, птицы, рукокрылые, с потоками воздуха переносятся микроорганизмы, обычно оседающие на частицах пыли. Для некоторых бактерий и грибов воздушные потоки - основной путь их распространения. Ветром переносится пыльца ветроопыляемых растений.

В воздухе больше микробов в сухую погоду и меньше после дождя, так как вода осаждает пыль, а вместе с ней и микроорганизмы. Последних в воздухе над сушей содержится гораздо больше, чем над морем. Чарльз Дарвин во время плавания на "Бигле" обнаружил споры различных микроорганизмов в "морском воздухе" за тысячи миль от западных берегов Африки. Наибольшее число микроорганизмов в воздухе находится над крупными населенными пунктами, промышленными городами. С высотой "плотность населения" уменьшается. Так, над Москвой микроорганизмов (по данным 60-х годов) на высоте 500 м в 1 $м^3$ воздуха содержится от 3 до 8 тыс., на высоте 1000 м всего лишь 1700, а на высоте 2 тыс. м - 700 - 800. Ближе к поверхности земли вместе с пылью в воздухе промышленных городов обнаруживаются миллионы микроорганизмов.

Бактерии и плесневые грибы, особенно в состоянии спор, встречаются на высоте, превышающей 20 км, т.е. выходят за пределы тропосферы. В печати появились сведения об обнаружении микроорганизмов в стратосфере на высоте, превышающей 40 км. Надо полагать, что живое вещество, оказавшееся в этих условиях, обладает повышенной стойкостью к ультрафиолетовому излучению.

Опасность для человека, животных и растений, представляют болезнетворные микроорганизмы. Одни из них в воздухе быстро погибают, другие могут сохраняться длительно, и даже при неблагоприятных условиях для жизни. Так, например, туберкулезная палочка, микробы, вызывающие нагноение, и многие другие способны длительно переносить высушивание. При кашле больного открытой формой туберкулеза в воздух "выбрасывается" огромное число бактерий - до 40 000 в небольшой капле слюны. С брызгами мокроты бактерии могут выбрасываться с силой, обеспечивающей их "полет" на расстоянии от 2-3 до 9 м. Через воздух, насыщенный патогенными микроорганизмами, передается целый ряд заболеваний. Знание путей миграции в аэробиосфере вирусов и микробов имеет важное значение для медицины.

7.2.2. ГИДРОСФЕРА

Гидросфера - водная оболочка Земли, включающая Мировой океан, воды суши (реки, озера, ледники), подземные воды. Воде принадлежит важнейшая роль в развитии планеты, так как с ней связано зарождение и развитие живого вещества и всей биосферы в целом.

Гидросфера находится в тесной связи с литосферой (подземные воды), атмосферой (пар, вода) и живым веществом, в состав которого она входит.

Вода в биосфере играет роль растворителя, обеспечивает перенос

растворимых веществ. Например, обмен веществ между сушей и океаном, организмом и окружающей средой. 94% гидросферы приходится на Мировой океан, 4% на подземные воды, 1,7% на ледники. На долю поверхностных вод приходится всего 0,0001%.

Большое значение имеют газы, растворенные в воде O_3 и CO_3. Их количество варьирует в зависимости от температуры и присутствия живых организмов. В воде CO_3 в 60 раз больше, чем в атмосфере. В гидросфере организмы проникают на всю глубину Мирового океана до 10 - 11 км.

7.2.2.1. ЖИЗНЬ В ВОДЕ

Океан, как непрерывная водная оболочка Земли, покрывает более 70% земной поверхности (70,8%); на него приходится 94% гидросферы, находящейся в постоянном взаимодействии со всеми другими геосферами планеты. Это огромный аккумулятор тепла и света. Из растений в его водах в большом количестве представлены одноклеточные и многоклеточные водоросли, населяющие толщу воды до нижней границы проникновения света (200 м, максимум до 400 м), где еще возможен фотосинтез. Одни из них обитают в толще воды (планктон), другие связаны с субстратом (бентос). Распределение водорослей по горизонтали и вертикали неравномерно, так как неодинаково распределены в океане необходимые для жизни условия. Водоросли в морях и океанах являются основными продуцентами. Ежегодная продуктивность исчисляется примерно 48 - 64 т/га органического вещества (в пересчете на сухой вес). Крупные водоросли - местообитание беспозвоночных животных, рыб, особенно молодого потомства. Есть в морях высшие растения - около 40 (50) видов (сем. рдестовые, водокрасовые). Наиболее богаты низшими и высшими растениями океаны тропической зоны. В тропиках в прибрежной полосе заливов, бухт, лагун, устьях рек произрастают мангровые леса, заливаемые периодически морской водой. Богат океан и животными, их насчитывается около 260 тыс. видов. Они представлены планктонными, нектонными, бентосными и плейстонными (парусник, морские уточки) формами. В морях и океанах обитает 150 видов млекопитающих и пресмыкающихся.

Постоянно связаны с океаном некоторые птицы - пингвины, альбатросы и др. Наиболее разнообразна морская фауна тропических мелководий, и особенно коралловых рифов; но наибольшей биомассой характеризуется морская фауна прибрежных мелководных районов умеренно холодных вод.

По мере увеличения глубины разнообразие жизни в океане убывает. Некоторые беспозвоночные и бактерии приспособились к жизни на глубине 9 - 10 (11) км. Донное население больших глубин существует за счет органических остатков, оседающих из поверхностных слоев.

Внутренние материковые воды также заселены разнообразными формами живых организмов. На долю рек и озер приходится 0,1 млн. км^3, а на грунтовые воды - 4 млн. км^3.

Возможность существования жизни в подземных водах зависит от кормовой базы (рис. 425). В отсутствие света здесь не могут существовать фотосинтезирующие растения: обитают только гетеро-трофы. Благодаря постоянной циркуляции воды с поверхности земли в подземные воды попадают органические остатки, которые служат начальным звеном в пищевой цепи. Одни животные, постоянно обитающие в подземных водах, имеют предков "выходцев" из пресных водоемов, другие - из морских. Давно порвав связь с обитателями открытых водоемов они выработали признаки и свойства, соответствующие специфическим условиям жизни. Животные подземных водоемов имеют удлиненное с малым объемом тело, что позволяет им передвигаться по системе пор в песке и гравии. Это бокоплавы, водяной ослик, многощетинковый червь троглохетус и др. Способность к преодолению мельчайшего по объему пространства - своеобразный гарант защиты обитателей грунтовых вод от .более крупных врагов и конкурентов.

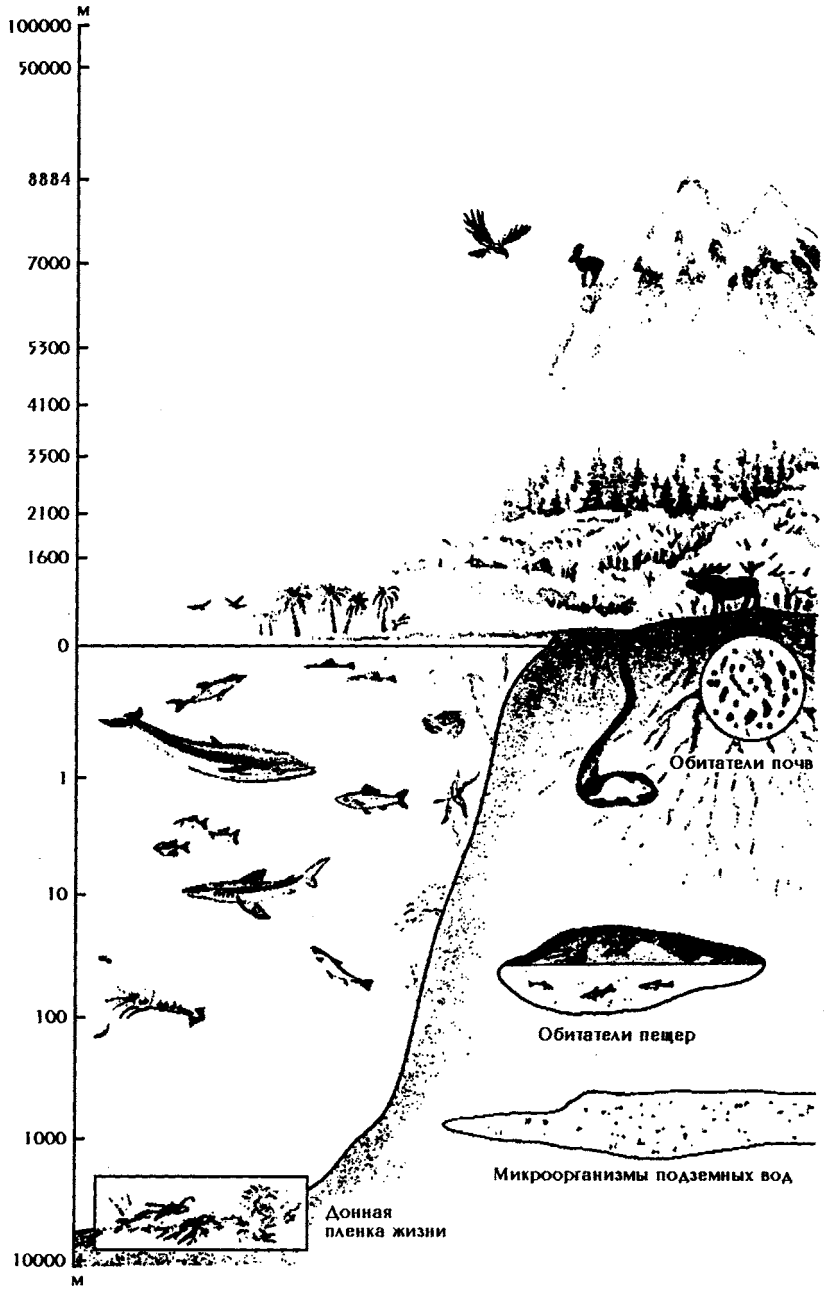


Рис. 425. **Распространение жизни в биосфере.**

Личинки некоторых насекомых только в этой зоне, подземном водоеме, проходят частично или полностью свое развитие. В подземных водах обычны микроорганизмы, в том числе бактерии.

7.2.3.ЛИТОСФЕРА

Основная масса организмов находится в почве. Почва - поверхностный слой земной коры, который образуется и развивается в результате взаимодействия растительности, животных, микроорганизмов, горных пород и является самостоятельным природным образованием. Почва - это биокосное вещество. Лимитирующим фактором распространения жизни в почве являются высокие

температуры в земных недрах и отсутствие воды в жидком состоянии.

Важнейшее свойство почвы - ее плодородие, т.е. способность обеспечивать рост и развитие растений. Это свойство очень ценно для жизни человек и всех живущих на суше организмов. Почва - гигантская экологическая система, оказывающая, наряду с Мировым океаном, решающее влияние на всю биосферу. Она активно участвует в круговороте веществ и энергии в природе, поддерживает газовый состав атмосферы Земли.

Основателем научного почвоведения является выдающийся русский ученый В.В.Докучаев (1846 - 1903), впервые давший определение понятию "почва". Он выявил отличительные свойства и раскрыл сущность почвообразовательного процесса.

В почвообразовании участвуют следующие факторы:

- материнские (почвообразующие) породы: гранит, известняк, песок, лессовидные суглинки и др.;
- растительные и животные организмы: под воздействием растений происходит образование специфических веществ (гумуса или перегноя); от содержания гумуса зависит плодородие почвы;
- климат;
- рельеф;
- время;
- воды (почвенные или грунтовые);
- хозяйственная деятельность человека.

Посредством почвы - важнейшего компонента биоценозов осуществляются экологические связи живых организмов с литосферой, гидросферой и атмосферой.

7.2.3.1. ЖИЗНЬ В ПОЧВЕ И БОЛЕЕ ГЛУБОКИХ СЛОЯХ ЛИТОСФЕРЫ

Богата жизнью почвенная среда, где размещаются подземные органы, корни и побеги воздушно-почвенных растений, обитает множество животных; еще более многочисленны бактерии и грибы. Бактерии широко распространены по всей планете и даже в сухих и пустынных землях. Например, на Памире, на высоте 4 тыс. м над уровнем моря, в небольшом объеме почвы (1 $см^3$) их насчитывается до 500 тыс., а в хороших почвах это число возрастает до нескольких миллиардов. Плодородие почвы теснейшим образом связано с деятельностью почвенных микроорганизмов. Наибольшая их плотность обнаруживается в пахотном слое, обычно в почвах, богатых перегноем. Глубже этого слоя обилие микроорганизмов значительно уменьшается. Бактерии могут проникать в литосферу до 4 (5) км. Некоторые из них являются показателями присутствия нефти.

7.2.3.2. ЖИЗНЬ НА СУШЕ

Природные экосистемы, сложившиеся на суше и приуроченные в разным биотопам, отличаются друг от друга. Они беднее в пустынях, тундрах, высоко в

горах и богаче в районах с достаточным количеством осадков, благоприятными для жизни положительными температурами, хорошими плодородными почвами. Насыщенность экосистемы живыми организмами зависит от количества пищи и, в значительной степени, определяется биомассой, созданной продуцентами. Средняя продуктивность (грамм сухого растительного материала на 1 $м^2$/год) в тропическом дождевом лесу равна 2200, в лиственном лесу умеренного пояса - 1250, в тайге - 800, тундре - 140, в "голой" пустыне - 3. В горах наземная жизнь хлорофиллсодержащих организмов распространяется приблизительно до 6 км над уровнем моря, например, в Гималаях. Выше расселению зеленых растений препятствуют ультрафиолетовое излучение, недостаток жидкой воды, разреженность воздуха и низкое парциальное давление двуокиси углерода. Выше линии распространения растений можно встретить некоторых беспозвоночных, например, клещей, которые довольствуются пыльцой и другими органическими частицами, заносимыми ветром; сами клещи являются пищей для обитающих здесь пауков.

7.3. ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО (ЖИВЫЕ ОРГАНИЗМЫ). БИОМАССА

Живое вещество - совокупность и биомасса живых организмов в биосфере.

Понятие "живое вещество" введено в науку В.И.Вернадским. Живое вещество - все организмы на планете - характеризуется суммарной массой, химическим составом, энергетикой.

Живые организмы - это мощный геологический фактор, преобразующий лик Земли. Вернадский В. И. подчеркивал, что на земной поверхности нет силы более могущественной по своим конечным результатам, чем живые организмы в целом. И атмосфера (воздушная оболочка), и гидросфера (водная оболочка), и литосфера (твердая оболочка) своим современным состоянием и присущим им свойствам обязаны тому влиянию, которое оказали на них организмы за миллиарды лет своего существования благодаря непрерывному потоку элементов в биогенном обмене веществ. Влияя на окружающий мир и изменяя его, живое вещество выступает в качестве активного фактора, определяющего и свое собственное существование.

Представление о планетарной геохимической роли живого вещества - одно из основных положений в учении В.И.Вернадского. Другое важное положение в его учении о биосфере - это представление о ней как об образовании организованном, продукте сложных превращений живым веществом материально-энергетических и информационных возможностей окружающей среды.

Биосферу с современных позиций рассматривают как наиболее крупную экосистему планеты, участвующую в глобальном круговороте веществ. Подсистемами биосферы являются экосистемы более низкого уровня. Биогеоценоз - структурная единица активной части современной биосферы.

Биосфера - продукт длительной эволюции живого и экосистем разной сложности, находящихся во взаимодействии и динамическом равновесии друг с

другом и косной средой.

Количество живого вещества организмов, приходящихся на единицу площади или объема, выраженное в единицах массы, называют биомассой. Организмы, составляющие биомассу, обладают способностью воспроизводства - размножения и распространения по планете.

Особенность живого и всей биомасссы в постоянном обмене с окружающей средой.

В настоящее время на Земле существует более двух миллионов видов организмов. Из них на долю растений приходится около 500 тыс. видов, а на долю животных более 1,5 млн. видов. Самая многочисленная по числу видов группа - это насекомые (около 1 млн.) видов.

7 4. АДАПТАЦИЯ ОРГАНИЗМОВ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ ОБИТАНИЯ

Живые организмы адаптировались к различным условиям жизни. Одни способны жить в условиях низких температур, другие - выдерживают длительное нагревание: есть организмы, проживающие в условиях избыточного водообеспечения, или обитают в местах, где испытывают крайнюю нужду в жидкости. Так, некоторые беспозвоночные могут выдерживать охлаждение тела вплоть до промерзания. Особи одного из видов ногохвостки (коллембола) по ночам примерзают ко льду, на котором обитают, а днем ведут активный образ жизни; температура около 15°С для них губительна. Зимой одна из жужелиц Аляски промерзает в своем убежище и "оживает" весной с повышением температуры. В эксперименте она могла долгое время находиться при температуре -35°С, и даже при -87°С оставалась живой в течение пяти часов. Однако, те же жужелицы в летний период погибали уже при температуре - 2 - 6,6°С. В североафриканских пустынях проживают жуки, ведущие активный образ жизни при 50°С.

Переносят большие колебания в водообеспечении обитатели болот, поселившиеся в дернине мха - коловратки, тихоходки. Активные во влажный период они могут в состоянии покоя пребывать годами при интенсивности обмена, близкой к нулю. Извлеченные из гербария, хранившегося 120 лет, некоторые тихоходки и коловратки могли на несколько минут проявлять признаки жизни и вели себя достаточно активно.

В сухих и жарких пустынях (Намиб, Калахари) под слоем сухого песка встречаются насекомые, например, жуки чернотелки, которые существуют за счет приносимых ветром сухих пылевидных остатков растений. Питаясь ими, насекомые получают так называемую "метаболическую воду", образующуюся за счет окисления органического вещества.

Недостаток или избыток тепла, воды и света, скудные почвы и ряд других факторов лимитируют распространение жизни на планете, и она разнообразнее представлена там, где необходимые для жизни условия ближе к оптимальным.

Масса живого вещества составляет 0,01-0,02% от косного вещества

биосферы, но играет ведущую роль в геохимических процессах. Организмы получают из окружающей среды вещества и энергию, необходимую для обмена веществ. Большое количество материи создается, преобразуется, разрушается. Ежегодно воспроизводится около 10% биомассы благодаря жизнедеятельности растений и животных.

Деятельность живых организмов служит основой круговорота веществ в природе. Главная функция биосферы - обеспечение круговорота химических элементов, представляющих собой циркуляцию веществ между атмосферой, почвой, гидросферой и живыми организмами.

7.5. БИОГЕННЫЙ КРУГОВОРОТ

Биохимический круговорот - это перемещение и превращение химических элементов через косную и органическую природу при активном участии живого вещества. Химические элементы циркулируют в биосфере по различным путям биологического круговорота: поглощаются живым веществом и заряжаются энергией, затем покидают живое вещество, отдавая накопленную энергию во внешнюю среду (рис. 426). Такие циклы Вернадский назвал "биохимическими". Эти циклы можно подразделить на два основных типа:

1) круговорот газообразных веществ с резервным фондом в атмосфере и гидросфере;

2) осадочный цикл с резервным фондом в земной коре. Во всех биохимических циклах активную роль играет живое вещество.

К главным циклам можно отнести круговорот углерода, кислорода, азота, фосфора.

7.5.1. КРУГОВОРОТ КИСЛОРОДА

Кислород - самый распространенный химический элемент на Земле (рис. 427). В атмосфере на его долю по массе приходится 23,15% (кислород здесь в свободном состоянии), в литосфере соответственно 47%, в гидросфере около 86%. Объем кислорода в атмосфере составляет 21%; его вес $1{,}1 \times 10^{14}$ тонн (по другим данным - $1{,}6 \times 10^{9}$). В свободном состоянии кислород обычно представлен двухатомной молекулой (O_3); под воздействием электрических разрядов и коротковолнового излучения образуется озон (O_3); при высоких давлениях в небольших количествах возможны четырехатомные молекулы (O_4). В атмосфере на O_3 приходится 21% (по объему). Основным его "производителем" является влажный тропический лес.

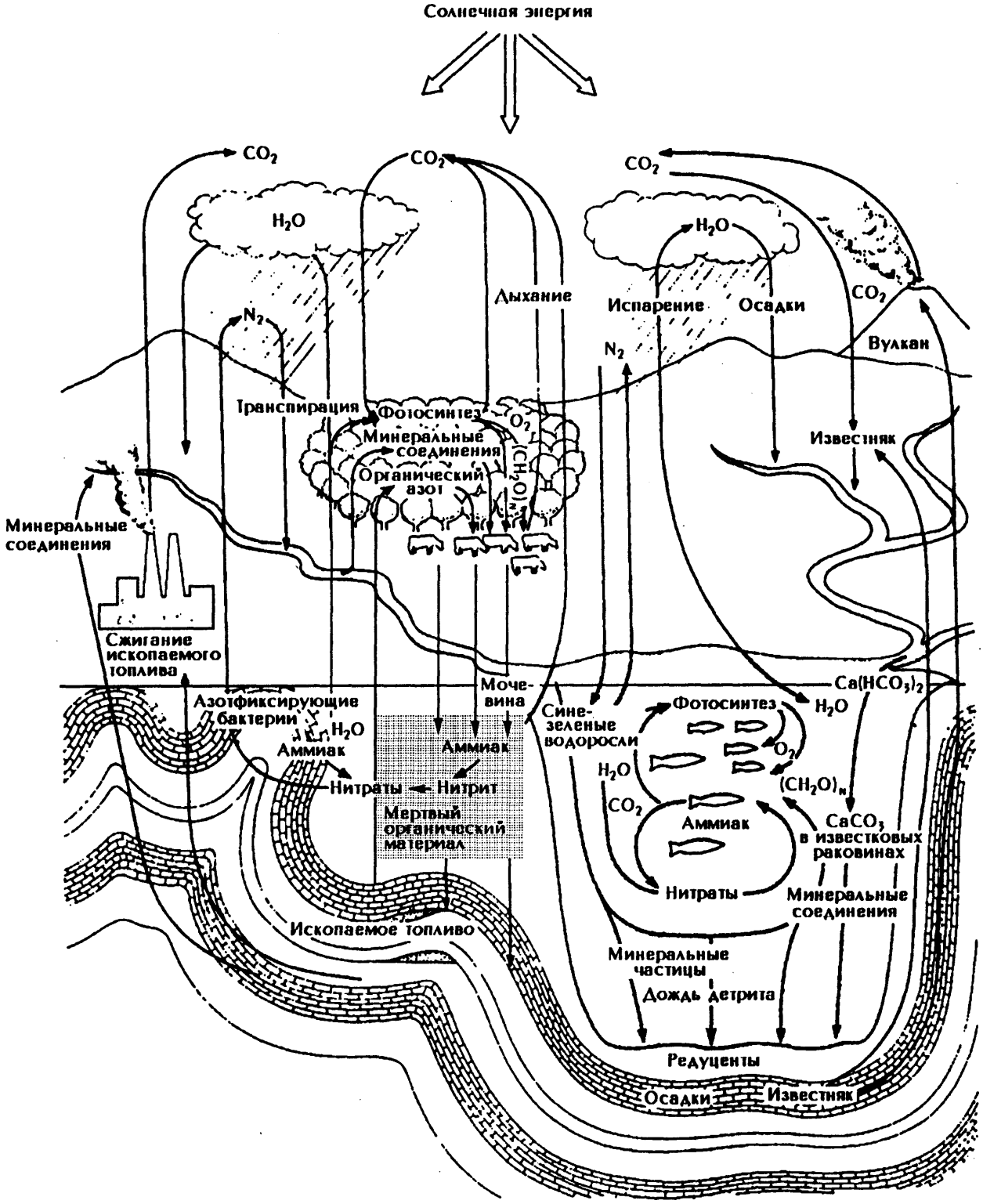


Рис. 426. **Круговорот основных элементов и воды в биосфере. (G.Evelyn Hutchinson, 1970). The biosphere, Scientific America, 50 - 1, Freeman).**

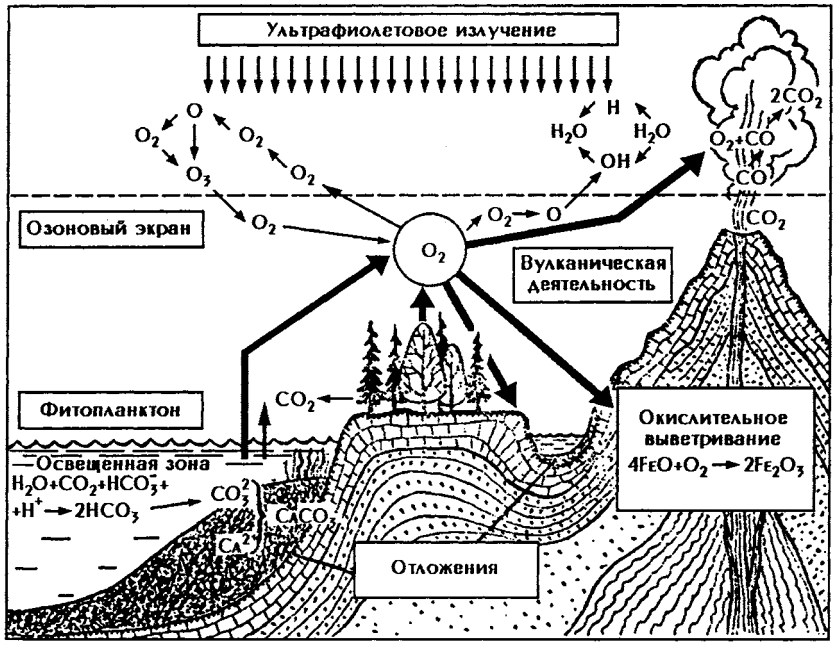


Рис. 427. **Круговорот кислорода в биосфере. Кислород выступает в различных формах и входит во множество различных природных соединений - воду и различные неорганические и органические вещества (по П.Клауду и А.Джибору).**

До появления на планете фотоавтотрофных организмов атмосфера была насыщена смесью водяных паров, метана, азота, углекислого газа. Допускают присутствие в первичной атмосфере хотя бы небольшого количества свободного кислорода за счет фотолиза воды, а также ее разложения при высоких температурах. Участие O_2 в заполнении атмосферного пространства было незначительным и переменным. К началу палеозоя его содержание увеличилось, но, не превышало по объему 2% (10% от современного). По мере усиления на планете роли фотоавтотрофов присутствие кислорода в атмосфере начало возрастать, хотя и наблюдались значительные колебания, обусловленные общими изменениями, протекающими на планете в разные периоды ее истории.

Обладая сильными окислительными свойствами, кислород был достаточно опасным веществом для ранних форм жизни. Автотрофы с самого начала своего появления дышали кислородом. Из среды фотосинтезирующих выделились и в процессе естественного отбора закрепились организмы с повышенной устойчивостью к кислороду.

Губительным действием обладают и ультрафиолетовые лучи, которые беспрепятственно достигали поверхности Земли. Первые живые существа сохранялись под водой. Накопление кислорода в атмосфере, как продукта жизнедеятельности фотоавтотрофов, обеспечило в защиту живого вещества от солнечной радиации, благодаря образованию в верхних слоях тропосферы озонового экрана. Возник щит, озоновый слой, которым живое вещество само защитило себя от разрушительного действия Солнца. К этому времени в океане уже были обычными организмы, дышащие кислородом. Представилась возможность их

выхода на сушу, которая благодаря "стараниям" фотоавтотрофов была ограждена от негативного влияния повышенного ультрафиолетового излучения.

Почти весь свободный кислород атмосферы биологического происхождения. Незначительная его часть образуется абиогенным путем при фотодиссоциации молекул воды в верхних слоях атмосферы.

Являясь производным живого вещества, свободный кислород существенно повлиял на дальнейшее развитие жизни на Земле. Аэробный тип дыхания стал преобладающим. Использование свободного кислорода в энергообмене обеспечило наиболее эффективную утилизацию энергии, заключенной в форме химических связей в окисляемом веществе.

В живых организмах на кислород приходится около 70%. Он входит в состав белков, углеводов, жиров и других органических и неорганических веществ.

Наличие свободного кислорода в атмосфере определяет окислительные условия в окружающей организмы среде. Кислород вступает в химические реакции со всеми элементами, кроме легких инертных газов. В процессе взаимодействия кислорода с другими веществами важная роль принадлежит воде.

7.5.2. КРУГОВОРОТ УГЛЕРОДА

Углерод - один из основных биогенных элементов. В сухой массе живого вещества на него приходится приблизительно 15 - 18%. Ежегодно зеленые растения в процессе фотосинтеза усваивают из атмосферы до 170 млрд. тонн CO_3 (по другим данным - 105 млрд. тонн, из которых 32 млрд. тонн. возвращают в результате дыхания).

Углерод, фиксированный растением, в составе пищи передается растительноядных и плотоядным животным, которые также часть его возвращают во внешнюю среду в процессе энергообмена (рис. 428).

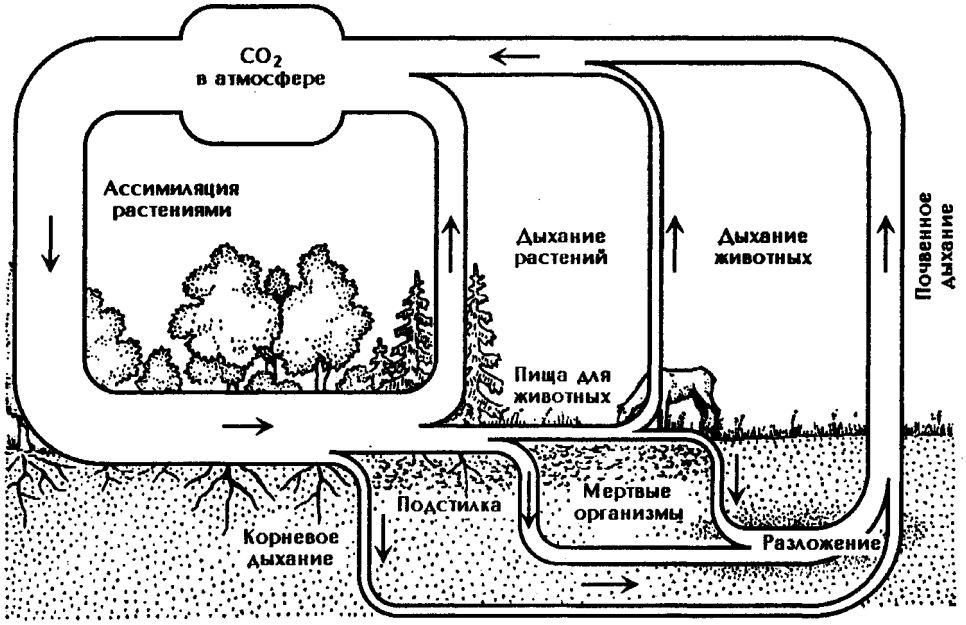


Рис. 428. **Биологический круговорот углерода (по Б.Болину, 1972).**

Двуокись углерода образуется и поступает в атмосферу при гниении органического вещества, брожении, дыхании, из осадочных пород за счет химических процессов, совершающихся при высоких температурах, при сжигании горючих материалов. Все это - углекислый газ биогенного происхождения. Меньшая доля CO_2 поступает в атмосферу из мантии Земли при вулканических извержениях.

В составе воздуха на углекислый газ приходится 0,03% (по объему); общее содержание его равно $2{,}3^{\bullet}10^{12}$ тонн; масса в гидросфере - $1{,}4\bullet10^{14}$ тонн. Атмосфера и гидросфера - тесно связаны между собой обменом CO_2, который осуществляется через поверхность океана. Ежегодно около 100 млрд. тонн атмосферной двуокиси углерода растворяется в море.

Образовавшиеся в процессе фотосинтеза углеводы частично используются самим растением на получение энергии в процессе дыхания; выделившаяся при этом углекислота возвращается во внешнюю среду. Мертвые остатки всех организмов подвергаются разложению редуцентами; углерод, входящий в состав трупов, подвергается окислению и также возвращается во внешнюю среду в форме двуокиси.

Весь запас CO_2 в атмосфере претерпевает круговорот через фотосинтез приблизительно за 300 лет.

Основными потребителями двуокиси углерода на суше являются леса; они на длительный период связывают углерод в теле многолетних растений, главным образом, в древесине. За год больше всего фиксируются углекислоты в быстрорастущих влажных тропических лесах. Двуокись углерода, растворенная в водоемах, также усваивается фитопланктонными растениями. От них углерод в составе органического вещества потребляется зоопланктоном и другими гетеротрофами Мирового океана.

В активном круговороте участвует сравнительно небольшая часть углерода по сравнению с его запасами на Земле. Огромное количество отложено в виде горючего материала, известняков и других пород. Извлечение во всевозрастающих масштабах депонированного углерода в виде угля, нефти, торфа, горючих сланцев и сжигание их (сокращение площадей, занятых лесом) может существенно нарушить исторически установившееся динамическое равновесие между геосферами по содержанию в них углекислоты и вовлечению ее в обменные реакции. Содержание двуокиси углерода в атмосфере за последнее столетие заметно возросло.

Необдуманное вмешательство человека в биологическое и геохимическое равновесие может оказаться не только вредным, но и губительным для него самого. Деятельность человека более интенсивна, чем природные явления, приводящие к естественному выравниванию процессов, совершающихся на Земле.

7.5.3. КРУГОВОРОТ АЗОТА

Азот - важный биогенный элемент; на сухой вес живого вещества его приходится от 1 до 3%; он входит в состав таких соединений, как белки и

нуклеиновые кислоты, без которых невозможна жизнь. Он обязателен в молекуле хлорофилла, при участии которого из неорганических веществ синтезируются органические (рис. 429). Азот один из самых распространенных элементов на Земле. Запасы азота практически неисчерпаемы. Хотя материнские породы, подстилающие большинство почв, лишены его, но в воздухе на молекулярный азот по объему приходится более 73%, по массе - 75,6% (около $4 \cdot 10^{15}$ тонн). Путь его прохождения через экосистему отличается от того, какой свойственен углероду. Подавляющее большинство организмов может усвоить азот только в связанном состоянии. В форме иона аммония - NH_4^+ или нитрата – NO_3^- он доступен растению. Ежегодно растения ассимилируют 8,6 млрд. тонн азота. В составе органических соединений с пищей его получают гетеротрофы.

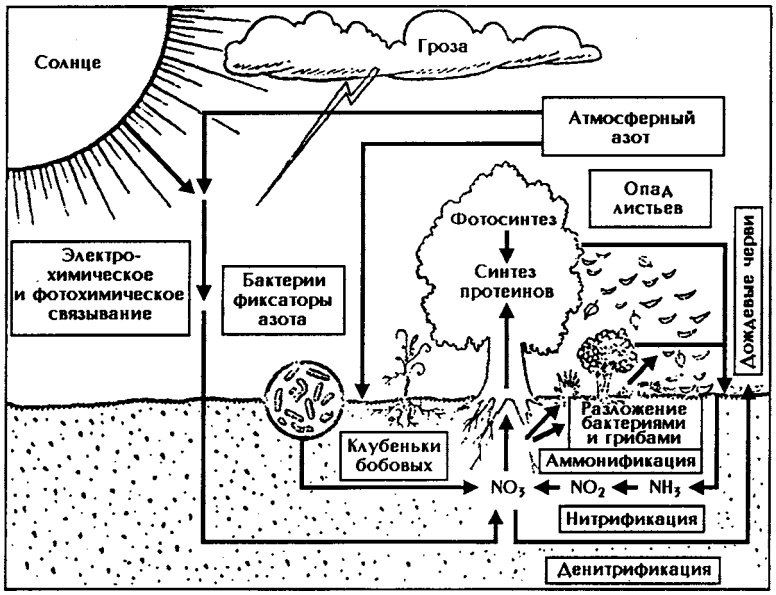


Рис. 429. **Круговорот азота в биосфере (по П.Дювиньо и М.Тангу).**

Соединение молекулярного азота с кислородом или водородом может происходить при ионизации атмосферы космическими лучами, электрическими разрядами (молниями), сгорающими метеоритами. Но доля связанного от этих процессов азота в почве, куда он поступает с дождевой водой, незначительна по сравнению с фиксацией азота микроорганизмами- азотфиксаторами. В умеренных областях физико-химическим путем его связывается не более 35 мг/мм^2 в год.

Огромное количество соединений азота получают в процессе производства удобрений промышленным способом.

Самыми крупными "поставщиками" связанного азота являются почвенные микроорганизмы - азотфиксаторы, способные превращать газообразный молекулярный азот в аммонийную форму, в результате чего азот включается в активный круговорот в экосистеме.

Процесс связывания молекулярного азота и перевод его в азотистые соединения азотфиксирующими микроорганизмами, называют азотфиксацией. Азотфиксирующие организмы делят на две группы: свободноживущие и

находящиеся в симбиозе другими организмами, например, с высшими растениями (клубеньковые бактерии, некоторые миксомицеты), грибами (некоторые цианобактерии с грибами образуют лишайник) и насекомыми. Свободноживущие азотфиксирующие бактерии связывают несколько десятков килограммов азота на 1 га в год.

Среди высших растений в симбиозе с азотфиксаторами находятся саговниковые, араукария, казуарина, гинкго, ольха, облепиха, лох и др. Особенно важная роль в обогащении почвы связанным азотом принадлежит растениям семейства бобовых, обитающих в разных биоценозах - лесных, степных, луговых, болотных. Бобовые, а это растения разных жизненных форм - от деревьев до однолетников, находясь в симбиозе с клубеньковыми бактериями, обогащают почву связанным азотом. Многие из них - ценные пищевые кормовые растения с необходимым набором аминокислот. Они введены в культуру как декоративные и лекарственные растения. Важная роль в фиксации азота в водоемах принадлежит цианобактериям (сине-зеленым водорослям). На рисовых полях, где для них складываются благоприятные условия, они связывают до 200 кг/га азота в год.

В организме азот находится в восстановленной форме и в составе тех веществ, в которые он входит, соединен с тремя другими атомами, т. е. имеет валентность равную трем. Главная форма, в которой элемент присутствует в почве, сильно окисленная: азот здесь имеет валентность равную пяти. Таким образом, при переходе из окисленной формы в восстановленную (и обратно) валентность азота изменяется на восемь единиц, т.е. атом приобретает восемь электронов (или столько же теряет при переходе в окисленную форму).

В процессе жизнедеятельности животных соединения азота выделяются во внешнюю среду с конечными продуктами азотистого обмена в виде аммиака, мочевины, мочевой кислоты. В кислых почвах мочевина вступает в реакцию с азотной кислотой с образованием молекулы азота. При деструкции трупов редуценты переводят азотсодержащие соединения в аммиак. Это осуществляется в процессе аммонификации гнилостными бактериями, а также некоторыми грибами и актиномицетами. Выделившийся аммиак частично используется микроорганизмами; значительная его часть легко вымывается из почвы при растворении в воде. В подкисленных почвах ионы аммония могут быть исходными для образования аммонийных солей. Нитрифицирующие бактерии в почве при наличии кислорода превращают аммиак в нитраты. Этот процесс включает две стадии. Сначала одни бактерии (нитритные) переводят NH_3 в NO_2^- (нитрит), а потом другие (нитратные) окисляют нитрит до NO_3^- (нитрата). Нитрифицирующие бактерии обитают в почве и водоемах; они подвижны, имеют жгутики. Это хемоавтотрофные аэробные организмы. При недостатке кислорода нитрификация приостанавливается. Она активизируется в условиях хорошей аэрации. На примере нитрифицирующих бактерий в 1890 г. известным микробиологом С. Н. Виноград ским было создано учение о хемосинтезе. За счет полученной при окислении аммиака и нитрита

энергии эти бактерии синтезируют органические вещества из неорганических, извлеченных из внешней среды. Окись углерода, необходимую для синтеза, они получают из воздуха или карбонатов.

Нитрификация - важный этап в круговороте азота благодаря чему обеспечивается сохранность элемента в почве в форме, доступной зеленому растению. Условия, подавляющие жизнедеятельность нитрифицирующих бактерий, такие как высокая кислотность, низкая температура, недостаток влаги и воздуха, способствуют понижению продуктивности зеленых насаждений в подобном биотопе.

7.5.4. КРУГОВОРОТ ФОСФОРА

Фосфор - очень важный биогенный элемент, один из компонентов нуклеиновых кислот, клеточных мембран, системы переноса энергии (АТФ), костной ткани, дентина и т.д.

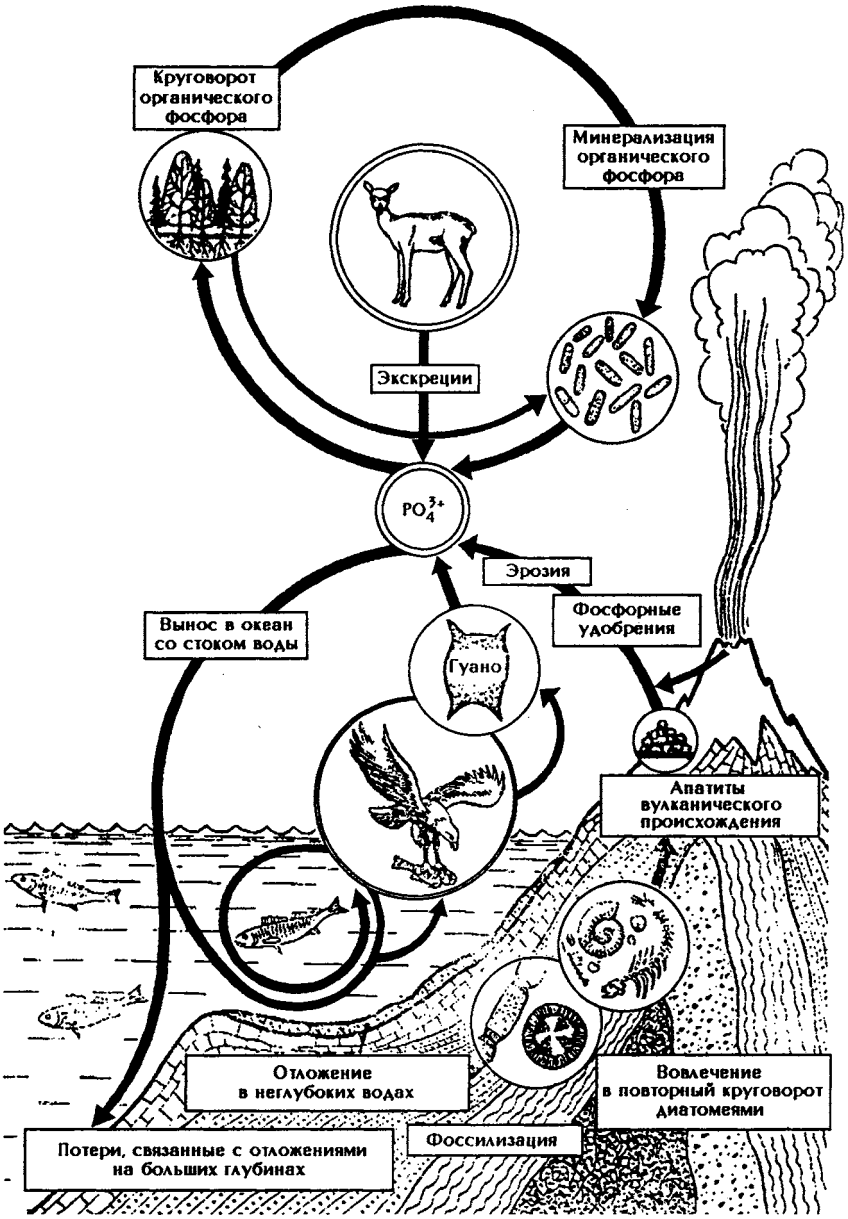


Рис. 430. **Круговорот фосфора в биосфере (по П.Дювиньо и М.Тангу).**

Источником фосфора служат горные породы или другие отложения, образовавшиеся в прошлые геологические времена (рис. 430). Породы эти постепенно подвергаются эрозии, выветриванию, и фосфор высвобождается в форме, доступной для ассимиляции живым веществом. Основным источником фосфора является апатит, минерал из группы фосфорнокислых солей кальция. Из внешней среды - почвы или воды - растение поглощает фосфор в виде иона фосфата (PO_4^{3+}). Гегеротрофы получают фосфор с пищей. Из организма излишки его удаляются с мочой в виде фосфатов. Микроорганизмы редуценты переводят органический фосфор также в фосфат. В субстрате, в зависимости от складывающихся условий, могут образовываться нерастворимые соединения. Фосфор оказывается в составе пород, из которых очень медленно, в процессе изменений условий захоронения, он вновь возвращается в форму, доступную продуцентам. Наиболее легко фосфор усваивается в слабокислой среде, но связывается в нерастворимые комплексы в кислой среде, например, в болотном грунте. Этому способствуют пониженные температуры и повышенная влажность.

7.6. КРУГОВОРОТ ВОДЫ

Круговорот воды - процесс непрерывного, взаимосвязанного перемещения воды на Земле, происходящего под влиянием солнечной энергии, силы тяжести, жизнедеятельности живых организмов, хозяйственной деятельности человека. Для всего земного шара существует один из основных источников прихода воды - атмосферные осадки и один источник расхода - испарение, которое равно примерно 525 тыс. км. Различают малый и большой круговороты воды.

При малом круговороте вода, испарившаяся с поверхности океана, возвращается в него в виде осадков (рис. 431).

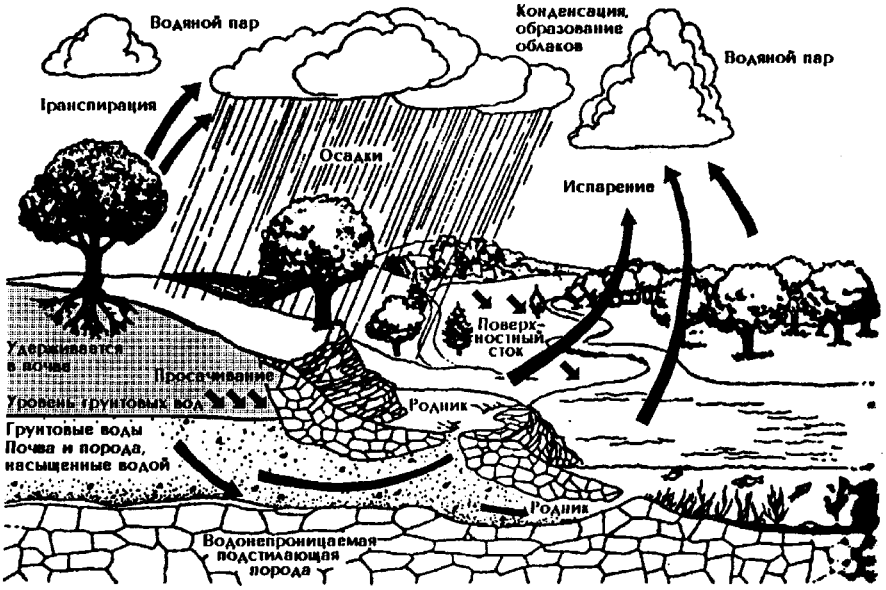


Рис. 431. **Круговорот воды. Вся вода на Земле постоянно рециклизуется путем испарения или**

транспирации, конденсации и выпадения в виде осадков.

При большом круговороте вода, испарившись с поверхности океана, частично возвращается в него в виде осадков, а частично переносится на сушу, где также выпадает в виде атмосферных осадков, питая реки и водоемы, но в конечном итоге, вновь возвращается в океан речными и подземными стоками (рис. 432).

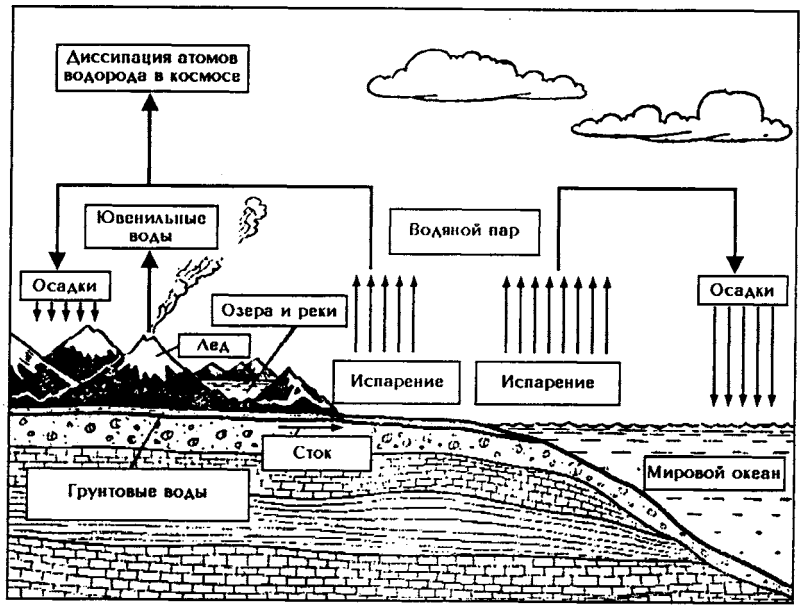


Рис. 432. **Круговорот воды в биосфере.**

Жизнь зародилась в воде; без нее она невозможна и в настоящее время. Окись водорода - это самое распространенное вещество биосферы. В организме на воду приходится 60 - 99,97% по массе. Вода вместе с двуокисью углерода необходима для создания органического вещества в процессе фотосинтеза; из ее молекулы выделяется кислород, необходимый для дыхания всех живущих на Земле, не считая анаэробные формы. Вода в организме - основная среда, в которой протекает обмен веществ, она участвует в физической терморегуляции, в обеспечении осмотических свойств и тургорного состояния клетки, с ее участием транспортируются вещества, необходимые для питания, и конечные продукты обмена. Воде принадлежит важнейшая роль в формировании физической и химической среды, климата и погоды на нашей планете и в каждом отдельном ее регионе, что непосредственно отражается на характере биоценоза, его видовом составе и других особенностях, определяемых биотопом. Недостаток доступной для организма воды в тех или иных областях препятствует заселению территории этих областей живыми организмами или чрезвычайно ограничивает число видов. Сохраняются те из них, которые способны довольствоваться малым количеством жидкости. Вода - лимитирующий фактор в пустыне.

В природе большие запасы воды находятся в земной коре, где она связана в горных породах, а также сосредоточена в более глубоких недрах мантии Земли. Вклад этой воды в движение жидкости через экосистему незначительный. Наиболее

ощутим выброс водяных паров при извержении вулканов. Основные запасы доступной организмам воды находятся в гидросфере, включающей океаны, моря, озера, водохранилища: реки, почвенную влагу, подземные воды. Мировые запасы слагаются из жидкой (пресная и соленая), твердой (пресная) и газообразной (пресная) воды. Пресная вода - это вода, концентрация солей в которой не превышает 1 г/кг; при концентрации солей в воде до 25 г/кг ее называют солоноватой; в соленой воде концентрация солей выше 25 г/кг. В мировом запасе преобладает соленая вода. Твердая вода - ледники на вершине гор, в Антарктиде, Гренландии, островах Ледовитого океана - основной мировой запас пресной воды (до 75%) (рис. 433).

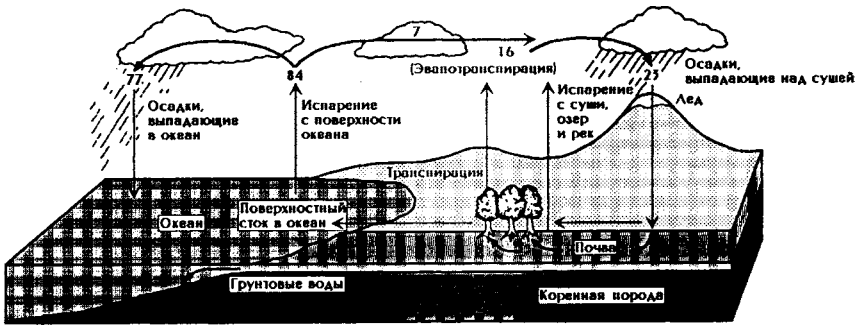


Рис. 433. **Гидрологический цикл и накопление воды (RJ.Chorley, P.Haggett (eds.) (1967). Physical and information models in geography, Methuen.**

Воды всех геосфер, включая биосферу, взаимодействуют между собой. Подсчитано, что с поверхности океана в атмосферу за год в результате испарения поступает $319 \cdot 10^{12}$ тонн воды, а с поверхности суши – $59 \cdot 10^{12}$ тонн. Количество испарившейся воды и содержание водяных паров в воздухе различно и зависит от местности и времени года. Испарение в высоких широтах уступает испарению воды у экватора. В мировой океан в виде дождя и снега возвращается $283 \cdot 10^{12}$ тонн воды и $95 \cdot 10^{12}$ тонн - на сушу, где она просачивается в почву, грунтовые воды, попадает в озера, реки, водохранилища и часть ее с речными и подземными стоками возвращается снова в океан (см. рис. 432). Количество выпавших осадков, как и испарение воды, неодинаковое в разных областях планеты и в разное время года. Из приведенных цифр очевидно, что большая часть воды, попадающей из атмосферы на сушу в виде осадков, имеет океаническое происхождение. Из тучи и облаков в океан ее "выливается" больше (75%), чем на сушу (25%).

Испарение воды, конденсация пара в атмосфере, перемещение воздушных масс в результате неравномерного их нагревания и вызванное этим движение облаков, а также возникающие на суше стоки, несущие воду в океан - все это обусловливает постоянный водообмен между материками и океанами через атмосферу. Эта гигантская работа по перемещению воды требует большой затраты энергии, источником которой является Солнце.

Глобальный "поток" воды на планете не минует биосферу и проходит через живое вещество. Большое количество воды с наземной экосистемы попадает в

атмосферу благодаря испарению ее растениями. Это подтверждается следующими расчетами: первичная продукция наземных растений составляет примерно $11 \cdot 10^{10}$ тонн сухого вещества; при создании каждого грамма продукции растение теряет 500 г воды при транспирации. Следовательно, за год в атмосферу только за счет транспирационного процесса поступает $55 \cdot 10^{12}$ тонн окиси водорода.

Суммарное годовое испарение воды с поверхности Земли составляет $378 \cdot 10^{12}$ тонн. Для этого должна быть затрачена энергия, равная $2 \cdot 10^{20}$ ккал (на 1 H_2O - 0,536 ккал), что соответствует пятой части от той, которая поступает на Землю от Солнца.

7.7. ФУНКЦИИ БИОСФЕРЫ

Благодаря биотическому круговороту биосфера выполняет определенные функции:

1. Газовая функция - осуществляется зелеными растениями в процессе фотосинтеза. Всеми животными и растениями, микроорганизмами в результате биологического круговорота веществ. Большинство газов порождено жизнью. Подземные горючие газы - продукты разложения органических веществ растительного происхождения, захороненных в осадочных породах.

2. Концентрационная - связана с накоплением в живом веществе различных химических элементов.

3. Окислительно-восстановительная. Окисление веществ в процессе жизнедеятельности. В почве образуются окиси, соли. Бактерии создают известняки, руды и т.д.

4. Биохимическая - осуществляет обмен веществ в живых организмах (питание, дыхание, выделение) и разрушение, разложение отмерших организмов.

5. Биохимическая деятельность человечества. Она охватывает все возрастающее количество вещества земной коры для нужд промышленности, транспорта, сельского хозяйства.

7.8. ОРГАНИЗОВАННОСТЬ И СТАБИЛЬНОСТЬ БИОСФЕРЫ

Биосфера - сложная организованная система, функционирующая как единое образование, способное к саморегуляции. Ее структурной единицей является биогеоценоз - одна из наиболее сложных природных систем, представляющих комплекс из живых организмов и косной среды, находящихся друг с другом в постоянном взаимодействии и связанных между собой обменом веществ и энергии. Стабильность биосферы определяется стабильностью биогеоценоза - продуктов длительного естественно-исторического развития органического мира.

Важным свойством биогеоценоза является его способность к саморегуляции, которая проявляется в его устойчивом динамическом равновесии. Последнее достигается скоординированностью и сложностью тех взаимодействий, которые складываются между его составляющими - живой и неживой частями. Потребление созданного органического вещества происходит параллельно с его производством и

не должно по масштабам превышать последнее. Чем многообразнее физико-химические качества среды, условия жизни в рамках биотопа, тем многообразнее видовой состав ценоза, и он более устойчив. Отклонения условий существования от оптимума приводят к видовому его обеднению. Стабильное состояние ценоза определяется и выходом валовой продукции, обеспечивающей поток энергии через трофические уровни и сохранение всех живых компонентов, связанных друг с другом в цепи питания и участвующих в общем круговороте веществ. Сбалансированные отношения между организмами разных трофических уровней - одно из условий стабильности биогеоценоза.

В условиях непостоянства физико-химической среды надежность биогеоценоза обеспечивается суммарным перераспределением живого вещества между входящими в его состав видами, способными заменить друг друга, или дублировать, в рамках одного уровня экологической пирамиды В определенных условиях более комфортно чувствуют себя одни виды, увеличивается численность их популяций, и хуже - другие, близкие им, но занимающие в биогеоценозе подчиненное положение Смена условий может отрицательно отразиться на первых и, напротив, способствовать процветанию вторых. В зависимости от силы и продолжительности действия нового природного фактора внутри биогеоценоза происходят более или менее существенные изменения в его организации Один из механизмов, обеспечивающих сохранность биоценозов, проявляется в способности формировать под давлением внешних факторов иную структуру с усилением "элементов дублирования"

Отдельные биогеоценозы не изолированны друг от друга, они взаимозависимы и находятся в постоянном взаимодействии друг с другом. Ярким доказательством к сказанному могут служить примеры глобального круговорота биогенных элементов, в котором принимают участие не только отдельные подсистемы, но вся биосфера, и другие геосферы Земли. Сбалансированность круговоротов элементов и веществ на планете, особенно круговоротов биогенных элементов, без которых невозможна жизнь, обеспечивается постоянством всей массы живого вещества. Через живые организмы проходит большое число элементов. Фотоавтотрофами, определяется скорость фиксации солнечной энергии и обеспечение ею других обитателей планеты. Зеленые растения "поставляют" и молекулярный кислород, необходимый для существования почти всех живущих на Земле организмов; исключение составляют лишь анаэробные формы. Для обеспечения стабильности круговорота, помимо постоянства массы живого вещества, необходимо постоянство между продуцентами, консументами и редуцентами. Все вместе они создают и стабилизируют условия существования биосферы как целостного и гармонического образования.

Экологическое дублирование на уровне видов в биогеоценозе дополняется в природе экологическим дублированием на уровне ценоза, что проявляется в смене одного биоценоза другим при изменяющихся условиях в пределах целостной

биосферы.

Суммарное количество живого вещества в биосфере заметно изменяется в рамках достаточно продолжительного геологического времени (закон константности количества живого вещества В И Вернадского). Его количественная стабильность поддерживается постоянством числа видов, определяющим общее видовое разнообразие в биосфере.

Таким образом, биогеоценозы - среда, в которой протекают разнообразные жизненные процессы на нашей планете, круговороты веществ и энергии, вызванные жизнедеятельностью организмов и в сумме составляющие большой биосферный круговорот (рис. 434). Биогеоценоз - это относительно стабильная и открытая система, имеющая вещественно-энергетические "входы" и "выходы", связывающие вместе смежные биоценозы.

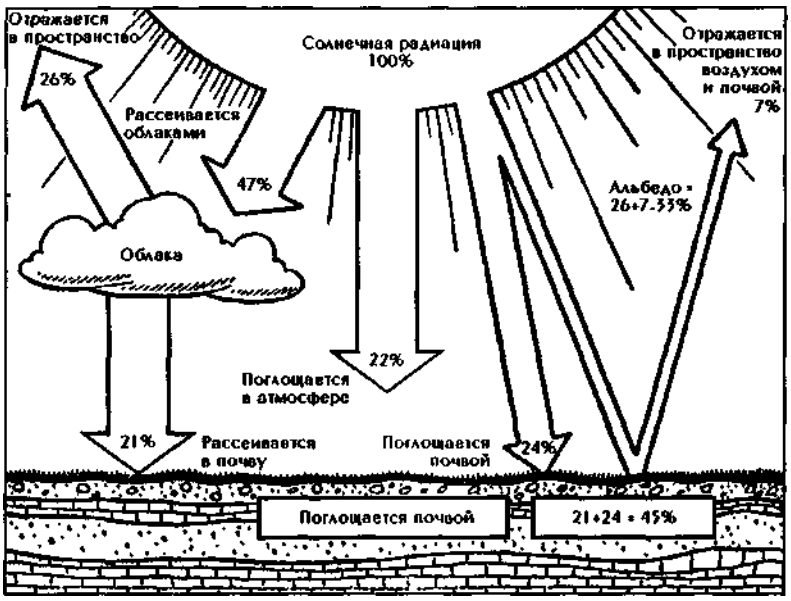


Рис. 434. **Поступление и распределение солнечной энергии в пределах биосферы Земли.**

7.9. НООСФЕРА

Ноосфера (от греч. ноос - разум и сфера) - это высшая стадия развития биосферы, сферы влияния человеческого разума, сферы влияния человеческого разума, сфера взаимодействия природы и общества. Появившись на Земле, человек стал огромной геологической силой, воздействующей на окружающий его мир.

Понятие "ноосферы, как идеально мыслящей оболочки Земли, ввели в науку в начале XX века французские ученые и философы П.Тейяр де Шарден и Э.Леруа. П.Тейяр де Шарден рассматривал человека как вершину эволюции и преобразователя материи путем включения в творчество эволюции. Лидирующее место в эволюционных построениях ученый отводил коллективу и духовному фактору, не умаляя роли технического прогресса и развития экономики.

В.И.Вернадский, говоря о ноосфере, подчеркивал необходимость разумной

организации взаимодействия общества и природы, отвечающей интересам человека, всего человечества и окружающего его мира. Ученый писал: "Человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом, поставлен вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера" (1944).

Природа несет на себе следы деятельности человека в условиях разных общественно-экономических формаций, сменявших друг друга. Формы воздействия многообразны. За последние 100-150 (200) лет результаты этого воздействия превосходят полученные за всю предшествующую историю человека, особенно на территории Европы и Северной Америки. С ростом численности и повышением его благосостояния давление на природу становилось все большим. Считают, что в начале нашей эры на Земле насчитывалось около 200 млн. человек. К тысячелетию эта цифра возросла до 275 млн., к середине 17 века население планеты увеличилось менее, чем в 2 раза (500 млн.). За 200 лет цифра возросла до 1,3 млрд., за полвека прибавилось еще триста миллионов (1900 г. - 1,6 млрд.). В 1950 г. на Земле 2,5 млрд. человек, 1970 г. - 3,6 млрд., к 2025 г. ожидается 8,5 млрд. человек. Из этого числа 83% населения планеты будет проживать в развивающихся странах - в Азии, Африке, Южной Америке, где и сейчас ощутим прирост населения. Страны должны иметь представление о своих национальных возможностях по жизнеобеспечению населения, чтобы избежать катастрофических последствий демографического взрыва.

Быстрый рост населения планеты ставит вопрос о границах биологической производительности биосферы Земли. В результате активной деятельности человека в период научно-технического прогресса, направленной на повышение материального и духовного уровня всего человечества в значительной мере истощены запасы невозобновляемых природных ресурсов. Глобальному нарушению на огромных площадях подверглись самовозобновляющиеся ресурсы и некоторые из них утратили способность к самовозобновлению. Стали мертвыми или находятся на грани между жизнью и смертью многие внутриматериковые водоемы. Мировой океан загрязнен отходами производства, разливами нефти, радиоактивными веществами, нарушен естественный круговорот - глобальный и особенно локальный - ряда жизненно важных биогенных элементов. Во многих случаях на стол потребителю попадают экологически "грязные" продукты питания и недоброкачественная питьевая вода.

Загрязнение среды и нарушение естественных местообитаний многих видов растений и животных привело к сокращению численности популяций или их вымиранию, а, следовательно, к потере генофонда, создаваемого в течение миллионов лет. Под воздействием мутагенов, загрязняющих среду, появились не только новые формы вредителей агроценозов и естественных биоценозов, но и

болезнетворные организмы, против которых не выработаны защитные свойства ни у человека, ни у других обитателей планеты.

Беспощадная эксплуатация природы, подчиненная удовлетворению сиюминутных запросов, не решает насущной проблемы даже сегодняшнего дня, не говоря о перспективах на более или менее удаленное во времени будущее. Население Земли не получает в достаточном количестве пищи, часть его находится в полуголодном или голодном состоянии и умирает от голода (при этом 25% от всего урожая ежегодно теряется из-за сельскохозяйственных вредителей). Большое число людей, и среди них преобладают дети, ежегодно умирают от заболеваний, вызванных употреблением недоброкачественной воды. Здоровье человека страдает от повышенной загрязненности окружающей среды, особенно в больших промышленных городах. Отрицательное воздействие на многих людей оказывает не только деградация экологических систем, но и нищета, возрастающее неравенство между богатыми и бедными.

Во избежание отрицательных последствий, вызванных хозяйственной деятельностью человека и стихийными бедствиями, важны знания законов, действующих в окружающей нас природе и поддерживающих ее самовозобновление. Задача охраны природы и рационального ее использования стала не только государственной, но и международной проблемой, и ее решение должно основываться на знании законов жизни и развития окружающего нас мира.

От степени осознания обществом кризисной ситуации в биосфере и от скорости его реакции на катастрофическое состояние экологической обстановке зависит не только благосостояние людей, но и их жизнь.

7.10. АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ КРИЗИС

Антропогенные факторы - все формы деятельности человеческого общества, которые приводят к изменению природы как среды обитания для других видов.

Человечество возникло на определенном этапе эволюции биосферы. Первобытные люди жили мелкими племенами охотников -собирателей, охотились на диких животных, собирали семена, корни, орехи, ягоды и другую растительную пищу. По мере истощения пищевых ресурсов племена кочевали на новое место.

Приблизительно 10 тыс. лет назад возникло сельское хозяйство. Своей деятельностью человек вызывал изменения в биогеоцено-зах, создавал благоприятные условия для развития и роста одних растений и неблагоприятные для других. В результате возникли новые численные соотношения, перестроились пищевые связи, появились приспособления для обитания в измененной среде. Действия человека обогащали и обедняли сообщества. Антропогенное влияние было связано с завозом растений в новые места обитания, сокращением ареалов и уничтожением некоторых растений, вырубкой, выжиганием лесов, выкашиванием, осушением, орошением и обводнением, действием дымов, газов и других вредных примесей в воздухе.

Распашка земель на огромных площадях, особенно на месте сведенного леса, привела к нарушению водного режима, усилению эрозии почвы, образованию оврагов, особенно по склонам холмов. Выветривание почвы опережает процессы почвообразования, скорость которых слишком мала по сравнению с темпами ее уничтожения.

Распашка целинных земель привела к изменениям в населении биогеоценозов. Естественные биогеоценозы, не тронутые влиянием человека, имеют больше видов, чем "окультуренные" агробиоценозы. Биогеоценозы долго сохраняются в равновесном состоянии. Выпас скота приводит к выпадению из биогеоценозов некоторых видов, что снижает численность популяций населяющих его. Биогеоценоз становится неустойчивым и может деградировать.

Деятельность человека в природе вызывает ряд приспособительных реакций со стороны организма. Например, луговые растения после скашивания способны быстро возобновлять побеги. Появление сорняков, вредителей полей и садов, также следствие приспособления к антропогенному фактору, Многие растения выработали особые черты строения, ритмы развития, соответствующие условиям жизни на обрабатываемых территориях и помогающие выдерживать различные агротехнические мероприятия, химические средства борьбы с вредителями.

Масштаб воздействия человеческого общества на природу стал планетарным, заметно ухудшая условия жизни планеты. Уничтожаются тропические леса на площади 16,8 млн. га (данные на 1990 г.). Из-за неправильного использования земель ежегодно возникает около 6 млн. гектаров пустынь. В результате кислотных дождей повреждены леса на площади около 31 млн. га. Тысячи озер в Швеции, Норвегии, США, Канаде и других странах стали биологически мертвыми. Под угрозой исчезновения около 25-30 тысяч видов высших растений.

Рассматривая окружающую среду как постоянный источник необходимых ему ресурсов, человек разрабатывает месторождения цветных металлов, железных руд, горючих материалов, минеральных удобрений, увеличивает их добычу и ежегодно извлекает из недр Земли большое количество природного материала. В результате деятельности человека, происходит эксплуатация земных ресурсов, что ведет не только к истощению природных богатств, но и загрязнению среды отходами. Разработка месторождений полезных ископаемых на больших площадях связана с прямым нарушением режима функционирования природных экосистем, разрушением естественных местообитаний для многих представителей животного мира, исчезновением видов и целых сообществ. Обратно в естественную среду возвращаются огромные массы отходов промышленного и бытового характера. Только города, в которых мы живем, выбрасывают за год в окружающую среду до 3 млн. тонн отходов, свыше 500 кубических км жидких стоков и 1 млрд. тонн различных аэрозолей, оказывающих неблагоприятное воздействие на озоновый экран. Например, за год в воздух г.Москвы выбрасывается от 1 до 1,2 млн. тонн вредных химических веществ. Выбросы в воздушную среду различных

загрязнителей в городе составляет около 130 кг на душу населения. Наибольшая часть загрязнений - отработанные газы автотранспорта, состоящие из окиси углерода, активных углеводородов, окислов азота и др. Объемы токсических веществ в воздухе напрямую зависят от скорости движения транспорта по улицам города, от автомобильных пробок на дорогах. Дым и газовые выбросы над Европой или Америкой приводят к образованию смога в Арктике и озоновым дырам в Антарктиде (рис. 435).

Рис. 435. **Спутниковая карта, демонстрирующая "дыру" в озоновом экране над Антарктидой в октябре 1985 г. Дыра была еще больше в 1987 г. Доказано, что она возникла в результате поступления в атмосферу ХФУ (Science Photo Library Photo Researches).**

Потенциально потеряно около 10% плотности озонового экрана. Идет загрязнение почвы, водоемов, воздуха, нарушается естественный ход круговорота веществ. Все это снижает устойчивость естественных экосистем. Многие металлы и другие элементы, извлеченные из земных недр и используемые в промышленности, при накоплении в окружающей среде, вследствие повышенной токсичности, вызывают ее отравление. Опасными загрязнителями стали многие полимерные материалы, искусственно созданные человеком и не имеющие аналогов в живой природе. Их разложение затруднено из-за отсутствия естественных редуцентов. Загрязнение окружающей среды с каждым годом возрастает. В результате катастроф в океан ежедневно (среднестатически) выливается 12 тыс. баррелей сырой нефти, что приводит к гибели обитателей океана (редуцентов и консументов).

Для бытовых и производных нужд человек использует энергетически емкие материалы - природный горючий газ, горючий сланец, торф и др. Ежегодно в мире добывают 4 млрд. тонн нефти, более 2 тонн угля. Ресурсы истощаются при бесконтрольном использовании, что грозит энергетическим кризисом. При сжигании топлива в атмосферу выбрасываются разнообразные загрязнители, обладающие токсическими свойствами, возрастает содержание в воздушном пространстве углекислого газа (при параллельном уничтожении лесов, основных "переработчиков" CO_3). Надвигается энергетический кризис и вместе с ним климатический. За счет

парникового эффекта идет накопление тепла Землей. Дальнейшее увеличение в воздухе двуокиси углерода может привести к существенным изменениям в климате, способным вызвать таяние ледников, в результате чего некоторые процветающие ныне государства могут оказаться под водой.

Современный экологический кризис характеризуется опасным заражением биосферы (кризис редуцентов), приближением к безопасному максимум использования энергии (энергетический кризис) у поверхности земли и резким нарушениям экологического равновесия.

В океане осуществляют захоронения ядовитых и радиоактивных веществ; загрязняют его и другие вещества - особенно соли тяжелых металлов, сложные органические соединения. Происходит разрыв нормальных экологических связей между океаном и реками в связи со строительством плотин на реках.

Из всех европейских рек Рейн - самая загрязненная. В верхнем ее течении в 1 $см^3$ содержится от 30 до 100 микробов при впадении в Боденское озеро 2000 в $см^3$, а в низовьях 100-200 тыс. в 1 $см^3$. Минеральные соли, не устраненные очистными сооружениями, достигают в нижнем течении 30 тыс. тонн в сутки. Нефтяные продукты составляют 11 тыс. литров.

Продолжающийся рост численности населения (в 1850 г. на Земле - 1 млрд. людей; в 1930 г. - 2 млрд.; в 1960 г. - 3 млрд.;

в 1986 г. - 5 млрд.; к 2000 г. ожидается 6,2-6,4 млрд. человек) при снижении плодородия земель может вызвать продовольственный кризис. По опубликованным данным 2/3 населения земного шара не получают доброкачественного питания, половина человечества ведет полуголодный или голодный образ жизни. Ежегодно в мире от голода умирают 10-30 тыс. человек. Среди обеспеченных питанием часть населения страдает от переедания и ожирения. Ожирение не всегда является следствием приема пищи в завышенных и биологически неоправданных нормах, а может быть результатом несбалансированного питания, что характерно для той группы населения, которая по тем или иным причинам лишена доброкачественной и разнообразной пищи.

Для выживания человечество должно стремиться к использованию более рациональных методов получения пищевой продукции. Эксплуатация почвы приводит к быстрому снижению ее плодородия, а для искусственного его поддержания требуются большие затраты средств, которые не всегда возмещаются в форме урожая. Подсчитано, что в высокомеханизированном сельском хозяйстве энергетические затраты (количество топлива на 1 га обрабатываемой земли) существенно превышает энергию, заключенную в той пище, которая получена с той же площади. Кроме энергетических вложений (а запасы топлива в недрах Земли с каждым годом убывают!), необходимы материальные затраты на ирригационные сооружения, удобрения, на материалы, используемые в борьбе с сорняками и вредителями. Машинная обработка почвы нарушает ее структуру, внесение удобрений (калийных, фосфорных, азотистых и др.) предполагает их перемещение в

огромных количествах из мест естественного "захоронения" на поля. Смыв минеральных удобрений в водоемы ухудшает качество воды и делает ее не пригодной не только для питья, но и для орошения. Биогенные и другие химические вещества приводят к гибели обитателей водных экосистем. Не оправданы надежды на ядохимикаты, используемые для борьбы с сорняками и вредителями агроценозов. Сотни видов насекомых устойчивы к традиционным пестицидам, но полезные животные гибнут от них, отравляются пищевые продукты, снижается их качество. Многие вредные вещества действуя совместно, усиливают свое токсическое влияние на пищевые цепи и вызывают заболевания у человека (рис. 436).

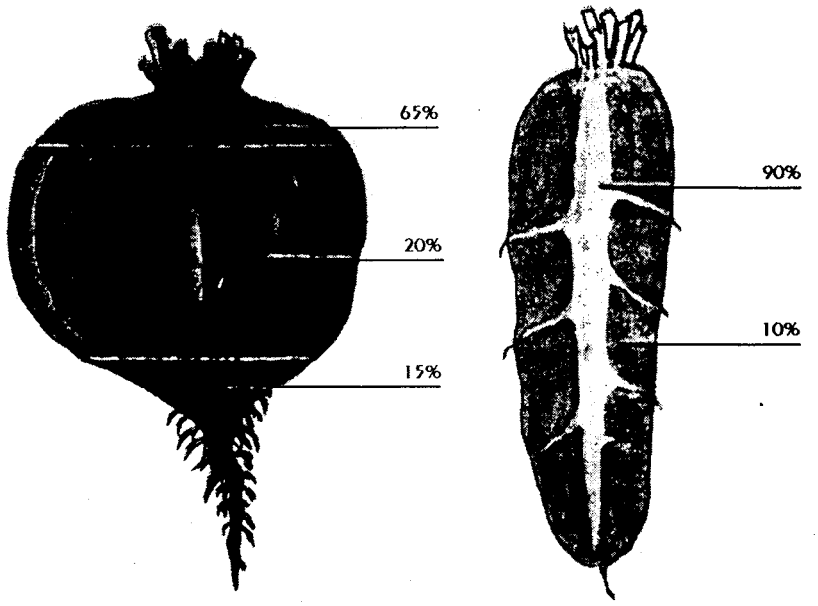


Рис. 436. **Распределение нитратов в корнеплодах столовой свеклы и моркови.**

Развитие человечества невозможно без сохранения здоровой и чистой природной среды. Поэтому необходимы мероприятия направленные на охрану окружающей среды. Важны мероприятия, направленные на улучшение структуры почвы, предупреждение эрозии, применение рациональной агротехники. В защите нуждаются отдельные виды животных и растений и целые экосистемы. Возникшее в результате длительной эволюции разнообразие живых организмов составляет одно из главнейших условий устойчивости биосферы во времени. Объединение экосистем путем сокращения численности особей или уменьшения числа видов нарушает их устойчивость и вызывает падение биогеохимической активности.

В 1948 г. был создан Международный союз охраны природы и природных ресурсов, который издает "красную книгу" редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений и животных. Наиболее ценные природные экосистемы вошли в состав заповедников, национальных парков, заказников и охраняются государствами, на территории которых находятся.

Для предупреждения постепенного отравления биосферы необходимо вести борьбу против всех видов загрязнения. Необходимо осознание экологических

последствий, которые ожидают людей в будущем, если не будет изменен стиль жизни и уровень экологического мышления, если не будет реализован закон "самоконтроля и саморегуляции". Для решения стоящих перед человечеством проблем необходимы объединения усилий всего человечества.

7.11. АНТРОПОГЕННЫЕ НАРУШЕНИЯ В ПРИРОДНОЙ СРЕДЕ И ОХРАНА ЗДОРОВЬЯ ЧЕЛОВЕКА

Проблемы исследования и обеспечения охраны здоровья человека и его популяций с учетом социального и биологического окружения должны решаться вместе с пресечением антропогенной агрессии на природу. Регрессивные изменения в природе, вызванные хозяйственной деятельностью всего человечества, ставят его на грань катастрофы. За вред, нанесенный природе — уничтожение лесов, "легких планеты", на огромных площадях, нарушение гидрорежима, загрязнение атмосферы, гидросферы, почвы ядовитыми выбросами предприятий и транспорта, накопление бытовых и промышленных отходов, разрушение озонового слоя и многое другое -человечество расплачивается своим здоровьем. Из окружающей среды токсические элементы и их соединения мигрируют в различные экосистемы и по пищевым цепям, достигая больших концентраций в растениях и животных разного уровня питания, попадают с пищей в организм человека (рис. 437).

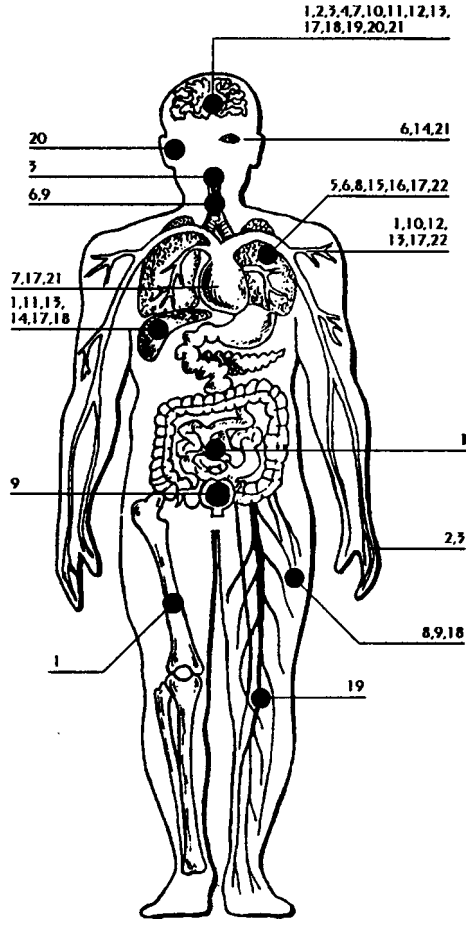


Рис. 437. **Основные профессиональные вредности и главные точки их приложения. *1* - свинец, *2* - тетраэтилсвинец, *3* - ртуть, *4* - марганец, *5* - бериллий, *6* - хлор, *7* - сероуглерод, *8* - хром, никель и другие аллергены, *9* - хром, никель, бензидин, *10* - ароматические углеводороды, бензол и др., *11* - хлорированные углеводороды, *12* - окись углерода, *13* - анилин и др., *14* - ТНТ, *15* - кварц, силикаты, *16* - хлопок, лен, зерно, *17* - пластмассы и полимеры, *18* - нефтепродукты, *19* - вибрация, *20* - шум, *21* - электромагнитное поле, *22* - ионизирующее излучение, *23* - перетруживание.**

Проникновение вредных веществ в тело человека может осуществляться непосредственно из воды и воздуха.

Пресная вода необходима для питья, приготовления пищи, санитарно-гигиенических целей, сельского хозяйства, промышленности и многих других видов деятельности человека и нормальной жизнедеятельности многих других обитателей планеты. Во многих регионах катастрофически не хватает чистой воды, но вместе с этим идет загрязнение ее источников. По данным ООН в развивающихся странах каждый третий житель страдает от недостатка питьевой воды; примерно 80% всех болезней и одна треть смертельных случаев вызвана потреблением загрязненной воды.

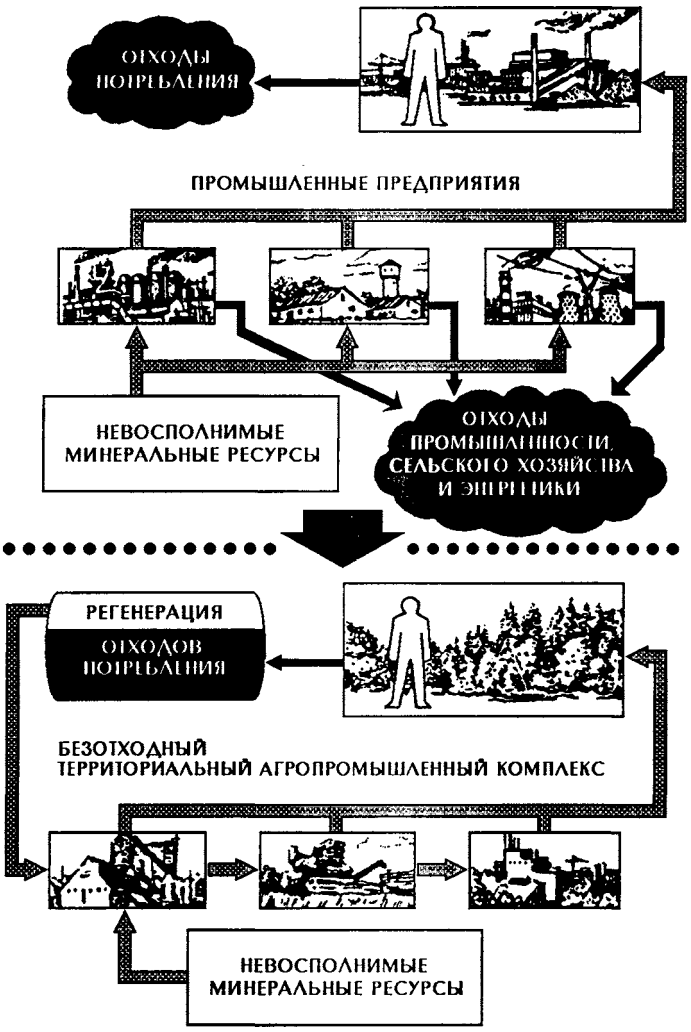


Рис. 438. **Схема перехода промышленного производства на замкнутые циклы, минимизирующие вредные для живой природы влияния.**

В экологическом словаре (Конкорд Лдт. - экопром, Москва, 1993) приведен краткий перечень городов России с устойчивым уровнем десятикратного загрязнения территории по сравнению с фоновым. Таких городов в "кратком перечне" оказалось 349. Москва упомянута в списке городов с максимальным уровнем загрязнения атмосферы. В московском воздухе постоянны и обильны пыль, двуокись азота, окись азота, фенол, формальдегид, аммиак. Если к этому прибавить обилие выхлопных газов, канализационные стоки с их "утечками", "гору" отходов (Москва ежегодно производит 8 млн. тонн бытовых и приблизительно 40 млн. тонн промышленных отходов) можно представить как опасна среда, созданная самим человеком, в которой ему приходиться жить.

Ежегодно в мире 5,2 млн. человек, включая 4 млн. детей, умирают от заболеваний, вызванных неправильным удалением сточных вод и твердых отходов. Городские отходы загрязняют воздух, землю и воду на больших площадях. Ожидается увеличение объема разнообразных отходов к 2025 г. в 4-5 раз. Очевидна необходимость разработки рациональной программы и ее реализации по удалению загрязнителей среды. Наиболее эффективный способ решения проблемы заключается в предотвращении образования отходов путем налаживания безотходного производства (рис. 438).

Из экологически опасной среды в организм людей с продуктами питания поступают пестициды, радионуклиды, нитраты, соли тяжелых металлов и др. В Российской Федерации подлежат контролю 14 вредоносных химических элементов на содержание их в продуктах питания. Это - фтор, никель, сурьма, йод, хром, алюминий, ртуть, кадмий, свинец, мышьяк, стронций, медь, цинк, железо. Шесть последних тяжелых металлов, указанных в списке, включены в число контролируемых при международной торговле пищевыми продуктами. Наиболее высокой токсичностью обладают ртуть, кадмий, свинец.

Источниками загрязнения среды ртутью являются производства по изготовлению каустической соды, электротехническая и целлюлозная промышленности, автомобильный транспорт и т.д. При проведении горных работ, бурении, промышленных взрывов усиливается диффузия ртути их подпочвенных пород. Ежегодно в мире в результате хозяйственных мероприятий в природную среду в виде паров и аэрозолей ее выбрасывается до 60-80 тыс. тонн.

Органические соединения ртути в значительных количествах способны накапливаться в теле обитателей водоемов, а оттуда попадать на стол человека. Концентрация этого опасного вещества в организме рыбы в сотни раз может превышать таковую в том же водоеме, где рыба обитала. Накопление соединений ртути в теле устриц возможно в еще больших количествах. У людей, заболевших в результате отравления ртутью (а также возможно при употреблении зараженной ртутью рыбы, зерна, обработанного для лучшего сохранения веществами, содержащими ртуть) поражается нервная система, ухудшается зрение, слух, отмечаются речевые и двигательные нарушения. Нарастание тяжести этих

поражений может завершиться смертью. Дети, рожденные от матерей, перенесших подобное заболевание, имели врожденные уродства, или внешне выглядели нормальными, но со временем у них наступало расстройство нервной системы разной степени, вплоть до смертельного исхода. Вскрытие показало накопление в головном мозге ртути в количестве, во много раз превышающем допустимые нормы. Недельная доза ртути, попадающей в организм с пищей, не должна превышать 0,3 мг (предельно допустимые концентрации ртути - мг/кг -в муке и крупе - 0,001, в мясе - 0,03, молоке и молочных продуктах - 0,005).

Другой токсичный элемент - кадмий, попадает в организм человека с пищей и водой. Среда загрязнения отходами предприятий, производящих и использующих специальные сплавы, включающие этот металл, а также при разработке и добыче цинковых руд, при использовании фосфорных удобрений и пестицидов. Главный загрязнитель среды - цветная металлургия, поставляющая до 73% кадмия, от общего его количества, поступившего в природную среду в качестве загрязнителя. Содержание его в продуктах растительного происхождения колеблется от 5 до 95 (160) мг/кг. Последние из указанных цифр получены при анализе некоторых зерновых. Наибольшее его количество обнаружено в грибах - от 100 до 5000 мг/кг. Предельно допустимые концентрации в мг/кг в молоке и молочных продуктах 0,01, в зерне для детского и диетического питания — 0,02. Смертельная доза кадмия для человека составляет около 150 мг/кг веса. Отравление кадмием вызывает у людей тяжелое заболевание с возможным летальным исходом. Это имело место, например, в Японии, где в пищу употребляли рис, выращенный на полях, орошаемых стоками от предприятия, выбрасывающего кадмий с отходами.

Загрязнение окружающей среды мышьяком происходит в результате выбросов предприятиями, перерабатывающими руды цветных металлов и серный колчедан, при сжигании топлива и др. (предельно допустимые его концентрации мг/кг: в рыбе - 1,0, фруктах, овощах - 0,2).

Свинец, как и мышьяк, поступает в атмосферу от предприятий цветной металлургии, при сжигании нефтепродуктов, с выхлопными газами. Из атмосферы он проникает в водоемы и почву. В придорожных растениях количество свинца, поступившего от транспорта, может быть в 100 раз больше, чем у растущих в этом же районе, но в удалении от дороги.

При кормлении такой травой домашнего скота отравленными оказываются и мясо и молоко. Очевиден вред, который наносит себе человек, используя придорожную территорию под огороды (предельно допустимые концентрации свинца в мг/кг: в мясе и птице -0,5, рыбе - 1,0, молоке и молочных продуктах - 0,05, фруктах и овощах - 0,4-0,5, зерне и муке для детского и диетического питания - 0,2).

Большую опасность для человека представляют элементы и их соединения, обладающие повышенными мутагенными качествами, обусловливающими появление наследственных патологий. Мутагенноактивными являются многие пестициды, свинец, окись азота, радиоактивные вещества и другие соединения,

выбрасываемые в воздух, но потом мигрирующие и в другие сферы Земли. Опасность веществ этого класса для здоровья людей заключается в том, что под их воздействием болезнетворные организмы - вирусы, грибы, бактерии - могут давать формы с повышенными патогенными свойствами, к которым у человека нет иммунитета. В среднем 10% детей рождается с разными отклонениями от нормы. В районах экологически наиболее неблагоприятных эта цифра может быть больше. Неполноценность детей нередко выражается в нарушении психики. В 1990 г. в наших школах обучалось около 800 тыс. детей с ослабленными умственными способностями.

Не меньшую опасность для здоровья представляют канцерогены, вызывающие злокачественные новообразования. Среди них кадмий, свинец, мышьяк, бенз(а)пирен и др. Последний содержится в выхлопных газах, в сточных водах различного происхождения - коммунально-бытовых, текстильных, коксохимических. Бенз(а)пирен является опасным мутагеном. Он приведен в перечне основных загрязнителей атмосферы. Большую опасность для здоровья человека представляют радиоактивные вещества. По данным ООН ежегодно при производстве только ядерной энергии образуется около 200 000 $м^3$ отходов с низкой и промежуточной активностью и 10000 $м^3$ высокоактивных отходов и отработанного ядерного топлива. Радиоактивные вещества даже при малой концентрации в окружающей среде могут в достаточных количествах накапливаться в теле некоторых организмов и по пищевой цепочке попадать в организм человека. Например, концентрация циркония, тория, рутения и др. в морской воде небольшая, а в теле низших растений она возрастает в сотни, а то и в тысячи раз. Планктонные диатомовые водоросли, служащие пищей для животных, обитающих в море, накапливают в своем теле радиоактивные вещества.

Приведенные немногочисленные примеры говорят о тесной связи между качеством среды и здоровьем человека.

Здоровье человека определяется воздействием на него природно—климатических, производственных, бытовых факторов, а также от складывающихся взаимоотношений между отдельными людьми, личностью и коллективом. Сложность социальной адаптации возрастает в период стремительных перемен в обществе, затрагивающих важные стороны жизни. Отдельные люди или целые группы оказываются неспособными адекватно реагировать на происходящие изменения. Здоровье определяется и генетической отягощенностью.

В документах ООН, посвященных защите и улучшению здоровья людей, подчеркивается, что наряду с загрязнениями окружающей среды большую роль играют бытовые условия, включая безопасную пищу и воду. Скученность населения, плохое жилище способствуют распространению туберкулеза (борьба с которым при новых формах, не поддающихся лекарственному лечению, весьма затруднена), менингита, респираторных и других заболеваний. Согласно прогнозам к 2000 г. от 30 до 40 млн. человек будут поражены вирусом СПИДа, что вызовет эпидемию,

затрагивающую все страны.

Решение проблемы, связанной со здоровьем населения и каждого отдельного человека, - это важная социальная функция государства. "Каждая страна должна иметь план действий в области здравоохранения, охватывающий национальную государственную систему здравоохранения". Правительствам всех стран "надлежит обеспечить... центры охраны здоровья" (из Программы действий .... ООН, 1992). В решении проблемы должны принимать участие представители разных наук и научных направлений. Предъявляются требования к повышению качества подготовки кадров в области медицины, медицинской биологии и экологии. Важное значение приобретает широкая информация о банке данных, полученных при комплексном решении медико-биологических и экологических проблем, доведение этой информации до врачей. Необходимо шире развернуть наглядную агитацию среди всех групп о необходимости улучшения экологической обстановки. Важно сочетать природоохранную работу с повышением требований со стороны санинспекции к службам, ответственным за решение проблемы по оздоровлению среды обитания. Для этого необходимо развитие безотходных технологий, совершенствование очистительных сооружений, разработки рациональных приемов в природопользовании.

Здоровый образ жизни не может быть достигнут без повышения благосостояния всех жителей Земли, без ликвидации разрыва в уровне жизни между бедными и богатыми. По данным ООН на 20% богатых жителей планеты приходится 82,7% от общемировых доходов при исчислении состояния в долларах. Среди них (по данным на 1992 г.) — 157 миллиардеров, почти 2 млн. миллионеров. На 20% беднейших приходится всего лишь 1,4% доходов. Неравномерно распределены "блага" и среди оставшейся группы населения (60%), на которую приходится 15,9% от общего дохода. В мире сохраняется тенденция к возрастанию разрыва между богатыми и беднейшими. Преодоление бедности - одна из приоритетных задач общества, обязанность всех стран.

7.12. БИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ЗАЩИТЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Биологические методы борьбы с вредителями сельского хозяйства и защиты окружающей среды от загрязнения приобретают все большее значение в практической деятельности человека.

7.12.1. РАСТЕНИЯ И ИХ РОЛЬ В ЗАЩИТЕ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ

Зеленые растения — это основа существования биосферы. Через них устанавливается связь с Солнцем, источником энергии для жизни подавляющего большинства обитателей планеты. Растения создают органическое вещество, являясь первоисточником в пищевой цепи, поставляют в атмосферу молекулярный кислород, необходимый для дыхания и поддержания целостности озонового слоя, защищающего организмы от губительного действия космического излучения.

Растительность оказывает положительное влияние на микроклимат, гидрорежим, обогащает почву перегноем и защищает от эрозии. Растения участвуют в круговороте веществ, продуцируют биологически активные вещества — фитонциды (от греч. "фитон" - растение, "цидо" - убиваю), очищающие воздух от болезнетворных микроорганизмов, убивая их иди подавляя рост и развитие; на их листьях задерживается много пыли. Растения и растительность в целом, будучи источником эстетического наслаждения, оказывают благотворное влияние на психику человека. Растительные сообщества - местообитание для представителей других царств живой природы.

Растение -- это обязательный компонент в пищевом рационе человека, источник получения углеводов, растительных жиров, белков, витаминов, минеральных солей, органических кислот, а также корм для животных, сырье для текстильной, фармакологической, парфюмерной и других видов промышленности.

В последнее время все больше внимания уделяют растениям как индикаторам и очистителям внешней среды. Их роль в этих процессах нельзя переоценить, хотя сами они в условиях повышенной загрязненности также испытывают большое напряжение и нередко гибнут. Первостепенная задача заключается в выявлении растений, способных "распознать" негативные сдвиги в окружающей среде и "предупредить" человека об опасности. Иногда, самые точные приборы не могут зафиксировать те или иные ядовитые вещества при относительно небольшой их концентрации. Но известно, что при включении загрязнителей в цепочку питания, они могут достигнуть больших концентраций на конечном пути и стать источником поражения человека.

Растения могут быть использованы в качестве индикаторов состояния среды. Чрезвычайно чувствительны к загрязнению атмосферы сернистым газом лишайники, хвойные породы, особенно ель. Гладиолусы, напротив, проявляют к этому газу устойчивость, но отрицательно реагируют на повышение содержания фтора; при наличии его в атмосфере у них начинают отмирать верхние листья. При слабой концентрации в воздухе хлористого водорода поражаются листья у люцерны, редиса. Загрязнение среды медью вызывает изменение окраски лепестков на голубую или даже черную у мака и розы; под влиянием избытка цинка цветки мака могут стать махровыми.

Во внешней среде нередко присутствуют разнообразные токсические вещества, одновременное воздействие которых на организм оказывается более губительным, чем каждого из них отдельно при той же концентрации. Этот синергизм может быть не зарегистрирован физико-химическими методами изучения загрязненности природной среды, но негативно влияет на организмы, в том числе на растения, по реакции которых на данное воздействие можно более точно судить об экологической обстановке.

Растения очищают атмосферу, воду, почву, поглощая вредные вещества и накапливая их в своем теле. Разные виды аккумулируют различные вещества с

неодинаковой скоростью и проявляют к ним разную устойчивость. Это необходимо учитывать при создании санитарно—защитных зон и подбирать растения более соответствующие сложившейся обстановке. Близ промышленных предприятий, выбрасывающих в атмосферу хлористый водород, рекомендуют высаживать ясень обыкновенный, тополь серебристый, осину, тую восточную и другие виды, способные накапливать хлор, проявляя повышенную устойчивость к нему. Тополь бальзамический, дерен белый устойчивы по отношению к сернистому газу и способны поглощать его в больших количествах. Их разведение в районах возможного присутствия этого газа в атмосфере весьма желательно. Тополь — быстрорастущая порода, под ним можно разместить теневыносливый дерен. Каштан конский, тополь черный, липа мелколистная поглощают свинец. Высокой фенолаккумулирующей способностью обладают бузина красная и сирень обыкновенная. Брусника и дуб накапливают реактивные вещества, находясь на большом расстоянии от места их локализации.

Возрастает ценность растений, способных уменьшить или полностью нейтрализовать большие количества поглощенных ими ядовитых веществ. В листьях растений снижается токсичность двуокиси серы благодаря преобразованию ее в сульфаты. Поглощенные растениями из воды и воздуха фенол, бензол, толуол, ксилол подвергаются детоксикации в злаковых травах. Целый ряд мутагенов инактивирует лопух.

"Охранные" свойства растений человек широко использует и для других целей. Красная бузина, зеленчук желтый помогают избавиться от крыс и мышей. Грызуны не переносят и запах чернокорня лекарственного. Посаженный в саду, он защищает от них плодовые деревья. Бузину рекомендуют высаживать около кладовых и амбаров с зерном. Горчица предохраняет горох от гороховой плодожорки, лилейник - луковичные от многоножек; кориандр отпугивает вредителей плодовых деревьев, календула помогает бороться с вредными нематодами. Лук и чеснок "не по вкусу" долгоносику, клещам, проволочнику и другим вредителям. Почковый клещ не поражает смородину, если между кустами выращивать лук и оставить его на зиму. Отваром чистотела рекомендуется 2—3 раза обрабатывать плодово-ягодные культуры, защищая их от вредителей. Уязвимы к нему личинки крыжовникового пилильщика, гусеницы яблоневой плодожорки. Настой из свежих листьев чистотела большого применяют для опрыскивания комнатных растений, пораженных тлей и щитовкой.

Использование растений и приготовленных из них препаратов, может частично заменить ядохимикаты, которые применяет человек в борьбе с вредителями.

Растения используют в качестве тестов для проверки содержания в окружающей среде тех или иных загрязнителей. Результаты анализа диатомовых водорослей, накапливающих в своем теле радиоактивные вещества в большом количестве (до 2 тыс. раз), чем в окружающей среде, могут свидетельствовать о

чистоте или степени загрязненности исследуемой акватории моря, океана. Высшие растения также способны накапливать радиоактивные вещества в больших количествах при "благоприятном" фоновом показателе (дуб, брусника).

7.12.2. РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ В ОБЕЗВРЕЖИВАНИИ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Для оценки окружающей среды можно использовать микроорганизмы. Например, некоторые светящиеся бактерии утрачивают способность светиться в присутствии ряда токсических веществ. Изобретены специальные приборы с бактериями, которые можно применять для определения опасных концентраций анестезирующих веществ в операционных и других местах с целью обнаружения утечки ядовитых веществ. Почвенным бактериям принадлежит важная роль в связывании CO, в удалении из природной среды этилена.

Есть бактерии, усваивающие метан и разлагающие его до углекислого газа и воды. Учеными разрабатываются методы для использования этих бактерий в угледобывающих шахтах (где на каждую тонну добытого угля высвобождается более 100 $м^3$ метана) с целью улучшения труда шахтеров и обеспечения его безопасности.

Бактериям, другим микроорганизмам, и водным растениям отводится большая роль в очищении воды (биологическое самоочищение). Наиболее активными очистителями являются бактерии. Они используют загрязняющие вещества органического происхождения как источник питания и энергии для своей жизнедеятельности. Если вредные примеси присутствуют в воде в больших концентрациях, то неизбежна гибель обитателей водной среды. Очевиден вред, наносимый природным экосистемам, промышленным и сельскохозяйственным предприятиям, при сбрасывании стоков с вредными и чрезвычайно ядовитыми веществами.

В очистке промышленных и бытовых стоков участвуют бактерии, окисляющие фенолы. В водах, загрязненных нефтью, обнаруживаются микроорганизмы, в том числе бактерии, окисляющие керосин, парафин, нафталин. Велика роль бактерий, разлагающих бенз(а)пирены и, таким образом, обеззараживающих почвенную и водную среды.

7.13. ПРОБЛЕМЫ ОХРАНЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ВЫЖИВАНИЕ ЧЕЛОВЕКА

На конференции ООН по окружающей среде и развитию (Рио-де-Жанейро, 1992), в работе которой участвовали представители 179 государств и многочисленных общественных организаций, выработана программа всемирного сотрудничества по пресечению нарушений в биосфере со стороны человека и созданию "высокого качества окружающей среды и здоровой экономики для всех народов мира". В повестке дня на XXI век, в других документах конференции,

встречах на высоком уровне "Планета Земля", в частности, отмечено:

1. Здоровье людей зависит от здоровья окружающей среды.

2. Борьба с бедностью - общая обязанность всех стран.

3. Демографические программы должны быть частью более широкой политики.

4. Стратегии развития должны предусмотреть решение комплекса проблем роста населения, здоровья экологических систем, технологий, доступа к ресурсам.

5. Наша цель — использовать землю таким образом, чтобы получать от этого на устойчивой основе наибольшую пользу.

6. Правительствам следует разработать программы национальных действий для устойчивого развития лесного хозяйства.

7. Засуха и опустынивание земель являются также причинами бедности и голода.

8. Судьба горных экосистем влияет на жизнь половины населения земного шара.

9. Продуктивность крупных районов, производящих продовольствие, падает.

10. Биологические ресурсы кормят и одевают нас, обеспечивают жильем, лекарствами и духовной пищей.

11. Около 70% загрязнения морской среды связано с наземными источниками.

12. Все возрастающее количество опасных отходов оказывает отрицательное воздействие на состояние здоровья населения и на окружающую среду.

13. Развитым странам следует оказывать содействие передаче экологически безопасных технологий развивающимся странам.

14. В национальные планы мероприятий по охране окружающей среды следует включать запланированные показатели сокращения опасных отходов.

15. Местные органы власти играют важную роль в достижении устойчивого развития.

16. Ученые - технические специалисты несут особую ответственность за исследования биосферы и помощь в ее защите.

17. Глобальная окружающая среда изменяется в настоящее время намного быстрее, чем когда-либо в предыдущие столетия. В следующем столетии могут произойти значительные экологические изменения и неожиданные события.

18. Необходимо обеспечить просвещение по вопросам развития и сохранения окружающей среды для людей всех возрастов.

19. Важно, чтобы все страны приняли участие в разработке международных договоров по обеспечению устойчивого развития.

20. Всем странам следует принимать участие в "озеленении мира".

21. Ввести в действие эффективное законодательство по вопросам окружающей среды для сокращения выбросов парниковых газов.

"Путь к встрече на высшем уровне по проблемам планеты Земля - одно из высших достижений в истории Организации Объединенных Наций и мирового

сообщества" (Рио-де-Жанейро, 1992). Повестка дня на XXI век отражает всемирное согласие и политические обязательства по обеспечению устойчивого развития, безопасного и справедливого будущего для всего человечества.