

Д. ТЕЙЛОР
Н. ГРИН
У. СТАУТ

БИОЛОГИЯ

в 3-х томах

1

БИОЛОГИЯ

BIOLOGICAL SCIENCE 1&2

D. J. Taylor B. Sc., Ph. D., C. Biol., F. I. Biol.
Director of Continuing Education
Strode's Sixth Form College, Egham

N. P. O. Green B. Sc., C. Biol., M. I. Biol.
Headmaster
St George's College, Buenos Aires, Argentina

G. W. Stout B. Sc., M. A., M. Ed., C. Biol., F. I. Biol.
Headmaster
International School of South Africa,
Mafikeng, South Africa

Editor

R. Soper B. Sc., C. Biol., F. I. Biol.
Formerly Vice-Principal and Head of Science
Collyers Sixth Form College, Horsham



CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS

Оглавление

Предисловие к третьему изданию	5	2.7.6. Адаптации растений к жизни на суше	70
Благодарности	6	2.7.7. Краткое перечисление адаптаций семенных растений к жизни на суше	73
Глава 1. Введение в биологию	9	2.8. Царство Animalia (животные)	73
Глава 2. Разнообразие жизни на Земле	12	2.8.1. Эволюционные тенденции	73
2.1. Классификация	12	2.8.2. Тип Cnidaria	75
2.1.1. Для чего она нужна?	12	2.8.3. Тип Platyhelminthes (плоские черви)	79
2.1.2. Таксономия	12	2.8.4. Тип Nematoda (нематоды, или круглые черви)	84
2.1.3. Таксономическая иерархия	13	2.8.5. Тип Annelida (аннелиды, или кольчатые черви)	85
2.1.4. Виды	14	2.8.6. Тип Arthropoda (членистоногие)	91
2.1.5. Искусственная и естественная классификации	15	2.8.7. Тип Mollusca (моллюски)	97
2.1.6. Определение организмов и ключи	16	2.8.8. Тип Echinodermata (иглокожие)	98
2.2. Пять царств	17	2.8.9. Тип Chordata (хордовые)	99
2.3. Прокариоты	19	Глава 3. Химические компоненты живого	105
2.3.1. Строение бактерий	21	3.1. Введение в биохимию	105
2.3.2. Форма клеток	26	3.1.1. Элементы, содержащиеся в живых организмах	105
2.3.3. Размножение	27	3.1.2. Биологические молекулы	108
2.3.4. Питание	29	3.1.3. Макромолекулы	111
2.3.5. Рост популяции бактерий	31	3.2. Углеводы	112
2.4. Вирусы	33	3.2.1. Моносахариды	113
2.4.1. Открытие	33	3.2.2. Дисахариды	115
2.4.2. Свойства вирусов	33	3.2.3. Полисахариды	117
2.4.3. Жизненный цикл бактериофага ..	36	3.2.4. Вещества, близкие к полисахаридам	120
2.4.4. Вирусы как возбудители болезней ..	38	3.3. Липиды	121
2.4.5. Строение и жизненный цикл ретровируса на примере ВИЧ ..	38	3.3.1. Компоненты липидов	121
2.5. Царство грибов	39	3.3.2. Образование липидов	122
2.5.1. Систематика и основные признаки грибов	40	3.3.3. Свойства и функции триглицеридов	122
2.5.2. Строение	41	3.3.4. Фосфолипиды	124
2.5.3. Питание	45	3.3.5. Гликолипиды	124
2.6. Царство Protoctista	46	3.4. Аминокислоты	124
2.6.1. Систематика и свойства протоктистов	46	3.4.1. Строение и классификация аминокислот	126
2.6.2. Отдел Oomycota	47	3.4.2. Амфотерность аминокислот	126
2.6.3. Водоросли	50	3.4.3. Связи, встречающиеся в молекулах белков	127
2.6.4. Отдел Chlorophyta (зеленые водоросли)	51	3.5. Белки	129
2.6.5. Отдел Phaeophyta (бурые водоросли) ..	51	3.5.1. Размеры белковых молекул	129
2.6.6. Простейшие	53	3.5.2. Классификация белков	130
2.6.7. Отдел Ciliophora (ресничные) ..	53	3.5.3. Структура белков	132
2.6.8. Отдел Apicomplexa	55	3.5.4. Денатурация и ренатурация белков ..	139
2.7. Царство растений	55	3.6. ДНК и РНК – нуклеиновые кислоты ..	139
2.7.1. Отдел Vryophyta (печеночники и мхи)	55	3.6.1. Строение нуклеотидов	140
2.7.2. Отдел Filicinophyta (папоротниковидные)	59	3.6.2. Образование динуклеотидов и полинуклеотидов	141
2.7.3. Семенные растения	60	3.6.3. Структура ДНК	142
2.7.4. Отдел Coniferophyta (хвойные) ..	63	3.6.4. Структура РНК	146
2.7.5. Отдел Angiospermophyta (покрытосеменные, или цветковые растения)	65	3.7. Определение биомолекул	146

Глава 4. Ферменты	152	5.10.3. Эндоплазматический ретикулум (ЭР)	194
4.1. Свойства ферментов	153	5.10.4. Рибосомы	195
4.1.1. Энергия активации	153	5.10.5. Аппарат Гольджи	196
4.1.2. Механизм действия ферментов ..	154	5.10.6. Лизосомы	199
4.2. Скорость ферментативных реакций ..	157	5.10.7. Микротрубочки	202
4.3. Факторы, влияющие на скорость ферментативных реакций	157	5.10.8. Микроворсинки	204
4.3.1. Концентрация фермента	157	5.10.9. Митохондрии	204
4.3.2. Концентрация субстрата	157	5.10.10. Клеточные стенки	204
4.3.3. Температура	158	5.10.11. Плазмодесмы	206
4.3.4. pH	159	5.10.12. Вакуоли	206
4.3.5. Лабораторные работы	160	5.10.13. Хлоропласты	207
4.4. Ингибирование ферментов	162	5.11. Использование ручной лупы и микроскопа	207
4.4.1. Конкурентное ингибирование ..	162	5.11.1. Ручная лупа	207
4.4.2. Неконкурентное обратимое ингибирование	163	5.11.2. Световой микроскоп	208
4.4.3. Неконкурентное необратимое ингибирование	163	5.12. Микроскопические методы	212
4.4.4. Аллостерические ферменты	164	5.12.1. Подготовка материала для работы с микроскопом	212
4.5. Кофакторы ферментов	165	5.12.2. Постоянные препараты	213
4.5.1. Неорганические ионы (активаторы ферментов)	165	5.12.3. Временные препараты	215
4.5.2. Простетические группы (например, ФАД, гем)	165	5.13. Рисунки в биологии	216
4.5.3. Коферменты (например, НАД, НАДФ, ацетилкофермент А, АТФ)	166	Глава 6. Гистология	218
Глава 5. Клетки	168	6.1. Простые растительные ткани (ткани, состоящие из клеток одного типа) ..	221
5.1. Концепция клеточного строения	168	6.1.1. Паренхима	221
5.1.1. Почему именно клетки?	168	6.1.2. Колленхима	225
5.2. Клетки в световом микроскопе	168	6.1.3. Склеренхима	227
5.3. Прокариоты и эукариоты	171	6.2. Растительные ткани, состоящие из клеток нескольких типов	230
5.4. Компартменты клеток и разделение труда	171	6.2.1. Ксилема	230
5.5. Единицы измерения	171	6.2.2. Флоэма	235
5.6. Электронная микроскопия	172	6.3. Эпителиальная ткань животных	237
5.6.1. Электронный микроскоп	172	6.3.1. Простые эпителии	238
5.6.2. Разрешающая способность и увеличение	173	6.3.2. Сложные эпителии	241
5.6.3. Принцип действия и ограничения электронного микроскопа	174	6.3.3. Железистый эпителий	242
5.6.4. Сканирующий электронный микроскоп	175	6.4. Соединительная ткань животных	242
5.7. Фракционирование клеток	176	6.4.1. Ареолярная, волокнистая соединительная и жировая ткани	243
5.8. Ультраструктура животных и растительных клеток	176	6.4.2. Скелетные ткани	243
5.9. Клеточные мембраны	182	6.5. Мышечная ткань	247
5.9.1. Мембраны обладают избирательной проницаемостью	182	6.6. Нервная ткань	247
5.9.2. Мембраны содержат белки и липиды	182	6.6.1. Нейроны	248
5.9.3. Фосфолипиды	182	6.6.2. Нервы	251
5.9.4. Белки	183	Глава 7. Автотрофное питание	253
5.9.5. Гликолипиды и холестерол	184	7.1. Почему живые организмы нуждаются в энергии?	253
5.9.6. Жидкостно-мозаичная модель мембраны	184	7.2. Классификация организмов в соответствии с источниками энергии и углерода	253
5.9.7. Функции мембран	185	7.3. Значение фотосинтеза	254
5.9.8. Транспорт через плазматическую мембрану	186	7.4. Строение листа	255
5.10. Клеточные структуры	192	7.4.1. Хлоропласты	257
5.10.1. Ядро	192	7.5. Пигменты фотосинтеза	260
5.10.2. Цитоплазма	194	7.5.1. Хлорофиллы	260
		7.5.2. Каротиноиды	261
		7.5.3. Спектры поглощения и спектры действия	261
		7.5.4. Возбуждение хлорофилла светом ..	261
		7.5.5. Фотосистемы	263

7.6. Биохимия фотосинтеза	263	8.4.3. Панкреатический сок и желчь	321
7.6.1. Источник кислорода	263	8.5. Судьба всосавшихся питательных веществ	321
7.6.2. Световые реакции	264	8.6. Травоядные	322
7.6.3. Темновые реакции	267	8.6.1. Зубы	322
7.6.4. Краткое изложение процесса фотосинтеза	269	8.6.2. Переваривание целлюлозы у жвачных	322
7.7. Метаболизм фосфоглицерата и триозофосфата	270	8.7. Питание человека	323
7.8. Факторы, влияющие на фотосинтез	272	8.7.1. Питание, питательные вещества, пища и диета	323
7.8.1. Лимитирующие факторы	272	8.7.2. Сбалансированная диета	323
7.8.2. Графики интенсивности фотосинтеза	273	8.7.3. Вода	323
7.9. С ₄ -фотосинтез	275	8.7.4. Пищевые волокна	324
7.9.1. Путь Хэтча—Слэка	276	8.7.5. Энергия	324
7.9.2. Итоговый результат С ₄ -пути	277	8.7.6. Углеводы	324
7.9.3. Повторная фиксация диоксида углерода в клетках обкладки проводящего пучка	277	8.7.7. Липиды (жиры и масла)	324
7.9.4. Хлоропласты клеток мезофилла и клеток обкладки проводящего пучка	277	8.7.8. Белки	325
7.9.5. Значение С ₄ -пути	278	8.7.9. Витамины	326
7.10. Минеральное питание растений и животных	278	8.7.10. Минеральные вещества	329
7.10.1. Дефицит минеральных веществ	282	8.7.11. Молоко	330
7.10.2. Особые способы получения незаменимых элементов	284	8.8. Рекомендуемые нормы потребления питательных веществ и их стандартные значения	331
7.11. Лабораторные работы	285	8.8.1. Стандартные нормы питания (СНП)	331
7.11.1. Измерение интенсивности фотосинтеза	289	8.8.2. Использование СНП	334
7.12. Точки компенсации	290	8.8.3. Влияние роста, пола и активности на СНП	335
Глава 8. Гетеротрофное питание	293	8.9. Неправильное питание	336
8.1. Типы гетеротрофного питания	294	8.9.1. Нервная анорексия	336
8.1.1. Голозойное питание	294	8.9.2. Ожирение	337
8.1.2. Сапротрофное питание	294	8.9.3. Голод и общее недоедание	338
8.1.3. Симбиоз: мутуализм, паразитизм и комменсализм	295	8.9.4. Белковая недостаточность: квашиоркор и маразм	338
8.2. Механизмы питания у животных	299	Глава 9. Использование энергии	341
8.2.1. Фильтрация	299	9.1. Что такое дыхание	342
8.2.2. Питание с помощью щупалец	299	9.2. АТФ	342
8.2.3. Питание детритом	301	9.2.1. Структура АТФ	342
8.2.4. Кусаящие и жующие ротовые части	301	9.2.2. Значение АТФ	342
8.2.5. Питание жидкой пищей	303	9.3. Клеточное дыхание	344
8.3. Пищеварительный канал человека	304	9.3.1. Дыхательные субстраты	344
8.3.1. Обобщенное строение пищеварительного тракта человека	306	9.3.2. Некоторые ключевые реакции	344
8.3.2. Зубной аппарат человека	307	9.3.3. Общее представление о клеточном дыхании	345
8.3.3. Ротовая полость	310	9.3.4. Гликолиз	345
8.3.4. Пищевод	311	9.3.5. Аэробное дыхание	346
8.3.5. Перистальтика	311	9.3.6. Анаэробное дыхание	350
8.3.6. Желудок	312	9.3.7. Эффективность превращения энергии при аэробном и анаэробном дыхании	351
8.3.7. Тонкий кишечник	313	9.3.8. Кислородная задолженность и непосредственный эффект от мышечной нагрузки	352
8.3.8. Переваривание с помощью ферментов в тонком кишечнике	315	9.3.9. Использование процессов брожения в промышленных целях	354
8.3.9. Всасывание пищи в тонком кишечнике	318	9.3.10. Митохондрии	355
8.3.10. Толстый кишечник	318	9.4. Газообмен	358
8.4. Нервная и гормональная регуляция функций пищеварительных желез	320	9.4.1. Одноклеточный организм, например амeba	359
8.4.1. Слюна	320	9.4.2. Потребность в специализированных дыхательных структурах и пигментах	360
8.4.2. Желудочный сок	320	9.4.3. Кольчатые черви, например дождевой червь	361

9.4.4.	Насекомые, например саранча . . .	361	10.4.1.	Круговорот азота	398
9.4.5.	Костные рыбы, например сельди . . .	363	10.4.2.	Круговорот углерода	400
9.5.	Газообмен у млекопитающих	365	10.4.3.	Круговорот воды (гидрологический цикл)	401
9.5.1.	Строение дыхательной системы . . .	365	10.5.	Факторы, влияющие на окружающую среду и местообитания	402
9.5.2.	Газообмен в альвеолах	369	10.5.1.	Абиотические факторы	402
9.5.3.	Плевральная полость	369	10.5.2.	Почва	407
9.5.4.	Механизм вентиляции (дыхания) . . .	370	10.5.3.	Биотические факторы	408
9.5.5.	Регуляция дыхания	371	10.6.	Экология сообществ (синэкология) . . .	408
9.5.6.	Объем легочного воздуха и емкость легких	373	10.6.1.	Первичная и вторичная сукцессия	408
9.5.7.	Измерение дыхания при помощи спирометра	374	10.6.2.	Ход сукцессии	410
9.5.8.	Основной обмен	375	10.6.3.	Применение сукцессионных закономерностей к рекультивации земель	412
9.5.9.	Дыхательный коэффициент (ДК)	375	10.6.4.	Зональность	412
9.6.	Газообмен у цветковых растений	377	10.7.	Популяционная экология	413
9.7.	Болезни органов дыхания	378	10.7.1.	Рождаемость и смертность	413
9.7.1.	Непосредственное влияние курения на легочную вентиляцию и газообмен	378	10.7.2.	Кривые выживания	413
9.7.2.	Бронхиальная астма	378	10.7.3.	Увеличение размеров (рост) популяции и кривые роста	415
9.7.3.	Эмфизема легких	379	10.7.4.	Внутривидовые факторы, влияющие на размеры популяции	416
9.7.4.	Бронхит	380	10.7.5.	Межвидовые взаимодействия, влияющие на размеры популяций	417
9.7.5.	Рак легких	380	10.8.	Влияние человека на экосистемы	419
9.7.6.	Влияние возраста на работу дыхательной системы	381	10.8.1.	Загрязнение воздуха	419
Глава 10. Организмы и окружающая среда	383	10.8.2.	Загрязнение воды	423	
10.1.	Подходы в экологии	384	10.8.3.	Разрушение наземных экосистем	428
10.2.	Экосистемы	385	10.8.4.	Пестициды и окружающая среда	431
10.2.1.	Определения и основные понятия	385	10.9.	Охрана окружающей среды	436
10.2.2.	Общая структура экосистем	385	10.9.1.	Для чего сохранять природу?	436
10.2.3.	Поток энергии и биогеохимические циклы	386	10.9.2.	Сохранение генетического разнообразия	437
10.3.	Экосистемы и поток энергии	387	10.9.3.	Практический пример сохранения вида: африканский слон	441
10.3.1.	Солнце как источник энергии	388	10.9.4.	Планы на будущее	443
10.3.2.	Перенос энергии: пищевые цепи и трофические уровни	388	10.9.5.	Устойчивая эксплуатация растительных и животных ресурсов	444
10.3.3.	Пищевые сети	390	10.9.6.	Реутилизация отходов	446
10.3.4.	Экологические пирамиды	392	10.9.7.	Организации по охране окружающей среды в Британии	448
10.3.5.	Эффективность переноса энергии: продуктивность	395			
10.4.	Биогеохимические циклы — круговороты воды и биогенных элементов	398			

Предисловие к третьему изданию

С о времени своего первого издания в Великобритании (1984 г.) книга *Biological Science* (в русском переводе «Биология») остается одним из самых полных и авторитетных учебных пособий для старшеклассников, абитуриентов и студентов. Основная цель подготовки ее третьего пересмотренного издания — дополнение текста новыми данными в рамках современных школьных программ.

В последние годы содержание и объем этих программ заметно изменились. Кроме «линейных» курсов, излагающих материал последовательно по мере его усложнения, широко распространились «модульные» схемы преподавания, делающие упор на отдельные темы; кроме того, в 1993 г. в Великобритании были введены новые, а в 1997 г. уточненные экзаменационные требования по биологии. Типичная современная программа включает определенный объем фундаментальных знаний и факультативную информацию по более специальным областям. Как правило, в последнем случае речь идет о социальных, этических и прикладных аспектах биологии, подчеркивающих ее возрастающую роль в современном мире.

Пересмотр материала при подготовке третьего издания книги был проведен на гораздо более глубоком уровне, чем перед выходом ее второй версии. В текст, схемы, фотографии и таблицы внесены многие как существенные, так и более тонкие изменения. Добавлен значительный объем новой информации и убраны сведения, уже не считающиеся актуальными. Кроме того, некоторый материал из приложений перенесен в соответствующие главы.

С учетом важности и популярности некоторых тем, особенно из числа факультативных, в книгу включены три совершенно новые главы. Они содержат подробные сведения по микробиологии и биотехнологии (гл. 12), сведения, касающиеся здоровья и болезней человека (гл. 15), а также сведения по прикладной генетике (гл. 25). Кроме того, гораздо полнее изложены вопросы, касающиеся питания (гл. 8) и

репродукции (гл. 21) человека. Обсуждаются, в частности, этические и социальные аспекты этих проблем. Расширена и экологическая тематика (гл. 10).

С учетом изменения учебных программ разнообразию форм живого посвящена только одна глава (гл. 2) вместо трех, причем подобраны более актуальные примеры. В нее включено новое вводное обсуждение вопросов систематики организмов и применения определительных таблиц. Другие главы по мере возможности приведены в соответствие с последними данными науки. В частности, физиологические темы по всей книге пересмотрены в свете как современных знаний, так и изменившихся учебных программ. Больше внимание уделено рассмотрению высших растений и человека, что отражает общие тенденции, наметившиеся в биологии.

Мы не только внесли в книгу перечисленные изменения, но и постарались сделать ее материал доступным для более широкого круга читателей. По мере возможности упрощено изложение, главным образом в плане терминологии. Особое внимание уделено вводной части каждой крупной темы. Некоторые разделы перепланированы и разбиты на подразделы; внутри текста тем или иным способом выделяются основные положения, важные для усвоения данного материала. Мы надеемся, что все это облегчит ее восприятие читателями.

Пересмотр материала при подготовке настоящего издания выполнен в основном Деннисом Тейлором в свободное от преподавания в колледже время. Как и во 2-м издании, главы по экологии (гл. 10 и 11) переработаны Розалиндой Тейлор из Кингстонского университета. Новую главу о здоровье и болезнях (гл. 15) написал в основном Роланд Сопер. Точность приводимых в тексте фактических данных проверена ведущими учеными. Тем не менее, излагая такой большой по объему и такой разнообразный материал, трудно избежать ошибок и погрешностей, поэтому авторы заранее благодарны за все присланные им конкретные замечания.

Благодарности

Авторы и издатели выражают свою признательность всем своим друзьям, коллегам, ученикам и консультантам, участвовавшим в выпуске этой книги.

Особой благодарности, по нашему мнению, заслуживают: д-р R. Batt, д-р I. Benton, д-р Claudia Berek, проф. R. J. Berry, д-р A. C. Blake, д-р John C. Bowman, д-р John Brookfield, г-н R. Brown, д-р Stuart Brown, д-р Fred Burke, г-н Richard Carter, д-р Norman R. Cohen, д-р Côte, д-р K. J. R. Edwards, г-н Malcolm Emery, г-н Nick Fagents, д-р James T. Fitzsimons, д-р John Gay, д-р Brij L. Gupta, Vivienne Hambleton, д-р David E. Hanke, д-р R. N. Hardy, преподаватель J. R. Hargreaves, д-р S. A. Henderson, г-н Michael J. Hook, г-н Colin S. Hutchinson, фирма Illustra Design Ltd, д-р Alick Johns, г-жа Sue Kearsey, д-р Simon P. Maddrell FRS, проф. Aubrey Manning, д-р Chris L. Mason, г-жа Ruth Miller, д-р David C. Moore, A. G. Morgan, д-р Rodney Mulvey, д-р David Secher, д-р John M. Squire, проф. James F. Sutcliffe, Stephen Tomkins, д-р Eric R. Turner, д-р Paul Wheeler, д-р Brian E. J. Wheeler, д-р Michael Wheeler.

Авторы хотели бы также подчеркнуть заслугу г-жи Adrienne Oxley, терпеливо и умело организовавшей проверку всех приведенных в книге практических упражнений. Благодаря ее стараниям преподаватели, учащиеся и лаборанты получили надежные и эффективные методики опытов, которые легко выполнимы в обычных школьных условиях.

В то же время любые недостатки содержания этой книги целиком и полностью остаются на совести авторов.

Наконец, авторы выражают благодарность своим близким за их постоянную поддержку и посильную помощь в процессе подготовки и публикации настоящего издания.

Мы также весьма признательны всем тем, кто решил использовать в нашей книге приведенные в их работах иллюстрации, таблицы и проверочные вопросы.

Рисунки: 2.2, *A*, 2.37, *B*, 2.38, *B*, 2.40, *A*, 2.40, *B*, 2.46, 2.66, *B*, 2.66, *Д*, 8.3 Heather Angel/Biofotos; 2.2, *B* Stephen Krasemann/NHPA; 2.2, *B* Gerard Lacz/NHPA; 2.6, *B*, 5.3, 5.8 Andrew Syred 1995/Microscopix; 2.6, *B* 2.6, *Г*, 2.7, 2.17, *B*, 2.18, *B*, 2.25, *A*, 2.25, *B*, 2.26, *A*, 2.27, *B*, 2.32, *B*, 2.37, *Г*, 2.48, *Д*, 2.48, *E*, 2.48, *Ж*, 2.66, *B*, 2.66, *Г*, 5.1, *B*, 5.13, 5.25, 5.28, 5.30, 5.31, 5.35, 6.3, *Д*, 6.3, *E*, 6.4, *A*, 6.4, *B*, 6.5, *Г*, 6.6, *Д*, 6.7, *B*, 6.9, *B*, 6.9 *Г*, 6.10, *B*, 6.12, *B*, 6.12, *B*, 6.12, *Д*, 6.13, *B*, 6.13, *Г*, 6.15, *B*, 6.16 *B*, 6.16, *Г*, 6.22, 6.25, 6.29, 7.3, 7.4, *A*, 7.4, *B*, 7.6, 8.10, *B*, 8.17, 8.19, 8.21, *B*, 8.21, *Д*, 8.21, 8.21, *E*, 9.11, *A*, 9.20, *A*, 9.20, *B*, 9.22, *A*, 9.23, 9.33, *A*, 9.33, *B*, Biophoto Associates; 2.9 проф. Stanley Cohen/Science Photo Library (SPL); 2.12 д-р L. Caro/SPL; 2.18, *B* Jurgen Dielenscheider/Holt Studios International; 2.19, *B* B. Heggeler/Biozentrum, University of Basel/SPL; 2.24 NIBSC/SPL; 2.27, *A* Andrew Syred 1993/ Microscopix; 2.37, *B* Roy Edwards; 2.53 R. Umesh Chandron, TDR, WHO/SPL; 2.62, *B*, 2.62, *B* Shell International Petroleum Co.; 2.62, *Г*, Stephen Dalton/NHPA; 3.1, *B*, 3.1, *B*, 3.11, 3.17, *B* Andrew Lambert; 3.34, *B*, 3.34, *Д* Sir John Kendrew; 3.34, *Г* Arthur Lesk/SPL; 3.41 д-р J.M. Squire; 3.45 проф. M. H. F. Wilkins, Biophysics Department, King's College, London; 4.4, *Г* Clive Freeman, The Royal Institution/SPL; 5.5, *A*, 5.5, *B* A. M. Page, Royal Holloway College, London; 5.6 R. Maisonneuve, Publiphoto Diffusion/SPL; 5.12 д-р Glenn Decker, School of Medicine, John Hopkins University; 5.24 Don Fawcett/SPL; 5.29, 6.14, *B*, 6.17, *B*, 6.18, *B*, 6.19, *B*, 6.20, 6.21, 6.23, 6.24, 6.26, *A*, 6.31, *A*, 8.16, *B*, 8.21, *A*, 9.12, *Д* д-р Paul Wheeler; 5.33 Klaus Weber; 6.3, *Г* Rothamsted Experimental Station; 6.5, *B*, 6.6 *Г*, 6.12 *Г*, 7.12, 11.2, 11.10 Centre for Cell and Tissue Research, York; 6.14, *B*, 6.15, *B* Life Science Images; 6.18, *Г* Mr. P. Crosby, Department of

Biology, University of York; 7.21, *A* C. C. Black (1971) *Plant Physiology*, 47, 15–23, с разрешения издателя; 8.1, *A* R.L. Mathews/Planet Earth Pictures; 8.1, *Б* Nick Greaves/Planet Earth Pictures; 8.6, *A* Kim Taylor/Bruce Coleman Ltd; 8.6, *Б*, 8.6, *Г* д-р Brad Amos/SPL; 8.7, *Б* Claude Nuridsany & Marie Perennou/SPL; 8.8 Alan Weaving/Ardea; 8.13, *A* Charles Day; 8.13, *Б* King's College School of Medicine and Dentistry, London; 8.15, *A*, 8.15, *Б* 8.15, *В*, 8.15, *Г* д-р C. A. Saxton, Unilever Research; 8.16, *A* д-р L. M. Beidler/SPL; 8.18, *Б* Mehav Kulyk/SPL; 8.28, 9.35 National Medical Slide Bank; 8.30, *A*, 8.30, *Б* Peter Menzel/SPL; 9.11, *Б*, 9.12, *Ж* д-р Brij L. Gupta, Department of Zoology, Cambridge; 9.12, *Е* Bill Longcore/SPL; 9.13 E.F. van Bruggen, State University of Groningen; 9.20, *В* проф. P. Motta, Department of Anatomy, University La Sapienza, Rome/SPL; 9.22, *Б* B. Seigwart, P. Gehr, J. Gil & E. R. Wiebel (1971) *Respir. Physiol.*, 13, 141–59; 9.25 G.M. Hughes (1973) *The Vertebrate Lung*, Oxford Biology Readers, no. 59; 9.35 National Medical Slide Bank; 10.16 д-р Martyn Waller; 10.20 Mark Mattock/Planet Earth Pictures; 10.27 Herbert Giradet/Panos Pictures; 10.30 Nick Garbutt/Planet Earth Pictures; 10.37 W. J. Allen/Chilworth Media Associates; 11.1, 11.13 Graham Page, Kingston University; 11.6 John Edward Leigh; 11.7 Nigel Luckhurst; 12.2 Simon Fraser/SPL; 12.4, 12.14, *Б* Hank Morgan/SPL; 12.5. National Dairy Council; 12.11, *A*, 12.27 Andrew Syred/SPL; 12.11, *Б* National Institute for Research in Dairying, Reading; 12.12 Robert Longuehaye, NIBSC/SPL; 12.14, *A*, 12.15 James Holmes/Celltech Ltd/SPL; 12.18 CEPHAS/Stuart Boreham; 12.19 Ricardo Arias, Latin Stock/SPL; 12.21 John Birdsall; 12.22 E. A. Rathbun & N. J. Brewin, John Innes Centre, Norwich 12.23 проф. David Hall/SPL; 12.24 David Hall/Panos Pictures; 12.25 Steve McCutcheon/FLPA; 12.26 Gist-Brocades; 12.31 Hattie Young/SPL.

Таблицы: 3.1 с разрешения Plenum Publishing Corporation, авторское право Plenum Publishing Corporation; 8.8, 8.9, 8.10 воспроизведено с разрешения Controller of Her Majesty's Stationery Office; 10.1 авторское право 1971 by W.B. Saunders Company, перепечатано с разрешения Holt, Rinehart & Winston, CBS Publishing; 11.5, 11.6 с разрешения Griffin & George.

Вопросы: 10.14, 10.16, Open University Foundation Corse (S100) Unit 20, авторское право 1971, Open University Press.

Рисунки: 13.11, 13.14, 13.16, *Б*, 13.16, *В*, 13.17, *Б*, 13.25, *A*, 13.25, *Б*, 14.3, *Б*, 14.6, 14.7, 14.11, 14.14, *A*, 14.16, 15.7, 17.14, *A*, 17.56, *A*, 17.56, *Б*, 18.16, *A*, 18.16, *Б*, 19.11, *A*, 19.20, 20.3, 20.15, *A*, 20.15, *Б*, 20.15, *В*, 20.24, *A*, 20.24, *Б*, 21.1, *В*, 21.23, *A*, 21.23, *Б*, 21.29, 21.42, 21.50, *A*,

21.50, *Б*, 21.50, *Е*, 22.25, *A*, 22.25, *Б*, 22.29, 23.1, 23.3, 23.7, *A—E*, 23.12, *A—K*, 24.15, 25.27 Biophoto Associates; 13.12, *A* Claus Meyer/Science Photo Library (SPL); 13.12, *Б* John Lee/Planet Earth Pictures; 13.16, *Г*, 22.16 Centre for Cell and Tissue Research, York; 13.22 Anderson & Cronshaw (1970) *Planta* 91, 173–180; 13.25, *В* д-р Martin Zimmermann, Harvard University; 13.27 B. E. S. Gunning (1977) *Science Progress* 64, 539–568, Blackwell Scientific Publications Ltd; 14.1, *A*, 21.36 д-р Paul Wheater; 14.1, *Б* K. R. Porter/SPL; 14.3, *A* Life Science Images; 14.4, *Б* профессора P. M. Motta & G. Macchiarelli/SPL; 14.4, *Б*, 14.4, *Г*, 15.19, *A*, 15.19, *Б*SPL; 14.35 CNRI/SPL; 14.38, *Б* Ken Eward/SPL; 14.40, *A*, 17.8 University of Zurich-Irchel/Nature & Science AG, FL-Vaduz; 14.40, *Б* BSIP PIR/SPL; 15.4 Unicef/Betty Press; 15.9 Andy Crump, TDR, WHO/SPL; 15.13 Vivien Fifield; 15.15, *Б*, 21.41 Biophoto Associates/SPL; 15.16, 21.52, 25.21 National Medical Slide Bank; 15.17 D. Phillips/SPL; 15.20, *A* Philippe Plailly/SPL; 15.20, *Б* Scott Camazine/SPL; 15.23 National Institute of Health/SPL; 15.24 д-р Tony Brian/SPL; 15.25 Princess Margaret Rose Orthopaedic Hospital/SPL; 16.15 д-р B. E. Juniper; 16.17 T. Swarbrick, *Harnessing the hormone*, Grower Publications Ltd; 16.19 Long Ashton Research Station; 16.23 Centre Nationale de la Recherche Scientifique, *Regulateurs naturels de la croissance vegetale* (1964); 16.26 д-р Peter Evans, Southampton University; 16.32 проф. Anton Lang (1957) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 43, 709–717; 17.10, 17.14, *Б* Don Fawcett/SPL; 17.22, 17.33, *Б*, 20.17 Manfred Kage/SPL; 17.25, 21.50, *Г* Garry Watson/SPL; 17.27, *A*, 17.27, *Б* Natural History Museum, Лондон; 17.43 профессора P. M. Motta & Caggiati/SPL; 17.56, *Г* д-р L. Orci, University of Geneva/SPL; 17.58 Daniel Heuchlin/NHPA; 17.61 Niall Rankin/FLPA; 17.68 Caroline E. G. Tutin; 18.18 P. G. Munro, Biopolymer Group, Imperial College; 18.19 A. Freundlich, Biopolymer Group, Imperial College; 18.24 д-р J. Squire, Biopolymer Group, Imperial College; 19.7 д-р R. Clark & M. Goff/SPL; 19.9, 19.10 Michael & Patricia Fogden; 19.17, *A* W. Higgs/GSF Picture Library; 19.17, *Б* William S. Paton/Planet Earth Pictures; 19.17, *Б* Pete Oxford/Planet Earth Pictures; 20.2, *A* E. H. Mercer (1959) *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 150 216–236; 20.31, 21.11, *A—E* GSF Picture Library; 21.10 д-р J. Gurdon (1977) *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 198 211–247; 21.13 Sinclair Stammers/SPL; 21.14 Horticultural Research Institute; 21.26 Hermann Eisenbeiss; 21.28 Howard Johns; 21.46, *A* David Scharf/SPL; 21.46, *Б* д-р Everett Anderson/SPL; 21.50, *Б*, 21.50, *Ж*, 21.50, 3 Petit Format/Nestle/SPL; 21.50, *Д* Keith/Custom Medical Stock Photo/SPL; 22.29 Bettina Cirone/SPL; 23.8 M. Hiron/GSF Picture Library; 23.9, 24.26 ARC Poultry Research Centre; 23.13, 23.14 д-р S. A. Henderson, Department of Genetics, University of Cambridge; 23.28, *A* O. L. Miller Jr & B. A. Hamkalo, Visualization of bacterial genes in action, *Science* 169 392–395, 24 July 1970, авторское право: 1970 — the American

Association for the Advancement of Science; 24.30 John Birdsall Photography; 25.4 J. C. Revy/SPL; 25.10 British Diabetic Association; 25.12 John Frost Historical Newspaper Service; 25.13, *A*, 25.14, 25.15, 26.9, *B* Nigel Cattlin/Holt Studios International; 25.16 M. Baret, RAPHO/SPL; 25.17 Philippe Plailly/Eurelios/SPL; 25.18 PPL Pharmaceuticals; 25.20 British Union for the Abolition of Vivisection; 25.25 Cystic Fibrosis Trust; 25.28 Hattie Young/SPL; 25.32 Saturn Stills/SPL; 25.34 Klaus Gulbrandsen/SPL; 25.35 David Parker/SPL; 25.37

Cellmark Diagnostics; 26.3 D. R. B. Booth/GSF Picture Library; 26.7 Charles & Sandra Hood/Bruce Coleman Ltd; 26.8, *B* Heather Angel; 26.9, *A* Werner Layer/Bruce Coleman Ltd; 26.17 M. P. L. Fogden/Bruce Coleman Ltd; 27.5, *A*, 27.5, *B* AGPM; 27.6 Semences Nickerson, Франция; 27.7 D. F. Jones, Connecticut Agricultural Experiment Station; 27.9, 27.13 John Haywood; 27.10, *A* S. E. Davis; 27.10, *B* Kim Taylor/Bruce Coleman LTD; 27.12 M. A. Tribe, I. Tallan & M. R. Erant (1978) *Case Studies in Genetics*, CUP.

1

ВВЕДЕНИЕ В БИОЛОГИЮ

Биология (от греч. *bios* — жизнь и *logos* — познание, учение) — это наука, изучающая живые организмы. Развитие этой науки, как и любой другой, шло по пути последовательного разложения сложного предмета исследования на составляющие его части. Так возникли многочисленные ветви биологии, часть которых приведена на рис. 1.1. Такой путь познания часто называют «редукционист-

ским». Редукционизм, доведенный до своего логического завершения, концентрирует внимание на изучении элементарных форм материи в живых и неживых системах. При таком подходе законы природы пытаются познать, изучая не единое целое, а отдельные его части. Противоположный подход основан на «виталистических» принципах. В этом случае жизнь рассматривают как совершенно особенное и

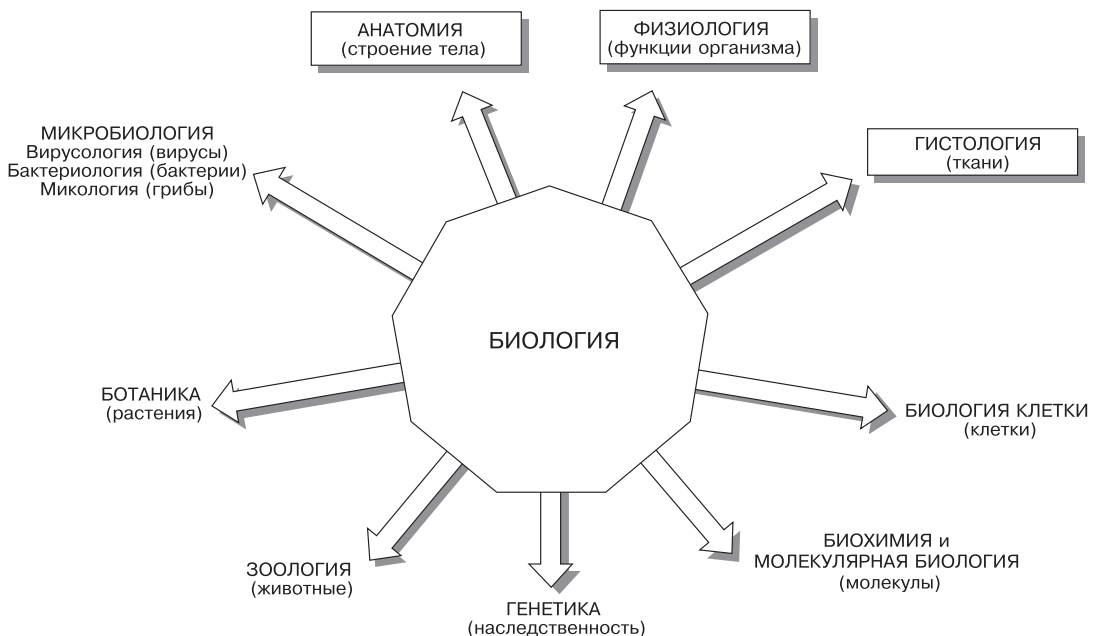


Рис. 1.1.

уникальное явление, которое нельзя объяснить на основе одних только законов химии и физики, поскольку многие проявления жизни присущи лишь системе как целому. Основная задача биологии как науки в конечном счете состоит в том, чтобы истолковывать все явления живой природы, исходя из научных законов, учитывая при этом, что целому организму присущи свойства, в корне отличающиеся от свойств частей, его составляющих. Нейрофизиолог может описать работу отдельного нейрона на уровне физико-химических процессов, но сам феномен сознания так описать нельзя. Вполне возможно, что сознание — это результат коллективной работы и одновременного изменения электрохимического состояния миллионов нейронов, однако мы до сих пор не имеем реального представления о том, как возникает мысль и какова ее физико-химическая природа. Не знаем мы также, как возникли и как эволюционировали живые существа. На этот вопрос пытались ответить многие. В третьем томе (гл. 23–27) мы попытаемся осветить различные точки зрения на проблему происхождения жизни, но основное внимание при этом уделим все же не богословским, а биологическим концепциям. Итак, мы вынуждены признать, что не можем дать точного определения, что же такое жизнь, и не можем сказать, как и когда она возникла. Все, что мы можем — это перечислить и описать те признаки живой материи, которые отличают ее от неживой.

Это прежде всего:

Питание

Пища нужна всем живым существам. Она служит им источником энергии и веществ, необходимых для роста и других процессов жизнедеятельности. Живые организмы используют только два вида энергии — это энергия солнечного света и энергия химических связей. Организмы, специализированные для использования световой энергии, осуществляют фотосинтез и содержат пигменты, в том числе хлорофилл, способные поглощать свет. К таким организмам относятся растения, водоросли и некоторые наиболее простые организмы, включая бактерии. Организмы, не способные к фотосинтезу, должны получать химическую энергию (т. е. энергию, запасенную в химических

связях органических веществ) от других организмов. К таким организмам, называемым гетеротрофами, относятся животные и грибы. Различные способы питания обуславливают фундаментальные различия между разными организмами.

Дыхание

Все процессы жизнедеятельности происходят с потреблением энергии, источником которой служит основная масса поступающих с пищей органических веществ. При расщеплении определенных органических соединений в процессе клеточного дыхания происходит высвобождение энергии химических связей с одновременным ее запасанием в богатых энергией молекулах аденозинтрифосфата (АТФ). Это соединение, содержащееся во всех живых клетках, иногда называют «универсальным носителем энергии» или «универсальной энергетической валютой».

Раздражимость

Все живые существа способны реагировать на изменения внешней и внутренней среды, что резко повышает их способность к выживанию. Например, кровеносные сосуды кожи млекопитающих при повышении температуры тела расширяются, рассеивая избыточное тепло и тем самым восстанавливая оптимальную температуру тела. А зеленое растение, которое стоит на подоконнике и на которое свет падает только с одной стороны, тянется к свету, поскольку фотосинтез может происходить лишь при достаточно хорошей освещенности.

Подвижность

Некоторые живые организмы, такие как животные и бактерии, способны перемещаться из одного места в другое, иными словами, они подвижны. Им необходимо это, чтобы добывать пищу в отличие от других организмов, например растений, которые сами способны создавать себе необходимую пищу из «сырья», получаемого в одном и том же месте. Тем не менее и у растений можно наблюдать движения некоторых их частей. Так например, листья тянутся к свету, а у некоторых растений цветки закрываются на ночь.

Выделение

Выделение, или экскреция, — это выведение из организма «шлаков» — ненужных продуктов обмена веществ. К шлакам, например, относится диоксид углерода (углекислый газ), который должен обязательно выводиться, поскольку, накапливаясь в избытке, он оказывает вредное действие. Животные получают с пищей много белков; эти вещества в организме не запасаются, поэтому они должны расщепляться и выводиться из организма. Таким образом, выделение у животных сводится в основном к экскреции азотистых веществ.

Размножение

Продолжительность жизни организмов ограничена, однако все они обладают способностью непрерывно «поддерживать жизнь», обеспечивая выживание вида. Вид выживает в результате того, что родители передают потомству свои основные признаки, независимо от того, возникло ли потомство в результате полового или бесполого размножения. В поисках причин, обуславливающих такую передачу признаков (наследование), «редукционисты» открыли нуклеиновые кислоты — ДНК (дезоксирибонуклеиновую кислоту) и РНК (рибонуклеиновую кислоту). В молекулах этих кислот содержится закодированная информация, передающаяся от одного поколения организмов другому, следующему за ним.

Рост

Объекты неживой природы (например, кристаллы или сталагмиты) растут путем наращивания вещества на своей наружной поверхности. Живые же существа растут изнутри, используя питательные вещества, поступающие в организм с пищей. В результате ассимиляции этих веществ образуется новая живая материя.

Перечисленные выше семь главных признаков живого в той или иной степени присущи

всем организмам. Все эти признаки — лишь *наблюдаемые* проявления главных свойств материи, т. е. ее способности извлекать, накапливать и использовать энергию извне. Но, кроме того, живая материя способна не только поддерживать, но и увеличивать свои энергетические запасы. В отличие от живой материи мертвое органическое вещество легко разрушается под действием механических и физических факторов среды. Живые существа обладают встроенной системой *саморегуляции*, которая поддерживает процессы жизнедеятельности и препятствует неуправляемому распаду структур и веществ и бесцельному выделению энергии. Такая регуляция направлена на поддержание гомеостаза на всех уровнях организации живых систем — от молекул до целых сообществ.

Все перечисленные здесь особенности живого рассматриваются более подробно в соответствующих разделах книги, причем во многих главах описаны химические и физические механизмы, лежащие в основе тех или иных явлений. Этим мы обязаны успешным исследованиям последних лет. Наши знания о том, что происходит в клетке или в организме, несомненно, обогатились после открытия и изучения ДНК, белкового синтеза, механизмов наследственности, ферментов, гормонов, иммунного ответа и многих других аспектов структуры и функции живых организмов.

В приложениях, помещенных в конце третьего тома, вы найдете некоторые сведения, необходимые любому биологу, и в том числе: сведения по химии, описания методов научного познания, экспериментальных подходов и многое другое. Приложения составлены так, чтобы снабдить необходимой информацией тех студентов, у которых есть существенные пробелы в той или иной области. Освоив эту информацию, можно попытаться выработать у себя способность к критической оценке и описанию наблюдаемых явлений. Ведь именно такой способ мышления лежит в основе любого научного поиска.

2

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

2.1. Классификация

2.1.1. Для чего она нужна?

Если вам когда-либо доводилось наблюдать, как ребенок разбирает цветные леденцы или сортирует марки, билеты на футбол или другие предметы, которые он коллекционирует, то вы, вероятно, стали свидетелем одного из наиболее характерных для нас инстинктивных действий — желаний разложить все по «полочкам». В этом и состоит суть классификации. **Классификация** — это распределение предметов по группам на основе каких-то общих для них свойств. Раздел науки, посвященный принципам, методам и правилам классификации называют **таксономией**. Почему же мы охвачены желанием все классифицировать? По мнению некоторых биологов, ответ на этот вопрос очень прост: мы классифицируем предметы, явления, события, потому что это дает нам некоторое преимущество для выживания. Когда наше восприятие оказывается перегруженным огромным числом различных раздражителей, мы, стремясь осмыслить эти раздражители, начинаем классифицировать их. Наши первые шаги в классификации могут быть ошибочными; так, например, маленький ребенок иногда может назвать собакой любой предмет на четырех ножках. Однако постепенно у человека вырабатывается определенная система, позволяющая ему справиться со сложностью окружающего мира.

На Земле обнаружено до полутора миллионов различных видов живых организмов, однако, согласно проведенным оценкам, это число должно достигать 10–100 млн. И неудивительно поэтому, что попытки классифицировать эти

организмы уходят в очень далекие времена. Существующие классификации отличаются друг от друга в зависимости от того, для каких целей они предназначаются. В древнем Китае, например, царство животных было разбито на ряд таких групп, которые в наши дни, мягко говоря, выглядят очень странными. Это, в частности, мифические животные, бездомные собаки, животные, разбившие когда-то цветочную вазу или же напоминающие издали мух. Примером более понятной классификации может служить разделение растений на ядовитые и съедобные, или животных на летающих и нелетающих. В современных же классификациях, как мы увидим далее, особый акцент, часто делается на эволюционных связях между организмами.

По мере того как наши сведения о живых организмах расширяются, изменяется и классификация. Однако следует иметь в виду, что ни одна из существующих систем классификации не может считаться совершенной, поскольку все они созданы с учетом нашего собственного удобства.

2.1.2. Таксономия

Таксономия подразделяется на две ветви: первая ветвь имеет отношение к присвоению названий организмам, это — **номенклатура**, а вторая — к распределению организмов по группам, это — **систематика**. В основе систематики лежат сходства организмов и различия между ними.

Биологическая номенклатура основана на биномиальной системе, создателем которой был шведский натуралист Карл Линней (1707–1778 гг.). В биномиальной системе каждому организму присваивается два латинских

названия: родовое и видовое. Родовое название пишется с прописной буквы, видовое — со строчной. Человек, например, имеет название *Homo sapiens*; здесь родовое название *Homo* и видовое — *sapiens*. Латинские названия рода и вида пишутся курсивом. Их можно написать и обычным шрифтом, но в этом случае они должны быть подчеркнуты, например Homo sapiens. При написании латинского названия организма об этом нельзя забывать. Родовое название может быть сокращено до одной (первой) буквы, например *H. sapiens*. (Сокращать можно только в том случае, если непосредственно перед этим было использовано полное название организма.) Латинские названия организмов приняты во всем мире. Это дает возможность избежать путаницы, вызываемой существованием местных вариантов общепринятых названий. Так, в частности, растение *Ficus caria* имеет несколько широко распространенных назва-

ний: инжир, фиговое дерево, смоковница и фи-га. Снежного барса *Uncia uncia* называют также ирбисом, а у снежного барана *Ovis canadensis* есть еще два названия: чубук и толсторог. Не меньшая путаница возникает и в тех случаях, когда одно и то же название используется для обозначения представителей более чем одного вида. Зимовником, например, называют безвременник (*Colchicum*), относящийся к сем. мелантиевых, и морозник (*Helleborus*), относящийся к сем. лютиковых.

2.1.3. Таксономическая иерархия

Линней в конечном счете расширил биномиальную систему, включив в нее больше групп, чем только роды и виды. Он составил иерархию групп, расположив наиболее крупную группу — **царство** — на вершине иерархии. Разработанная им иерархия групп используется по сей день.

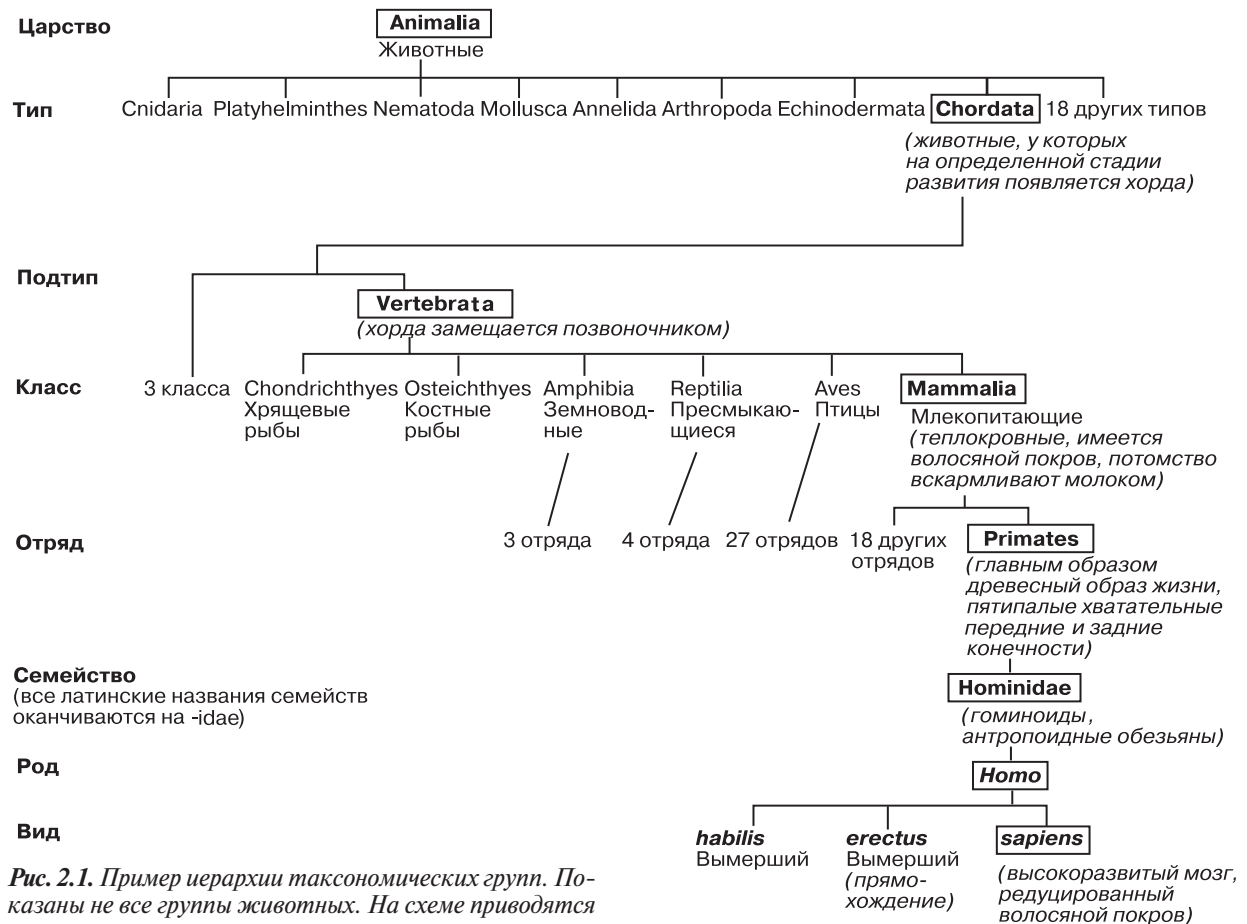


Рис. 2.1. Пример иерархии таксономических групп. Показаны не все группы животных. На схеме приводятся и латинские, и принятые русские названия.

В нее входят следующие иерархические единицы (в порядке снижения иерархической значимости):

Царство*

Тип (отдел у растений) — введен Геккелем в конце XIX в.

Класс*

Отряд* (порядок у растений)

Семейство — введено при жизни Линнея

Род*

Вид*

* Введено Линнеем

Конкретный пример классификации царства животных приведен на рис. 2.1. Как видно из приведенного рисунка, каждая группа, или таксон, может в свою очередь включать в себя ряд других групп (таксонов) более низкого ранга. Например, в подтип *Vertebrata* (позвоночные) входит шесть классов, а род *Homo* (человек) состоит из трех видов, два из которых вымерли. Каждой группе присущи признаки, уникальные для представителей этой группы. Такие признаки называются диагностическими. Волосяной покров, например, имеется только у млекопитающих (класс *Mammalia*). Следовательно, волосяной покров — диагностический признак млекопитающих. Однако млекопитающие, как птицы, пресмыкающиеся, земноводные и рыбы, обладают всеми диагностическими признаками предшествующей в иерархии группы, а именно позвоночных.

Иерархические группы могут в свою очередь, подразделяться на подгруппы, например подтип *Vertebrata* (позвоночные; рис. 2.1), или же, напротив, объединяться в надгруппы, такие как надкласс, если это создает некоторые удобства. Поскольку иерархии должны быть построены так, чтобы ими было удобно пользоваться, их часто видоизменяют.

2.1.4. Виды

Из всех уровней иерархии наиболее точное определение имеет термин «вид». Вид можно определить как **группу близкородственных организмов, которые могут скрещиваться друг с другом, давая фертильное потомство**. В некоторых случаях скрещивание двух близкородственных организмов приводит к появлению *стерильного* потомства. Так, гибрид (мул), полученный от скрещивания

лошади (кобылы) и осла (самца) бесплоден. Следовательно, осел и лошадь по определению относятся к разным видам.

Мул отличается от родителей большей выносливостью, обусловленной наследованием здоровых признаков от обоих родителей (**гибридная мощность**).

Известны исключения из правила, касающегося фертильности потомства. Так, например, львы и тигры относятся к разным видам. Однако, если потомство, полученное от скрещивания тигра с львицей, может дать фертильное потомство, то потомство, полученное от льва и тигрицы, *стерильно*. Но поскольку в природных условиях тигры, как правило, обитают в лесах, а львы — в прериях, скрещивание между ними возможно лишь в неволе.

Каждый вид обладает своими индивидуальными морфологическими, поведенческими и экологическими признаками (рис. 2.2; см. также гл. 27). Если мы мысленно проследуем вверх по лестнице таксономической иерархии, то увидим, что число признаков, общих для членов одной группы, уменьшается. Например, представители одного и того же рода обладают большим числом сходных признаков, чем члены одного и того же семейства или отряда.

Как видно из сказанного, дать точное определение вида практически невозможно. И это неудивительно, поскольку с течением времени виды претерпевают определенные изменения (эволюционируют). В соответствии с теорией естественного отбора, процесс изменения видов обусловлен выживанием наиболее приспособленных особей, т. е. особей, наилучшим образом адаптированных к условиям конкретной окружающей среды. При возникновении в окружающей среде каких-либо изменений отбор благоприятствует именно таким особям, что в результате и приводит к постепенному изменению вида на протяжении многих поколений. В тех случаях, когда различные популяции одного и того же вида оказываются изолированными друг от друга, например экологическими или физическими преградами, такими как океан или горные цепи, дальнейшее развитие этих популяций может пойти разными путями и привести в конце концов к тому, что скрещивание между ними станет невозможным. Они станут разными видами.

В некоторых случаях между разными видами может и не быть резких генетических различий. Так, в частности, серебристую чайку и клушу



Рис. 2.2. А. *Canis familiaris*, домашняя собака. Поскольку собаки всех пород успешно скрещиваются друг с другом, они относятся к одному и тому же виду. Б. *Canis latrans* (койот). Этот представитель семейства собак широко распространен в Северной Америке; питается падалью. В. *Canis lupus* (волк). Широко распространен в Северном полушарии, где его ареал перекрывается с ареалами двух других видов. Известны случаи успешного скрещивания койотов и волков с собаками, причем потомство, появляющееся от этого скрещивания, фертильно. Приведенный пример показывает, как трудно дать точное определение вида. Нередко бывает даже еще труднее точно определить более крупные таксономические группы, такие, например, как род и порядок. Все собачьи относятся к отряду *Carnivora* (хищные).

относят к разным видам, поскольку они различаются по морфологическим и поведенческим особенностям и обычно не скрещиваются. Но в некоторых случаях они гнездятся в одном и том же месте и изредка все же образуют семейные пары (гл. 27).

2.1.5. Искусственная и естественная классификации

Существуют два типа классификации — искусственная и естественная. В искусственной классификации за основу берут один или несколько легко различимых признаков. Она создается и применяется для решения практических задач, когда

главным является удобство использования и простота. Искусственной классификацией была и упоминавшаяся уже система классификации, принятая в древнем Китае. Линней всех червеобразных организмов объединил в одну группу *Vermes*. В эту группу вошли крайне различные животные: от простых круглых (нематоды) и дождевых червей до змей. Классификация Линнея также относится к разряду искусственных, поскольку в ней не учитывались важные природные взаимоотношения — в частности тот факт, что у змей, например, имеется позвоночник, а у дождевого червя его нет. На самом деле змеи имеют больше общего с другими позвоночными, чем с червями. Примером искусственной клас-



Рис. 2.3. Эволюционное древо жизни, охватывающее пять царств по классификации Маргелиса и Шварца (разд. 2.2). Длина линий не отражает продолжительности соответствующего периода.

сификации рыб может служить разделение их на пресноводных, морских и рыб, населяющих солоноватоводные водоемы. Эта классификация основана на предпочтении этими животными определенных условий окружающей среды. Такое разделение удобно для изучения механизмов осморегуляции. Аналогично этому всех организмов, которых можно видеть с помощью микроскопа, называют микроорганизмами (разд. 2.2), объединяя их таким образом в единую группу, удобную для изучения, но не отражающую естественных взаимосвязей.

Естественная классификация — это попытка использовать естественные взаимосвязи между организмами. В этом случае учитывается больше данных, чем в искусственной классификации, при этом принимаются во внимание не только внешние, но и внутренние признаки. Учитываются сходство в эмбриогенезе, морфологии, анатомии, физиологии, биохимии, клеточном строении и поведении. В наши дни чаще пользуются естественной и филогенетической классификациями. **Филогенетическая классификация** основана на эволюционных взаимосвязях. В этой системе, согласно существующим представлениям, в одну

группу объединяются организмы, имеющие общего предка. Филогения (эволюционная история) той или иной группы может быть представлена в виде родословного дерева, такого, например, как показано на рис. 2.3.

Наряду с уже рассмотренными классификациями существует также **фенотипическая классификация**. Такая классификация представляет собой попытку избежать проблемы установления эволюционного родства, которое подчас оказывается очень трудным и очень противоречивым, особенно в тех случаях, когда необходимые ископаемые остатки слишком малочисленны или вовсе отсутствуют. Слово «фенотипический» происходит от греч. *phainomenon*, т. е. «то, что мы видим». Эта классификация основана исключительно на внешних, т. е. видимых, признаках (фенотипическое сходство), причем все учитываемые признаки считаются одинаково важными. Учитываться могут самые разнообразные признаки организма по принципу чем больше, тем лучше. И совсем необязательно, чтобы они отражали эволюционные связи. Когда накапливается определенное число данных, на их основе рассчитывается степень сходства между различными организмами; обычно это делается с помощью компьютера, поскольку расчеты крайне сложны. Использование компьютеров в этих целях получило название **численной таксономии**. Фенотипические классификации часто напоминают филогенетические, хотя при их создании такая цель не преследуется.

2.1.6. Определение организмов и ключи

Определительные (диагностические) таблицы, значительно облегчают биологу идентификацию организмов. Для этого прежде всего составляют перечень признаков данного организма и затем сопоставляют их с диагностическими признаками отдельных таксономических групп. Для определения, как правило, используются легко различимые признаки, такие как форма, окрас, число конечностей, сегментов и т. д. Следовательно, определение является **искусственным** или **фенотипическим**, поскольку при этом полагаются исключительно на внешний вид (фенотип) организма. Несмотря на это, почти все диагностические таблицы позволяют определить принадлежность организма к определенному таксону, который является частью естественной филогенетической иерархической классификации.

Таблица 2.1. Выдержка из таблицы для определения культивируемых бобовых (Leguminosae)

1. Деревья или кустарники	2
Травянистые и однолетние растения	15
2. Вьющиеся	3
Не вьющиеся	4
3. Цветки ярко-красные	Красоцвет (<i>Clianthus dampieri</i>)
Цветки розовато-лиловые, иногда белые, образуются на побегах	Глициния
4. Цветки целиком или частично желтые	5
Цветки не желтые	8
5. Стебли с шипами и колючками	6
Стебли без шипов и колючек	7
6. Листьев нет, все растение покрыто колючками	Утесник обыкновенный
Молодые побеги покрыты листьями, старые — колючками	Дрок
7. Молодые стебли в сечении квадратные, листья мелкие, состоят из трех листочков	Ракитник
Стебли в сечении не квадратные, листья длиной более 2,5 см	9
8. и т. д.	

Существуют несколько типов различных диагностических таблиц, самыми простыми из которых служат **дихотомические таблицы**. Эти таблицы состоят из пронумерованных (1, 2, 3 и т. д.) парных утверждений, образующих ступень. Каждая ступень представляет определенный признак. Утверждения в одной паре должны быть *противоположными* и *взаимоисключающими*. Для определения таксономической принадлежности организма рассматривают эти пары утверждений по порядку. При этом большая группа организмов по мере перехода от одной ступени к другой последовательно распадается на все меньшие группы — и так до тех пор, пока не будет установлено, к какой таксономической группе относится данный организм.

Признаки, используемые в определительных таблицах, должны быть морфологическими и

легко различимыми. Они могут быть **качественными**, например форма брюшка и окраска, и **количественными**, например число волосков и высота стебля. Для определения можно использовать любые признаки, но при этом они должны быть постоянными для данного вида и не изменяться под влиянием окружающей среды. В этом смысле использование размеров и окраски часто оказывается неудачным, поскольку оба этих признака могут изменяться под влиянием окружающей среды, при смене сезонов, с возрастом или в зависимости от состояния организма в момент определения. Выбранные для определения характерные признаки должны по возможности встречаться в двух или более вариантах. Например, такой признак, как «форма стебля», может встречаться в одном из двух вариантов: либо «круглый в сечении», либо «в сечении прямоугольный».

После каждого утверждения стоит число, отсылающее нас к соответствующей ступени; если утверждение, содержащееся на данной ступени, находится в соответствии с внешним видом организма, то стоящее после него число указывает номер той ступени, которую необходимо рассмотреть следующей. Например, если при определении культивируемых бобовых (Leguminosae), включающих горох и фасоль (табл. 2.1), вы пришли к ступени 5 и увидели, что на стеблях растения нет шипов или колючек листового происхождения, то далее необходимо, пропустив ступень 6, перейти к ступени 7 и т. д. (табл. 2.1).

2.2. Пять царств

Еще сравнительно недавно по всеобщему признанию все организмы подразделяли на два царства — царство животных и царство растений. Основное различие между животными и растениями сводили к способу питания. Животными считали тех, кто использовал в качестве пищи готовый органический материал (**гетеротрофный способ питания**), растениями — организмы, сами синтезирующие необходимый органический материал из неорганических соединений (**автотрофный способ питания**). Если точнее, то гетеротрофные организмы — это те, которые должны получать углерод в виде его органических соединений, а автотрофные организмы способны использовать углерод в неорганической форме, а именно в виде диоксида углерода

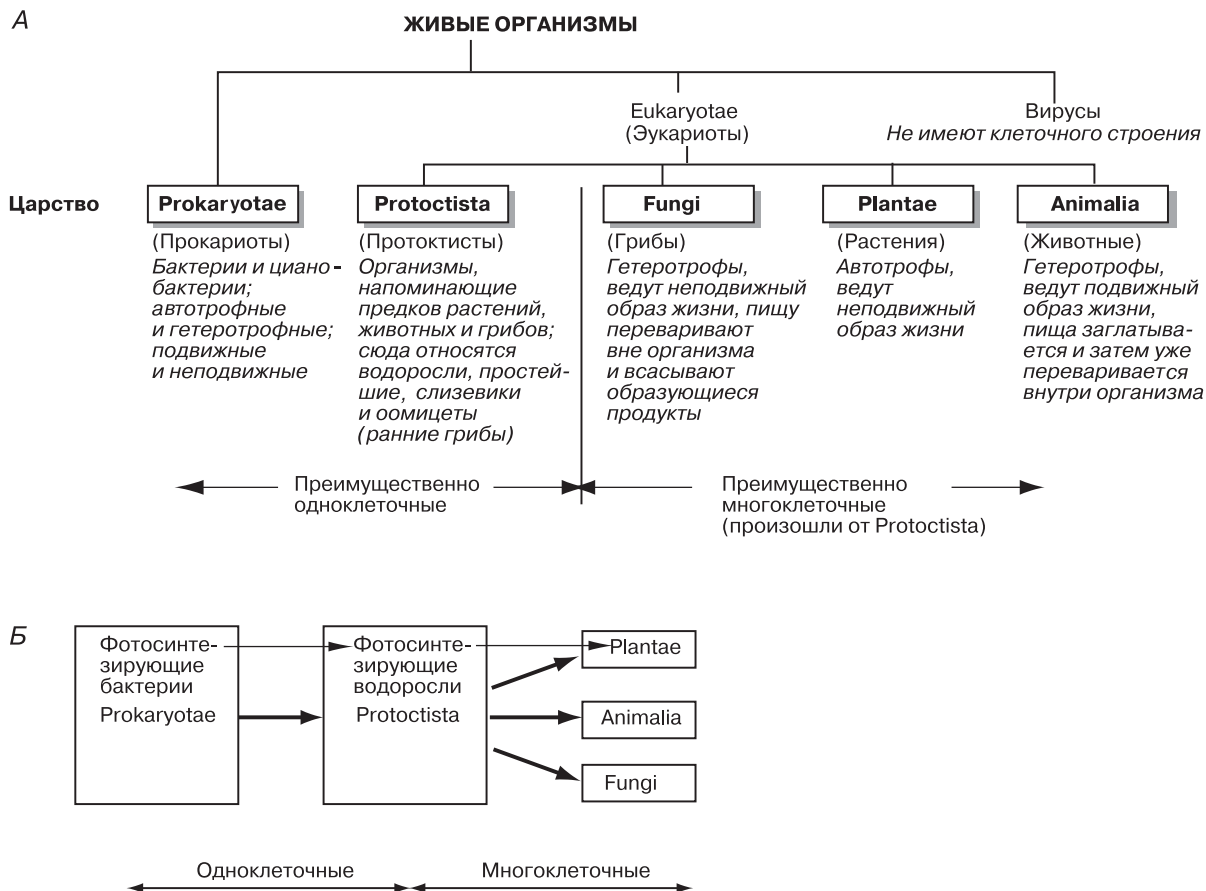


Рис. 2.4. А. Классификация по Маргелису и Шварцу: все организмы разделяются на пять царств. Вирусы не соответствуют ни одной из групп в данной классификации живых организмов, поскольку они устроены слишком просто, не имеют клеточного строения и не способны существовать независимо от других организмов. Б. Эволюционные взаимоотношения между пятью царствами. Как видно из схемы, начиная с протоктистов, эволюция происходила в направлении многоклеточности.

(CO₂, углекислый газ). Животным обычно приходится разыскивать пищу и поэтому они должны быть способны к локомоции. А это предполагает наличие нервной системы, обеспечивающей координацию движений у более высокоорганизованных животных. Растения же ведут неподвижный образ жизни, они неспособны передвигаться и, следовательно, нервная система им не нужна.

Однако в этой классификации упускается из виду тот очевидный факт, что все клеточные организмы распадаются на две естественные группы, называемые теперь прокариотами и эукариотами.

Между двумя этими группами существует фундаментальное различие. Термины «прокари-

оты» и «эукариоты» отражают различие в локализации ДНК (генетического материала) в клетке. У прокариот ДНК не окружена ядерной мембраной и свободно плавает в цитоплазме. Иными словами, у этих клеток нет истинного (оформленного) ядра (рго — перед; кауон — ядро). В клетках же эукариот имеется настоящее ядро (еи — полностью, хорошо). Эукариоты эволюционировали от прокариот.

Деление всех организмов на животных и растения сталкивается с определенными трудностями. Например, грибы — гетеротрофы, но при этом они не способны передвигаться. Так куда же их отнести? Чтобы выйти из этого положения, было решено, что должно существовать

более двух царств. В 1982 г. Маргелис и Шварц (Margulis, Schwartz) предложили систему, предусматривающую наличие пяти царств — царство прокариот и четыре царства эукариот (рис. 2.4). Система Маргелиса и Шварца получила широкое признание и именно ее теперь рекомендуют использовать. Считают, что эукариоты образуют надцарство Eukaryotae. Самая противоречивая группа — это протоктисты, возможно потому, что это не естественная группа. Подробно этот вопрос рассматривается в разд. 2.6.

Другую группу «организмов», не укладывающихся ни в одну из систем классификации, образуют вирусы. Вирусы — это чрезвычайно мелкие частицы, состоящие только из генетического материала (ДНК или РНК), окруженного защитной белковой оболочкой. В отличие от всех других организмов вирусы не имеют клеточного строения и способны размножаться, лишь проникнув в живую клетку. Природа вирусов обсуждается в разд. 2.4, а на рис. 2.4, А они выделены в дополнительную группу.

Все мельчайшие организмы, хотя они и не образуют естественной таксономической единицы, часто объединяют в одну группу под общим названием **микроорганизмы** или **микробы**. Эта группа включает в себя бактерии (прокариоты), вирусы, грибы и протоктисты. Такое объединение удобно в практических целях, поскольку методы, используемые для изучения этих организмов, как правило, схожи. Так, в частности, для их визуального наблюдения нужен микроскоп, а их культивирование следует проводить в асептических условиях. Наука, изучающая микроорганизмы, образует одну из ветвей биологии, называемую **микробиологией**. Микроорганизмы приобретают все большее значение в таких областях науки, как биохимия, генетика, агробиология и медицина; кроме того, они составляют основу важного направления в промышленности, называемого **биотехнологией**. Этот вопрос более подробно рассматривается в гл. 12. Некоторые микроорганизмы, такие как бактерии и грибы, играют еще и важную экологическую роль в качестве редуцентов (разд. 10.3.2).

2.3. Прокариоты

К царству прокариот относятся организмы, которых обычно называют бактериями. Это — наидревнейшая группа, появившаяся пример-

но 3,5 млрд. лет назад; к тому же это и мельчайшие организмы, обладающие клеточной структурой. Свойства прокариот суммированы в табл. 2.2. Как правило, прокариоты представлены одиночными клетками, хотя сине-зеленые водоросли (цианобактерии, Cyanobacteria) могут образовывать цепочки клеток, называемые **нитями**.

Некоторые бактерии прилипают друг к другу, образуя характерные скопления, напоминающие гроздь винограда (рис. 2.10), однако объединившиеся клетки остаются абсолютно независимыми друг от друга. Индивидуальную бактериальную клетку можно увидеть только с помощью микроскопа, почему их и называют **микроорганизмами**. Наука, изучающая бактерий — **бактериология** — составляет важную ветвь микробиологии.

Бактерии различаются по своим размерам: их длина колеблется от 0,1 до 10 мкм, а диаметр в среднем составляет — 1 мкм. Таким образом, в бактериальной клетке достаточно места, чтобы поперек нее уместилось 200 молекул глобулярных белков среднего размера (5 нм в диаметре). Поскольку такие молекулы способны диффундировать примерно на расстояние 60 мкм в секунду, никаких специальных механизмов транспорта этим организмам не нужно.

Бактерий можно обнаружить повсюду: в почве, и в пыли, в воде и в воздухе, внутри и на поверхности животных и растений. Некоторые бактерии поселяются в горячих источниках с температурой 78 °С или выше. Другие способны выжить при очень низких температурах и даже пережить определенные периоды замораживания во льду. Встречаются бактерии и в глубоких расселинах на дне океана при очень высоком давлении и температуре 360 °С. С них начинаются уникальные пищевые цепи в этих областях океана.

Число бактерий невообразимо велико; установлено, что в одном грамме плодородной почвы содержится 2,5 млрд. бактерий; в 1 см³ свежего молока их содержание может превышать 3 млрд. Вместе с грибами бактерии имеют жизненно важное значение для всех других организмов, поскольку, разрушая в результате своей жизнедеятельности органические вещества, они обеспечивают циркуляцию биогенных элементов в природе. Кроме того, они приобретают все более важное значение в жизни человека, и не толь-

Таблица 2.2. Основные различия между прокариотами и эукариотами

<i>Признак</i>	<i>Прокариоты</i>	<i>Эукариоты</i>
Организмы	Бактерии	Протоктисты, грибы, растения и животные
Размеры клеток	Диаметр в среднем составляет 0,5–10 мкм	Диаметр обычно составляет 10–100 мкм; объем клетки, как правило, в 1000–10 000 раз больше, чем у прокариот
Форма	В основном одноклеточные	В основном многоклеточные (за исключением Protoctista, многие из которых одноклеточные)
Возникновение в процессе эволюции	3,5 млрд. лет назад	1,2 млрд. лет назад; произошли от прокариот
Клеточное деление	В основном простое деление пополам; веретено не образуется	Митоз, мейоз или сочетание этих способов деления; веретено образуется
Генетический материал	Кольцевая ДНК свободно плавает в цитоплазме ДНК не связана с белками или РНК; хромосом нет	ДНК линейная и локализована в ядре ДНК связана с РНК и белком; хромосомы имеются
Синтез белков	70S-рибосомы (мелкие) Эндоплазматического ретикулума нет (различия и по многим другим деталям белкового синтеза, включая чувствительность к антибиотикам; синтез белков у прокариот, например, ингибируется стрептомицином)	80S-рибосомы (крупные) Рибосомы могут быть прикреплены к эндоплазматическому ретикулуму
Органеллы	Органелл мало Ни одна из них не имеет оболочки (двойной мембраны) Внутренние мембраны встречаются редко; в тех случаях, когда они есть, они ассоциированы с процессами дыхания и фотосинтеза	Органелл много Органеллы окружены мембранами, например, ядро, митохондрии, хлоропласты Множество органелл, окруженных одинарной мембраной, например аппарат Гольджи, лизосомы, вакуоли, микротельца, эндоплазматический ретикулум
Клеточные стенки	Жесткие, содержат полисахариды и аминокислоты; основной опорный материал — муреин	Клеточные стенки зеленых растений и грибов жесткие, содержат полисахариды; основной опорный материал клеточной стенки у растений — целлюлоза, у грибов — хитин (у клеток животных клеточной стенки нет)
Жгуты	Простые, микротрубочек нет; расположены внеклеточно (не окружены плазматической мембраной) Диаметр 20 нм	Сложные, с расположением микротрубочек типа «9 + 2»; окружены плазматической мембраной Диаметр 200 нм
Дыхание	У бактерий происходит в мезосомах; у цианобактерий — на цитоплазматических мембранах	Аэробное дыхание происходит в митохондриях
Фотосинтез	Хлоропластов нет; происходит на мембранах, не имеющих специфической упаковки	В хлоропластах, содержащих мембраны, которые обычно уложены в ламеллы или граны
Фиксация азота	Некоторые обладают такой способностью	Ни один организм не способен к фиксации азота

ко потому, что некоторые из них являются возбудителями различных болезней, но и потому, что в силу разнообразия протекающих в них биохимических реакций они могут использоваться во многих биотехнологических процессах. Более подробно этот вопрос обсуждается в гл. 12.

2.3.1. Строение бактерий

На рис. 2.5 показано строение обобщенной бактерии — типичной прокариотической клетки. На рис. 2.6, А–Г изображена широко известная палочковидная бактерия *Escherichia coli*. Обычно она совершенно безвредна. Ее наличие в воде может использоваться в качестве очень надежного показателя загрязнения воды фекалиями. Из всех бактерий *E. coli* изучена лучше всего. Кроме того, это одна из бактерий, генетическая карта которых установлена полностью. Обратите внимание, что у *E. coli* намного меньше видимых внутриклеточных структур, чем в эукариотической клетке (рис. 5.10 и 5.11). На рис. 2.7 показана

на другая палочковидная бактерия, у которой в отличие от *E. coli* имеется жгутик.

Клеточная стенка

Клеточная стенка бактерий — структура довольно прочная и позволяет клетке сохранять свою форму; это обусловлено наличием в ней муреина — молекулы, построенной из параллельных полисахаридных цепей, перекрестно связанных через регулярные интервалы короткими цепями аминокислот. Таким образом, каждая клетка окружена как бы сетчатым мешком, представляющим на деле одну огромную молекулу. Клеточная стенка предохраняет клетку от разрыва при поступлении в нее воды (например, в результате осмоса). Ионы воды и малые молекулы попадают в клетку через мельчайшие поры в клеточной стенке.

В 1884 г. датский биолог Кристиан Грам разработал метод окрашивания, с помощью которого было установлено, что бактерии подразделя-

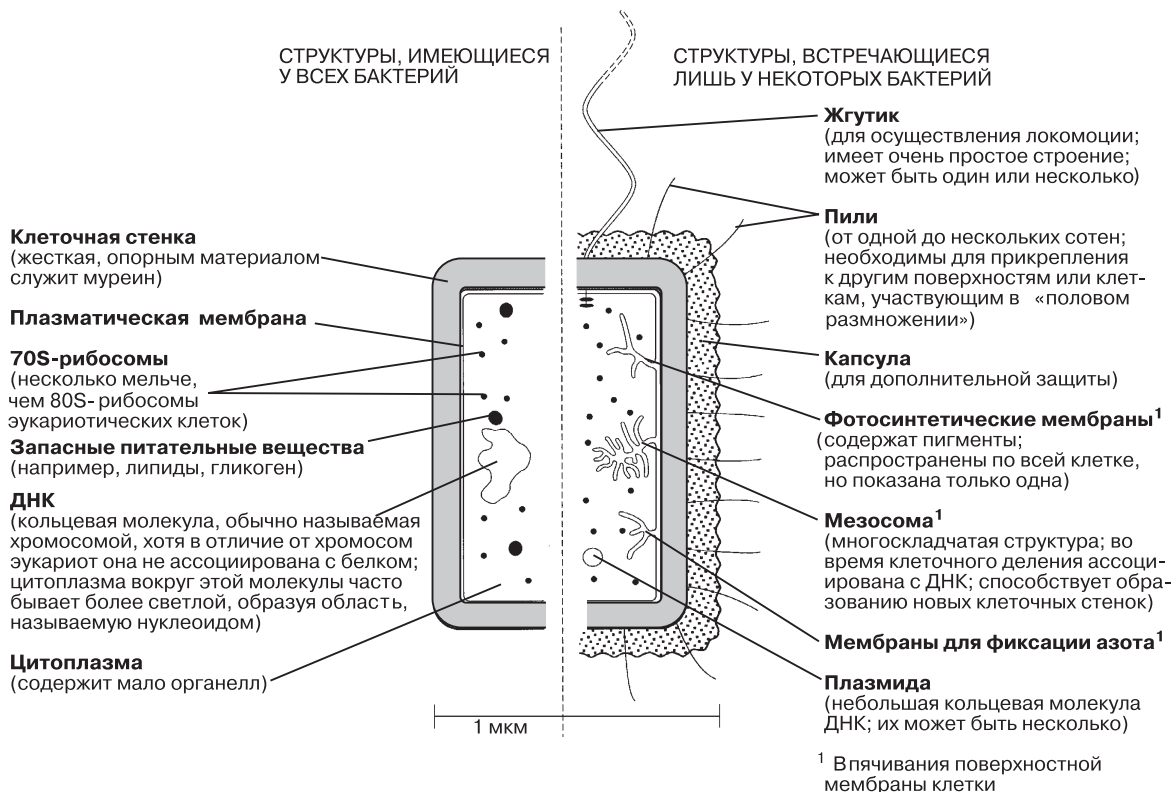


Рис. 2.5. Строение обобщенной палочковидной бактерии (типичной прокариотической клетки). Число субклеточных структур у таких бактерий значительно меньше, чем в эукариотической клетке.

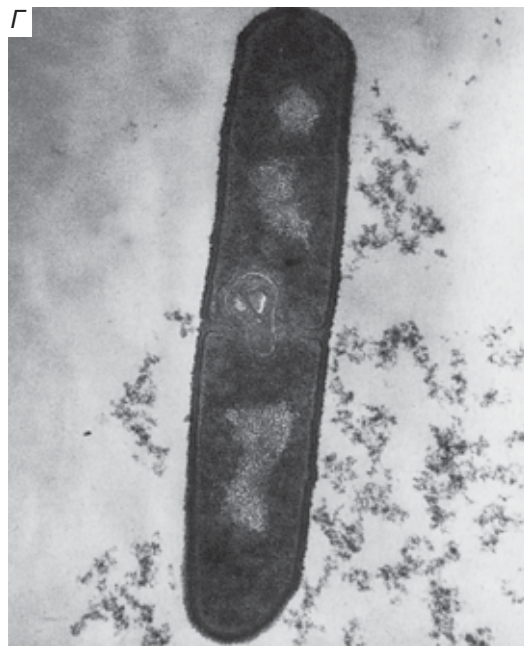
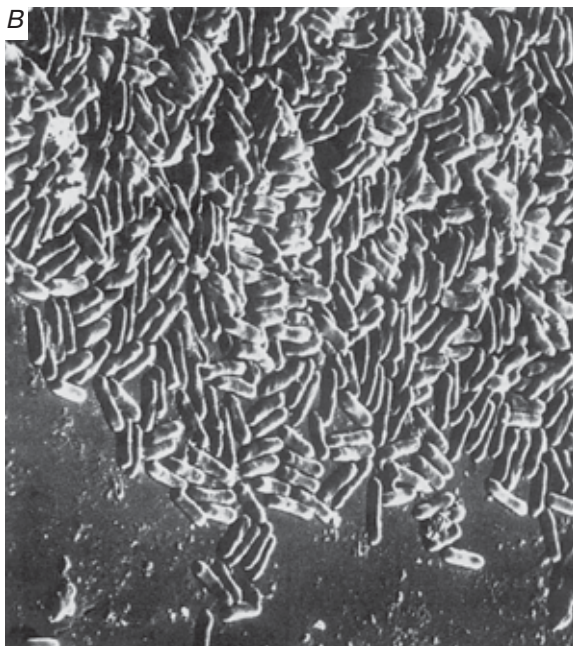
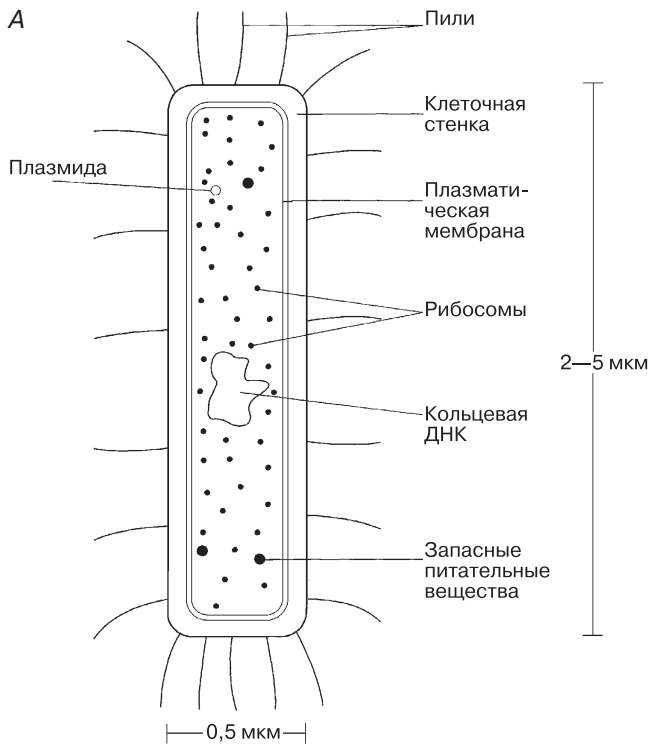


Рис. 2.6. А. Строение *Escherichia coli*. *E. coli* представляет собой палочковидную бактерию, обитающую в кишечнике позвоночных. Б. Окрашенные клетки; вид в световом микроскопе при большом увеличении ($\times 1000$). В. Микрофотография *E. coli*, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа. Г. Микрофотография среза клетки *E. coli* в процессе деления, полученная с помощью просвечивающего (трансмиссионного) электронного микроскопа ($\times 50\,000$). В светлых участках находится ДНК. Область, содержащую ДНК, часто называют нуклеоидом.

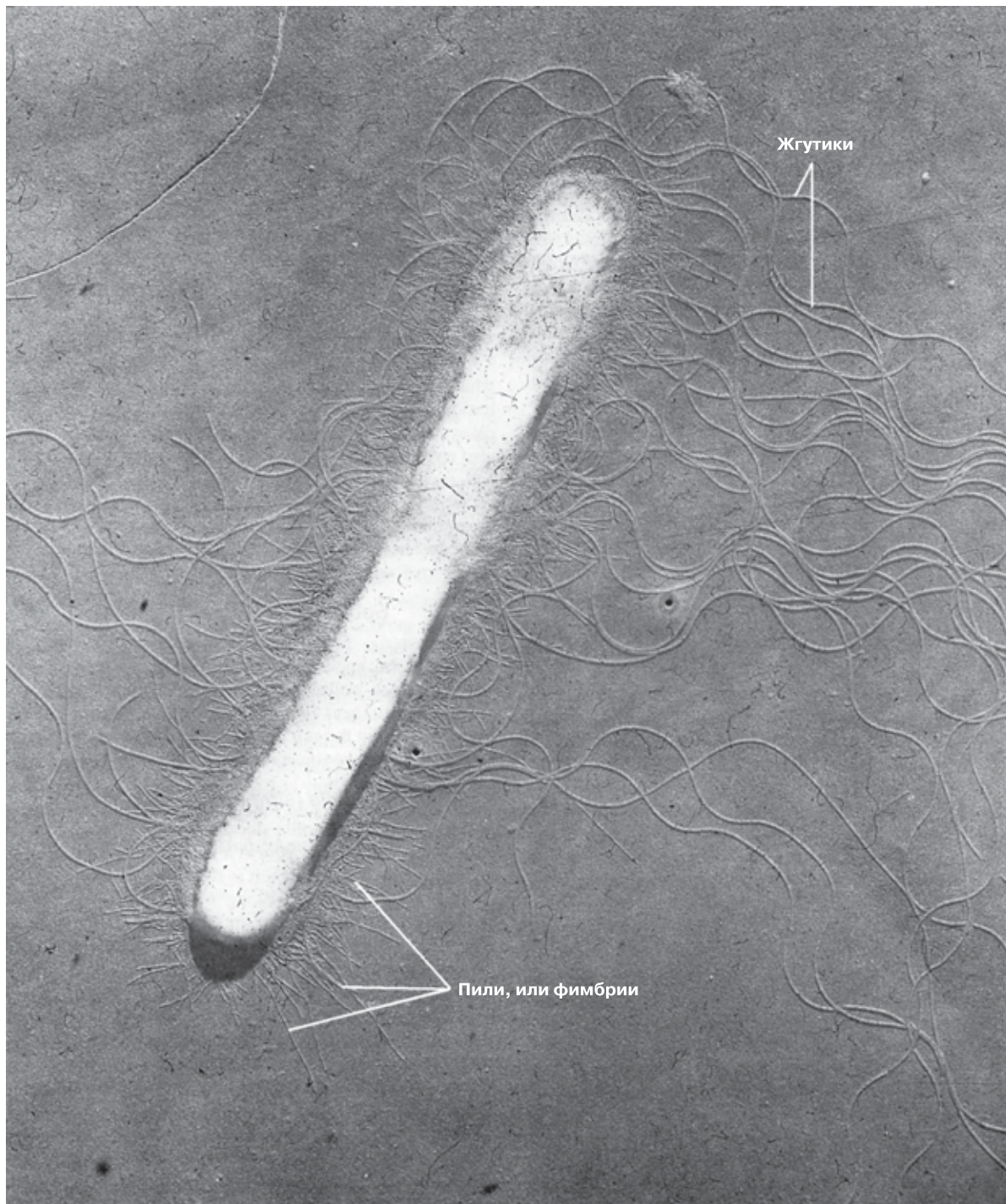


Рис. 2.7. Микрофотография палочковидной бактерии, полученная с помощью просвечивающего электронного микроскопа. Отчетливо видна форма, клеточная стенка, пили и длинные волнистые жгутики ($\times 28\ 000$). Образец напыляли тяжелым металлом, который непроницаем для электронов. Защищенные участки остались не покрытыми, образуя пронцаемые для электронов поля. Приводится негатив фотографии, чтобы поля были черными. Данный метод называют затенением; используется для выявления строения поверхности малых объектов.

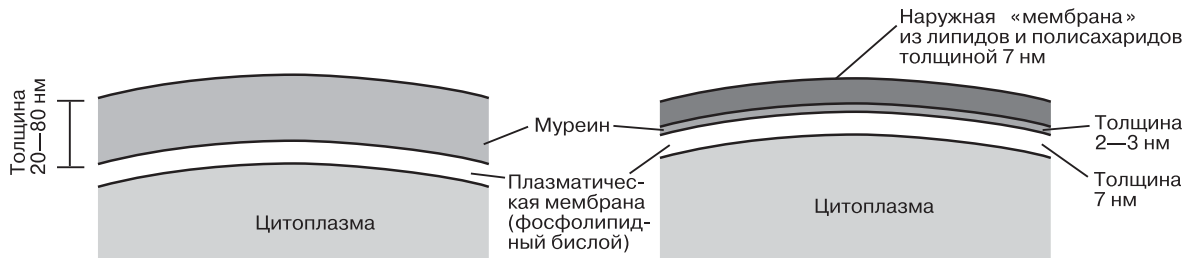


Рис. 2.8. Строение клеточной стенки грамположительных (слева) и грамотрицательных (справа) бактерий. При окрашивании бактерий по Граму на этапе обесцвечивания у грамотрицательных бактерий краситель легко вымывается из тонкого слоя муреина.

ются на две естественные группы, что, как теперь стало известно, обусловлено различиями в строении их клеточной стенки. Одни бактерии, окрашивающиеся по Граму, получили название **грамположительных**, другие, не окрашивающиеся, — **грамотрицательных**. Практические упражнения, включающие окрашивание по Граму, описаны в разд. 12.9.2.

У грамположительных бактерий, таких как *Staphylococcus*, *Bacillus* и *Lactobacillus* в муреиновую сетку встроены другие компоненты, в основном полисахариды и белки, что делает клеточную стенку сравнительно толстой. У грамотрицательных бактерий, таких как *Salmonella*, *E.coli* и *Azotobacter*, клеточная стенка тоньше и имеет более сложное строение (рис. 2.8). Муреиновый слой у этих бактерий снаружи покрыт гладким тонким мембраноподобным слоем липидов и полисахаридов, защищающим клетки от **лизозима** — антибактериального фермента, содержащегося в слезах, слюне и других биологических жидкостях, а также в белке куриного яйца. Лизозим расщепляет полисахаридный каркас муреина, что приводит к продырявливанию клеточной стенки и лизису клетки, т. е. к ее осмотическому набуханию и разрыву. Липидно-полисахаридный слой обуславливает также устойчивость грамотрицательных бактерий к пенициллину. Этот антибиотик блокирует образование перекрестных сшивок в муреине растущих грамположительных бактерий, что делает их клетки более чувствительными к осмотическому шоку.

Плазматическая мембрана, мезосомы и фотосинтетические мембраны

Как и у всех других организмов, живое вещество бактериальной клетки окружено полупроницаемой мембраной. По строению и функциям плаз-

матическая мембрана бактериальных клеток не отличается от плазматических мембран эукариотических клеток (разд. 5.9). Она служит также местом локализации дыхательных ферментов, а у некоторых бактерий она образует мезосомы и (или) фотосинтетические мембраны.

Мезосомы — складчатые структуры, представляющие собой впячивания плазматической мембраны клетки (рис. 2.5). Во время клеточного деления мезосомы, по-видимому, ассоциируются с ДНК, что обеспечивает разделение двух дочерних молекул ДНК после репликации и способствует образованию перегородки между дочерними клетками.

У фотосинтезирующих бактерий в мешковидных, трубчатых или пластинчатых впячиваниях плазматической мембраны содержатся фотосинтетические пигменты (в том числе обязательно бактериохлорофилл). Сходные мембранные образования участвуют и в фиксации азота.

Генетический материал (бактериальная «хромосома»)

Бактериальная ДНК представляет собой одиночную кольцевую молекулу длиной около 1 мм (т. е. она значительно длиннее, чем сама клетка), состоящую примерно из 5 млн. пар оснований. Суммарное содержание ДНК (геном), а следовательно, и количество закодированной в ней информации, в бактериальной клетке значительно меньше, чем в эукариотической: в типичном случае у бактерии ДНК содержит несколько тысяч генов, что в 500 раз меньше, чем в клетке человека (см. также табл. 2.2 и рис. 2.5).

Рибосомы

Рибосомы служат местом синтеза белков (см. табл. 2.2 и рис. 5.5).

Д. ТЕЙЛОР, Н. ГРИН, У. СТАУТ

БИОЛОГИЯ

...Книга представляет собой в высшей степени информативное и написанное на современном уровне справочное издание, охватывающее все разделы современной биологии – от систематики и биологии отдельных групп живых организмов до физиологии, генетики, морфологии, биохимии, теории эволюции, экологии.

чл.-корр. РАН А. В. ЯБЛОКОВ

...Книга принесет большую пользу в первую очередь студентам-биологам начальных курсов, будущим медикам и педагогам. Ее можно рекомендовать также как руководство для самообразования и как школьный учебник.

Вместо разрозненных курсов ботаники, зоологии, анатомии и общей биологии в старших классах нашей средней школы должна преподаваться именно такая биология.

д-р биол. наук Б. М. МЕДНИКОВ



Д. ТЕЙЛОР
Н. ГРИН
У. СТАУТ

БИОЛОГИЯ

в 3-х томах

2

БИОЛОГИЯ

BIOLOGICAL SCIENCE 1&2

D. J. Taylor B. Sc., Ph. D., C. Biol., F. I. Biol.
Director of Continuing Education
Strode's Sixth Form College, Egham

N. P. O. Green B. Sc., C. Biol., M. I. Biol.
Headmaster
St George's College, Buenos Aires, Argentina

G. W. Stout B. Sc., M. A., M. Ed., C. Biol., F. I. Biol.
Headmaster
International School of South Africa,
Mafikeng, South Africa

Editor

R. Soper B. Sc., C. Biol., F. I. Biol.
Formerly Vice-Principal and Head of Science
Collyers Sixth Form College, Horsham



CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS

Оглавление

Глава 11. Количественная экология	5		
11.1. Методы измерения средовых факторов	5		
11.1.1. Почвенные факторы	5		
11.1.2. Гидрологические факторы	9		
11.1.3. Климатические факторы	13		
11.2. Анализ биоты	15		
11.2.1. Методы учета организмов	15		
11.2.2. Методы обследования местности	20		
11.2.3. Методы оценки численности популяции	23		
11.2.4. Биотические индексы	25		
11.3. Экологические исследования	28		
11.3.1. Отчет об исследовании	29		
11.4. Синэкологическое исследование	29		
11.4.1. Картографирование местности	29		
11.4.2. Определение видов и оценка их обилия	32		
11.4.3. Регистрация и представление данных	32		
11.4.4. Сбор абиотических данных	36		
11.5. Аутоэкологическое исследование	36		
Глава 12. Микробиология и биотехнология	39		
12.1. Потребности для роста	41		
12.1.1. Необходимые питательные вещества	41		
12.1.2. Изменение условий окружающей среды	42		
12.2. Культуральные среды	44		
12.2.1. Твердые и жидкие среды	44		
12.2.2. Обогащенные и селективные среды	44		
12.2.3. Индикаторные среды	45		
12.2.4. Готовые среды	45		
12.3. Меры асептики	45		
12.3.1. Заливка чашек	45		
12.4. Методы инокуляции	47		
12.4.1. Посев на твердую среду	47		
		12.4.2. Посев в жидкую среду	50
		12.5. Рост бактерий	50
		12.5.1. Рост популяции	50
		12.5.2. Диауксия	52
		12.5.3. Образование первичных и вторичных метаболитов	53
		12.6. Измерение роста бактерий и грибов в культуре	53
		12.6.1. Число жизнеспособных клеток ..	53
		12.6.2. Общее число клеток	54
		12.6.3. Неколичественные методы	56
		12.7. Окрашенные бактерии — окрашивание по Граму	56
		12.8. Культивирование вирусов	56
		12.9. Лабораторная работа	57
		12.9.1. Содержание бактерий в молоке ..	57
		12.9.2. Бактериологические опыты	58
		12.9.3. Практическая работа с грибами	62
		12.10. Крупномасштабное производство	62
		12.10.1. Обзор	62
		12.10.2. Скрининг	62
		12.10.3. Расширение масштаба производства	63
		12.10.4. Устройство ферментера и его использование	66
		12.10.5. Периодическое, периодическое с добавлением субстрата и непрерывное культивирование	66
		12.10.6. Выделение и очистка продукта ..	68
		12.11. Продукция медицинского назначения ..	69
		12.11.1. Производство пенициллина	69
		12.11.2. Моноклональные антитела	70
		12.11.3. Инсулин и гормон роста человека	73
		12.12. Пищевые продукты и напитки	73
		12.12.1. Дрожжевое брожение — хлеб, пиво и вино	73

12.12.2. Молочнокислородное брожение — молочные продукты	75	13.3.7. Влияние особенностей самого растения (внутренних факторов) на интенсивность транспирации	116
12.12.3. Белок одноклеточных	76	13.3.8. Физиологическая роль транспирации	118
12.13. Сельское хозяйство	81	13.3.9. Устьица: строение и механизм работы	119
12.13.1. Генная инженерия	81	13.4. Подъем воды по ксилеме	121
12.13.2. Силос	81	13.5. Поглощение воды корнями	124
12.13.3. Азотфиксация	82	13.5.1. Симпластный и вакуолярный пути	126
12.14. Топливо из биомассы — новый источник энергии	82	13.5.2. Апопластный транспорт	126
12.14.1. Биогаз	83	13.6. Поглощение минеральных солей и их транспорт в корне	126
12.14.2. Этанол	83	13.7. Транспорт минеральных солей по растению	128
12.15. Добыча металлов микробиологическими методами	84	13.8. Транслокация органических веществ по флоэме	129
12.16. Ферментные технологии	86	13.8.1. Особенности транслокации по флоэме	129
12.16.1. Источник ферментов	86	13.8.2. Строение ситовидных трубок	130
12.16.2. Почему нужно выделять ферменты?	88	13.8.3. Данные, свидетельствующие о передвижении веществ по флоэме	132
12.16.3. Получение очищенных ферментов	88	13.8.4. Механизм транслокации веществ по флоэме	134
12.16.4. Изготовление фруктовых соков	88	13.8.5. Механизмы первой помощи — одна из возможных функций ситовидных пластинок, флоэмного белка и пластид	137
12.16.5. Размягчение мяса	89		
12.16.6. Стиральные порошки с биодобавками	90		
12.16.7. Имобилизованные ферменты	91		
12.17. Биосенсоры	93		
12.17.1. Преимущества и проблемы использования биосенсоров	94		
12.17.2. Контроль уровня глюкозы в крови	94		
12.17.3. Использование в медицине	95		
12.17.4. Применение в других областях	95		
Глава 13. Транспорт у растений	97	Глава 14. Транспорт у животных	139
13.1. Водный режим растений	99	14.1. Общие особенности кровеносной системы	139
13.1.1. Осмос	99	14.2. Эволюция кровеносной системы у животных	140
13.1.2. Терминология	99	14.2.1. Кольчатые черви	140
13.1.3. Водный потенциал (ψ)	99	14.2.2. Членистоногие	140
13.1.4. Осмотический потенциал (ψ_0)	100	14.2.3. Позвоночные	141
13.1.5. Гидростатический потенциал (ψ_s)	100	14.3. Состав крови	141
13.1.6. Движение воды между растворами за счет осмоса	100	14.3.1. Плазма	142
13.1.7. Осмос и растительные клетки	100	14.3.2. Клетки крови	143
13.1.8. Осмотическое движение воды из клетки в клетку	103	14.3.3. Тромбоциты (кровяные пластинки)	145
13.1.9. Влияние на мембраны нагревания и спиртов	103	14.4. Кровообращение	145
13.2. Движение воды по цветковому растению	108	14.5. Кровеносные сосуды	147
13.3. Транспирация и движение воды по листьям	108	14.5.1. Общее строение	147
13.3.1. Апопластный транспорт	111	14.5.2. Артерии	147
13.3.2. Симпластный транспорт	111	14.5.3. Артериолы	149
13.3.3. Вакуолярный транспорт	112	14.5.4. Капилляры	150
13.3.4. Выход воды через устьица	112	14.5.5. Венылы	150
13.3.5. Измерение интенсивности транспирации	112	14.5.6. Вены	151
13.3.6. Влияние средовых факторов на транспирацию	115	14.6. Образование тканевой жидкости	151
		14.7. Сердце	153
		14.7.1. Строение	153
		14.7.2. Сердечный цикл	156
		14.7.3. Миогенная стимуляция работы сердца	158

14.7.4. Регуляция частоты сокращений сердца	160	15.6.2. Борьба с онкологическими заболеваниями	235
14.7.5. Влияние физической нагрузки на сердечно-сосудистую систему ...	162	15.7. Старение	237
14.7.6. Кровяное давление	163	15.7.1. Изменения головного мозга	239
14.7.7. Регуляция кровяного давления ..	164	15.7.2. Изменения опорно-двигательной системы	240
14.7.8. Тахикардия и брадикардия	165	15.7.3. Изменения сердечно-сосудистой системы	242
14.8. Функции крови у млекопитающих ...	166	15.7.4. Изменения дыхательной системы	242
14.8.1. Транспорт кислорода	166	15.8. Респираторные и генетические патологии	243
14.8.2. Миоглобин	169		
14.8.3. Оксид углерода и гемоглобин ...	169	Глава 16. Координация и регуляция у растений	244
14.8.4. Транспорт диоксида углерода ...	170	16.1. Движения растений	244
14.8.5. Защитные функции крови	171	16.1.1. Тропизмы	244
14.9. Иммунная система	175	16.1.2. Таксисы	245
14.9.1. Антитела, антигены, В-клетки и Т-клетки	175	16.1.3. Кинезы	247
14.9.2. Т-клетки и клеточный иммунный ответ	177	16.2. Ростовые вещества растений	247
14.9.3. В-клетки и гуморальный иммунный ответ	178	16.2.1. Движения растений	247
14.9.4. Иммунная память	178	16.2.2. Ауксины и геотропизм	252
14.9.5. Типы иммунитета	180	16.2.3. Механизм действия ауксинов	255
14.9.6. Моноклональные антитела	183	16.2.4. Другие эффекты ауксинов	255
14.9.7. Группы крови	183	16.2.5. Практическое применение ауксинов	255
14.9.8. Резус-фактор	184	16.2.6. Гиббереллины	258
14.9.9. Пересадка тканей и органов	186	16.2.7. Цитокинины	265
Глава 15. Здоровье и болезнь	188	16.2.8. Абсцизовая кислота	267
15.1. Что понимать под здоровьем и болезнью?	188	16.2.9. Этилен (этен)	267
15.2. Эпидемиология болезней	190	16.3. Синергизм и антагонизм	268
15.2.1. Вакцинация	192	16.3.1. Рост побегов	268
15.3. Инфекционные болезни	195	16.3.2. деление и дифференцировка клеток	268
15.3.1. Холера	204	16.3.3. Апикальное доминирование	269
15.3.2. Туберкулез	206	16.3.4. Опадение	270
15.3.3. Малярия	210	16.3.5. Рост пыльцевой трубки, завязывание и развитие плодов, партенокарпия	271
15.3.4. Синдром приобретенного иммунодефицита (СПИД)	213	16.4. Фитохром и влияние света на развитие растений	272
15.3.5. Брюшной тиф и паратиф (<i>Salmonella typhi</i> и <i>S. paratyphi</i>)	219	16.4.1. Этиология	272
15.3.6. Сальмонеллезы и другие бактериальные пищевые отравления	220	16.4.2. Открытие фитохрома	272
15.4. Дезинфицирующие средства, стерилизация и антисептика	222	16.4.3. Фотопериодизм и цветение	274
15.4.1. Антисептики и дезинфектанты	223	16.4.4. Качество и количество цвета	275
15.4.2. Стерилизация	224	16.4.5. Восприятие и передача сигнала	276
15.4.3. Антибиотики	225	16.4.6. Механизм действия фитохрома	276
15.5. Сердечно-сосудистые заболевания	228	16.5. Яровизация и цветение	276
15.5.1. Атеросклероз	228	16.5.1. Фотопериодизм и регуляция покоя	277
15.5.2. Причины атеросклероза; методы профилактики сердечно-сосудистых заболеваний	229		
15.5.3. Лечение сердечно-сосудистых заболеваний	231	Глава 17. Координация и регуляция у животных ..	279
15.6. Злокачественные новообразования ...	232	17.1. Нервная система	279
15.6.1. Причины возникновения опухолей	233	17.1.1. Нервный импульс	280
		17.1.2. Синапсы	286

17.2. Нервная система (ЦНС и ПНС)	297	18.2.4. Опорно-двигательная система позвоночных	373
17.2.1. Периферическая нервная система	297	18.3. Анатомическое строение скелета млекопитающих (на примере кролика)	374
17.2.2. Рефлекс и рефлекторные дуги	298	18.3.1. Осевой скелет	374
17.2.3. Вегетативная нервная система	300	18.3.2. Строение и функции позвонков у кролика	376
17.2.4. Центральная нервная система	304	18.3.3. Скелет конечностей	379
17.3. Эволюция нервной системы	314	18.3.4. Суставы	381
17.3.1. Кишечнополостные	314	18.4. Мышечная система	383
17.3.2. Кольчатые черви	315	18.4.1. Особенности скелетных мышц	383
17.3.3. Членистоногие	315	18.4.2. Гистология поперечнополосатых мышц	383
17.4. Сенсорные рецепторы	315	18.4.3. Ультраструктура поперечнополосатых мышц	384
17.4.1. Механизм трансдукции	316	18.4.4. Механизм мышечного сокращения; теория скользящих нитей	385
17.4.2. Свойства рецепторов	316	18.4.5. Источники энергии	388
17.5. Строение и функции рецепторов	319	18.4.6. Влияние тренировки на работоспособность мышц	389
17.5.1. Механорецепторы	319	18.4.7. Медленные и быстрые мышечные волокна	389
17.5.2. Терморецепторы	320	18.5. Локомоция у некоторых беспозвоночных	391
17.5.3. Глаз	320	18.5.1. Локомоция у дождевого червя (<i>Lumbricus terrestris</i>)	391
17.5.4. Ухо млекопитающих	329	18.5.2. Локомоция у насекомых	392
17.6. Эндокринная система	333	18.6. Локомоция у позвоночных	394
17.6.1. Механизм действия гормонов	336	18.6.1. Плавание у рыб	394
17.6.2. Гипоталамо-гипофизарная система	339	18.6.2. Поступательное движение рыб	394
17.6.3. Паразитовидные железы	341	18.6.3. Локомоция у костистых рыб (на примере сельди)	395
17.6.4. Щитовидная железа	342	18.6.4. Локомоция у четвероногих (на примере собаки)	396
17.6.5. Надпочечники	344	18.6.5. Локомоция у человека	396
17.6.6. Поджелудочная железа	346	Глава 19. Гомеостаз	399
17.7. Изучение поведения (этология)	349	19.1. Системы управления в биологии	400
17.8. Врожденное поведение	350	19.2. Регуляция уровня глюкозы в крови	403
17.8.1. Безусловные рефлексы у позвоночных	352	19.3. Терморегуляция	404
17.8.2. Инстинкты	354	19.3.1. Влияние температуры на рост и распространение растений	404
17.8.3. Мотивация	354	19.3.2. Адаптации растений к низким температурам	404
17.8.4. Врожденные пусковые механизмы	356	19.3.3. Адаптации растений к высоким температурам	405
17.8.5. Биологические ритмы	356	19.3.4. Влияние температуры на рост и распространение животных	406
17.8.6. Территориальность	357	19.3.5. Получение тепла — эктотермия и эндотермия	406
17.8.7. Ухаживание и спаривание	359	19.3.6. Потери тепла	407
17.8.8. Агрессивное (агонистическое) поведение	361	19.3.7. Внутренняя и поверхностная температура тела	408
17.8.9. Социальная иерархия	363	19.4. Эктотермные животные	409
17.8.10. Альтруистическое поведение	365	19.4.1. Терморегуляция у водных эктотермных животных	409
17.9. Приобретенное поведение	366	19.4.2. Терморегуляция у наземных эктотермных животных	409
17.9.1. Память	366	19.5. Эндотермные животные	411
17.9.2. Научение	367	19.5.1. Строение кожи	411
Глава 18. Опорно-двигательная система животных	369		
18.1. Скелетные системы	370		
18.1.1. Функции скелета	370		
18.1.2. Гидростатический скелет	370		
18.1.3. Экзоскелет	370		
18.1.4. Эндоскелет	371		
18.2. Скелетные ткани	372		
18.2.1. Хрящ	372		
18.2.2. Костная ткань	372		
18.2.3. Связь структуры и функции	373		

19.5.2. Источники тепла (телопродукция)	414	19.5.6. Адаптации к жизни в холодном климате	419
19.5.3. Теплоотдача	414	19.5.7. Адаптации к жизни при высоких температурах	421
19.5.4. Тепловой баланс и роль гипоталамуса	416	19.6. Печень	422
19.5.5. Адаптации к экстремальным климатическим условиям	419	19.6.1. Строение печени	423
		19.6.2. Функции печени	424

11

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Принципы экологии, рассмотренные в предыдущей главе, основаны на качественных и количественных данных, полученных при исследовании животных, растений, микроорганизмов и абиотических факторов. В этой главе речь пойдет о качественных и количественных аспектах собственно экологических исследований и в общих чертах будут описаны методы и приемы сбора, представления и анализа информации по биотическим и абиотическим компонентам среды.

Прежде чем приступить к любому, не только экологическому, исследованию необходимо четко определить его цели и задачи, а также требуемую степень точности получаемых сведений. От этого будут зависеть выбор методов и характер собираемых данных, которые должны быть адекватны прогнозируемым выводам. Во многих случаях такое предварительное планирование облегчает работу и позволяет экономить время, деньги, ресурсы и силы. Однако важно подчеркнуть, что программа исследований зачастую меняется уже в ходе их проведения по мере возникновения неожиданных проблем или накопления новых данных.

11.1. Методы измерения средовых факторов

К главным средовым факторам, которые должны быть изучены для того, чтобы дополнить анализ биотического компонента, относятся особенности почвы, гидрологии, топографии и климата (влажность, температура, освещенность, ветер). Многие методы, используемые для измерения этих факторов, приведены ниже в разделах, где описаны опыты, которые в состоянии провести студенты. Другие мы рассмотрим только в общих чертах.

11.1.1. Почвенные факторы

Почвы существенно различаются по своей структуре и химическому составу. Для получения общего представления о профиле почвы делают ее разрез таким образом, чтобы он был строго вертикальным с гладкими стенками. Мощность (толщину) различных по величине почвенных частиц и цвету слоев (горизонтов) можно измерить в нем непосредственно, а заодно взять из них пробы для проведения соответствующих анализов.

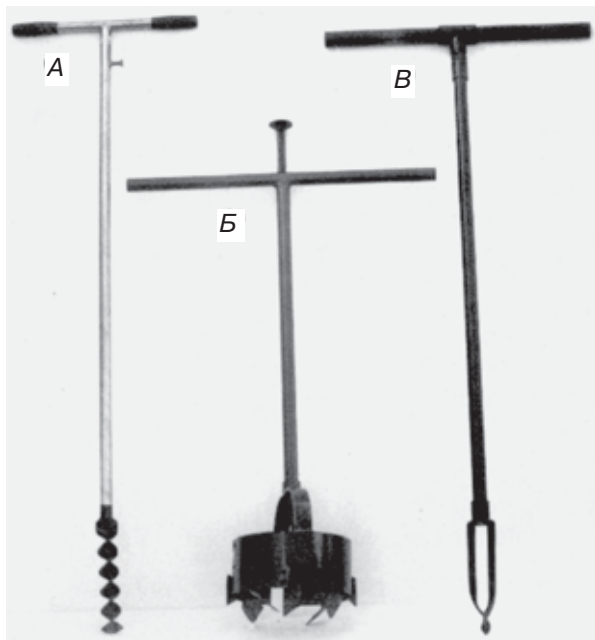


Рис. 11.1. А — простой винтовой (шнековый) бур; Б — цилиндрический бур; В — «голландский» бур.

Можно также использовать почвенные буры-пробоотборники (рис. 11.1). Этот похожий на штопор инструмент вкручивается в грунт на нужную глубину, а потом вытягивается. Иногда за одно опробование им можно получить пробы сразу из нескольких горизонтов. Почву с разных уровней режущей головки упаковывают для дальнейшего анализа в отдельные пакеты, которые соответственно этикетировываются: время, место, глубина бурения.

Примечания

1. Образцы почвы нельзя долго хранить в полиэтиленовых пакетах, потому что они могут заплесневеть. Изменения температуры и влажности повлияют на почвенную микрофлору, а это скажется на рН почвы и форме, в которой присутствуют в ней биогенные элементы.
2. Наиболее удобным для предварительного установления почвенного профиля и, следовательно, типа почвы является винтовой (шнековый) бур (рис. 11.1, А). Он позволяет получить достаточно мате-

риала для анализа рН и определения механического состава горизонтов в полевых условиях, однако для более точного определения влажности, содержания органического вещества, микрофлоры и т. п. предпочтительнее образцы, отбираемые «голландским» или цилиндрическим бурами (рис. 11.1, Б, В). Винтовым буром особенно трудно получить достаточное количество незагрязненного материала со строго определенной глубины, если механический состав почвы грубый.

Опыт 11.1. Определение содержания воды в образце почвы

Материалы и оборудование

Примерно 80 г почвы
Тарелка из алюминиевой фольги
Весы с ценой деления 0,1 г
Печь с термостатом
Термометр со шкалой до 150 °С
Эксикатор
Щипцы

Методика

1. Взвесьте пустую тарелку из фольги. Запишите ее массу (*a*).
2. Положите на нее измельченный образец почвы и взвесьте. Запишите массу (*b*).
3. Поставьте тарелку с почвой в печь с температурой 110 °С на 24 ч.
4. Выньте образец из печи и остудите в эксикаторе.
5. Взвесьте остывший образец и запишите массу.
6. Снова поставьте образец в печь с температурой 110 °С на 24 ч.
7. Повторяйте этапы 4 и 5, пока взвешивания не дадут одинаковые результаты (постоянную массу). Запишите эту массу (*c*).
8. Рассчитайте процентное содержание воды в почве по формуле:

$$[(c - a)/(b - a)] \times 100\%.$$

9. Сохраните образец почвы в эксикаторе для опыта 11.2.

Примечание

Полученная в этом опыте величина свидетельствует об общем содержании воды в почве (абсолютная влажность). Она зависит от количества осадков, выпавших за последнее время. К связанным с водой показателям почвы относятся также полевая влагоемкость и доступная почвенная вода (влага). **Полевая влагоемкость** — это количество воды, сохраняющееся в почве после того, как ее избыток дренируется под действием гравитации. Для измерения этой величины почву на участке поливают до тех пор, пока вода несколько минут не будет стоять на поверхности. Через 48 ч берут образец для определения и работают, как описано выше. **Доступная влага** — это вода, которую способны всосать корни растений. Ее можно определить, высушив взвешенный образец до постоянной массы при комнатной температуре. Разница между влажной и сухой массами составит количество доступной влаги.

Опыт 11.2. Определение содержания органического вещества (гумуса) в образце почвы

Материалы и оборудование

Высушенный образец почвы из эксперимента 11.1 в эксикаторе
Тигель с крышкой
Тренога, бунзеновская горелка, асбестовый коврик, треугольник из огнеупорной глины
Эксикатор
Щипцы

Методика

1. Сильно нагрейте тигель с крышкой на горелке, чтобы полностью его высушить. После того как он остынет в эксикаторе, взвесьте и запишите его массу (*a*).
2. Положите в тигель высушенный образец почвы (полученный в опыте 11.1 и хранящийся в эксикаторе) и взвесьте все вместе. Запишите массу (*b*).
3. Прокаливайте образец почвы в тигле, закрытом крышкой в течение 1 ч (тигель должен раскалиться докрасна), чтобы выжечь все органическое вещество. Дайте остыть 10 мин и поставьте в эксикатор.

4. Взвесьте остывший тигель с образцом.
5. Повторяйте этапы 3 и 4, пока не получите постоянную массу. Запишите ее (*c*).
6. Рассчитайте процентное содержание органики по формуле:

$$[(b - c)/(b - a)] \times 100\%.$$

7. Повторите этот опыт с образцами почвы, взятыми из разных мест, чтобы показать, что в разных почвах содержится неодинаковое количество органического вещества.

Примечание

Содержание органики, установленное в этом опыте, относится к сухой, а не влажной (свежей) почве. Используя данные опыта 11.1, можно пересчитать его и для свежей почвы.

1.1. При анализе свежего образца почвы массой 60 г были получены следующие результаты. После однократного нагревания при 110 °С и охлаждения в эксикаторе его постоянная сухая масса равнялась 45 г. Затем после однократного прокаливания в тигле и охлаждения в эксикаторе его новая масса составила 30 г. Рассчитайте абсолютную влажность исходного образца и содержание в нем (т. е. в свежей почве) органики.

Опыт 11.3. Определение содержания воздуха в образце почвы

Материалы и оборудование

Жестяная банка объемом примерно 200 мл
Химический стакан объемом примерно 500 мл
Вода
Мерный цилиндр на 100 мл
Фломастер
Сверло
Металлический шуп

Методика

1. Поставьте жестяную банку открытым торцом вверх в химический стакан и заполните его водой выше кромки банки. Отметьте фломастером уровень воды в стакане.
2. Осторожно выньте банку с водой и измерьте объем этой воды мерным цилиндром. Запишите результат (*a*). Уровень воды в стакане, естественно, упадет.
3. Сверлом сделайте в днище банки примерно 8 маленьких отверстий.
4. Очистите от растительности участок почвы и воткните в нее открытым торцом банку, так чтобы в отверстиях днища показалась земля. Осторожно выкопайте банку, переверните ее и удалите лишнюю почву, находящуюся выше края банки.
5. Снова поставьте банку с почвой открытым торцом вверх в стакан с водой и разрыхлите почву, чтобы из нее быстрее выходил воздух.
6. Уровень воды в стакане понизится, поскольку она будет проникать в банку, вытесняя воздух из находящейся там почвы.
7. Долейте в стакан воду из мерного цилиндра до исходного уровня, отмеченного фломастером. Запишите, сколько добавлено воды (*b*).
8. Процентное содержание воздуха (по объему) в образце почвы рассчитайте по формуле:

$$(b/a) \times 100\%.$$
9. Повторите этот опыт с почвой из разных мест.

Опыт 11.4. Определение примерной доли разных твердых частиц в образце почвы (т. е. определение ее механического состава)

Материалы и оборудование

Мерный цилиндр на 500 мл
Образец почвы объемом 100 мл
300 мл воды

Методика

1. Насыпьте почву в мерный цилиндр и залейте водой.
2. Сильно встряхните цилиндр.
3. Дайте смеси осесть в течение 48 ч. После того как почва осядет, будут хорошо видны разные фракции, отличающиеся друг от друга по плотности и площади поверхности частиц.
4. Определите по делениям на стекле цилиндра объем различных гранулометрических фракций образца.

Результаты

Будет заметна разница между компонентами почвы. Органика останется плавать на поверхности, некоторая часть глины образует взвесь, более крупные ее частицы осядут на слой песка, а в самом низу окажутся камешки.

Опыт 11.5. Определение pH образца почвы*Материалы и оборудование*

Длинная пробирка (145 мм) с пробкой
Штатив для пробирок
Сульфат бария
Универсальный индикаторный раствор ВДН и цветная схема к нему
Образец почвы
Шпатель
Дистиллированная вода
Пипетка на 10 мл

Методика

1. Насыпьте в пробирку почву высотой примерно 1 см и добавьте столько же сульфата бария, который приведет к флокуляции частиц глины, переходящих во взвесь.
2. Добавьте 10 мл дистиллированной воды и 5 мл универсального индикаторного раствора ВДН. Закройте пробирку пробкой, сильно взболтайте и дайте содержимому отстояться 5 мин.

3. Сравните цвет жидкости в пробирке с цветной схемой ВДН и определите соответствующее значение рН.
4. Повторите этот опыт с образцами почвы из разных мест.

Примечание

При исследовании почвы рН является одной из наиболее важных характеристик. Несмотря на простоту определения, значение рН зависит от множества взаимодействующих факторов и позволяет судить о содержании в почве питательных веществ; кроме того, величина рН указывает на то, какие виды растений (и соответственно животных) могут успешно развиваться на данных почвах. Кислые почвы, как правило, менее богаты питательными веществами, поскольку в меньшей степени способны удерживать катионы.

11.1.2. Гидрологические факторы

Вода, как и почва, — важная среда обитания. В этом разделе будут рассмотрены некоторые простые методы, применяемые для мониторинга ее физико-химических свойств, жизненно важных для организмов.

Опыт 11.6. Определение рН пробы воды

Материалы и оборудование

Универсальная индикаторная бумага или рН-метр

Проба воды

Методика

Вариант 1

Опустите в пробу воды полоску индикаторной бумаги и сравните приобретенный ею цвет с приложенной цветной шкалой. Считайте соответствующее значение рН.

Вариант 2

Ополосните зонд рН-метра дистиллированной водой, окуните его в пробу воды и считайте значение рН. Этот метод дает более точные цифры, однако прибор перед экспериментом надо ак-

куратно откалибровать, используя стандартные растворы с известным значением рН. Перед тем как вернуть зонд в исходный буферный раствор, ополосните его дистиллированной водой.

Опыт 11.7. Определение содержания хлорид-ионов в пробе воды (приблизительная оценка солености)

Материалы и оборудование

Проба воды

Пипетка на 10 мл

Бюретка

Дистиллированная вода

3 конических колбы

Белая кафельная плитка

Индикаторный раствор хромата калия

50 мл раствора нитрата серебра (2,73 г/100 мл).

Методика

1. Налейте пробу воды (10 мл) в коническую колбу и добавьте 2 капли раствора хромата калия.
2. Из бюретки капайте раствор нитрата серебра, постоянно встряхивая колбу.
3. Титрование окончите, когда осадок хлорида серебра покраснеет.
4. Повторите это титрование еще с двумя пробами по 10 мл. Рассчитайте средний объем израсходованного раствора нитрата серебра.
5. Этот объем приблизительно равен содержанию хлорид-ионов в воде (г/л).

Опыт 11.8. Определение содержания растворенного кислорода в пробе воды

Ниже описывается метод Винклера, дающий точный результат, но требующий много реактивов. Менее точный, но более простой метод приведен в руководстве Nuffield Advanced Science, Biological Science.

В продаже имеются портативные «полевые наборы» для применения метода Винклера (например, фирмы Hanna).

Материалы и оборудование

10 мл щелочного раствора иодида: 3,3 г NaOH и 2,0 г KI в 10 мл дистиллированной воды. (Обращаться с осторожностью!)

10 мл раствора хлорида марганца (4,0 г $MnCl_2$ в 10 мл дистиллированной воды)

5 мл концентрированной соляной кислоты. (Обращаться с осторожностью!)

Индикаторный раствор крахмала

Дистиллированная вода

0,01 М раствор тиосульфата натрия (см. п. 8 «Методики»)

3 градуированные пипетки по 5 мл

Бюретка

Белая кафельная плитка

3 конических колбы

Проба воды объемом 250 мл в пробоотборной колбе с притертой стеклянной пробкой.

Методика

1. Аккуратно, без плеска, опустите пробоотборную колбу в воду и закройте ее под водой притертой пробкой, чтобы внутрь не попали пузырьки воздуха.
2. С помощью пипеток добавьте к пробе 2 мл раствора хлорида марганца и 2 мл щелочного раствора иодида; кончики пипеток должны касаться дна колбы с пробой. Более тяжелые растворы солей вытеснят разные объемы воды из горлышка. Вновь аккуратно закройте колбу притертой пробкой (колба должна быть полной) и энергично встряхните ее, чтобы смешать реактивы со всем объемом воды. Образуется сложный осадок оксида-гидроксида марганца, количество которого прямо пропорционально содержанию в воде кислорода. Такую пробу можно долго хранить (например, отправить для продолжения анализа в лабораторию).
3. Добавьте 2 мл концентрированной соляной кислоты и закройте колбу пробкой, чтобы в нее не попали пузырьки воздуха. Энергично встряхните колбу, растворяя осадок. Образуется раствор иода в избытке иодида калия. Количества иода будет прямо пропорционально исходному содержанию кислорода в пробе воды. Теперь

кислород связан, и контакт с воздухом на результате не отразится.

4. Перенесите 50 мл этого раствора в коническую колбу. Из бюретки оттитруйте его 0,01 М раствором тиосульфата натрия следующим образом:
 - a) постоянно встряхивая колбу, добавляйте в нее раствор тиосульфата натрия, пока не исчезнет желтый цвет пробы;
 - b) добавьте 3 капли раствора крахмала и продолжайте титровать, встряхивая колбу, пока не исчезнет черно-синий цвет крахмала;
 - в) запишите объем израсходованного раствора тиосульфата.
5. Повторите этап 4 с двумя другими пробами по 50 мл и рассчитайте средний объем использованного для титрования реактива (x).
6. В описанной методике 1 мл 0,01 М раствора тиосульфата соответствует 0,056 мл кислорода при стандартных температуре и давлении (СТД).
7. Рассчитайте концентрацию кислорода в 1 л воды по следующей формуле:
 Кислород (мл/л) = $0,056 \times x \times 1000/50$ (СТД),
 где x — объем раствора тиосульфата, необходимого для титрования 50 мл пробы.
8. При сравнительных исследованиях загрязнения воды и БПК (биохимической потребности в кислороде) концентрация растворенного кислорода обычно выражается в мг/л. Расчет окончательного результата упростится, если использовать 0,0125 М раствор тиосульфата натрия. Тогда 1 мл этого раствора будет эквивалентен 0,1 мг кислорода.
 - a) Приготовьте маточный 0,1 М раствор тиосульфата натрия ($Na_2S_2O_3 \cdot 5H_2O$). Для этого растворите 24,82 г этого вещества в дистиллированной воде. Добавьте гранулу гидроксида натрия (NaOH) и доведите объем раствора до 1 литра. Этот раствор следует хранить

в бутылке темного стекла не более 2–3 недель.

б) Если необходимо, то приготовьте 0,0125 М рабочий раствор тиосульфата натрия. Для этого возьмите 125 мл маточного раствора и доведите его объем до 1 л (разбавление $\times 8$).

в) Повторите все процедуры так, как описано в пп. 1–5, но в п. 4 используйте 0,0125 М раствор тиосульфата натрия:

O_2 в пробе (мг/л) = $x \times 0,1 \times 1000/50 = 2x$, где x — средний объем 0,0125 М раствора тиосульфата натрия, необходимый для титрования 50 мл пробы.

9. Иногда полезно сравнить реальное содержание кислорода с его потенциальным максимальным значением — **уровнем насыщения**. Это особенно интересно, если вода в данном месте анализируется в разное время года, т. е. при разной температуре, поскольку именно от температуры зависит количество кислорода, которое удерживается в растворе. Следовательно, чтобы оценить уровень насыщения раствора этим газом, надо знать температуру. Ее легко измерить обычным ртутным термометром. Пользуясь табл. 11.1, рассчитайте процент насыщения воды кислородом по формуле:

$$\frac{O_2 \text{ в анализируемой пробе, мг/л}}{O_2 \text{ в насыщенном растворе, мг/л}} \times 100\%.$$

Примечания

1. Довольно часто для экономии реактивов анализируют пробы воды объемом 25 мл. Тогда при окончательном расчете следует пользоваться другим переводным коэффициентом: O_2 (мг/л) = $4x$.
2. Очень важно полностью растворить осадок, поскольку в нем сосредоточен весь бывший в воде кислород. Возможно, для этого придется добавить несколько больше кислоты.
3. Чтобы весь кислород перешел в осадок, необходимо добавлять достаточное коли-

Таблица 11.1. Растворимость кислорода в воде

Температура, °С	Точка насыщения для O_2 , мг/л	Поправочная величина для морской воды, мг/л
0	14,63	0,0925
1	14,23	0,0890
2	13,84	0,0857
3	13,46	0,0827
4	13,11	0,0798
5	12,77	0,0771
6	12,45	0,0745
7	12,13	0,0720
8	11,84	0,0697
9	11,55	0,0675
10	11,28	0,0653
11	11,02	0,0633
12	10,77	0,0614
13	10,53	0,0595
14	10,29	0,0577
15	10,07	0,0559
16	9,86	0,0543
17	9,65	0,0527
18	9,46	0,0511
19	9,27	0,0496
20	9,08	0,0481
21	8,91	0,0467
22	8,74	0,0453
23	8,57	0,0440
24	8,42	0,0427
25	8,26	0,0415
26	8,12	0,0404
27	7,97	0,0393
28	7,84	0,0382
29	7,70	0,0372
30	7,57	0,0362

ПРИМЕЧАНИЯ. Растворимость кислорода в воде зависит от температуры, атмосферного давления и концентрации солей в растворе. В соленой воде точка насыщения ниже, поэтому необходимо вводить соответствующие поправки. Эти поправки надо умножать на соленость в промилле и вычитать это произведение из показателя для пресной воды (в среднем столбце).

Данные основаны на работе Монтгомери, Тора и Кокберна в Научно-исследовательской лаборатории загрязнения воды и взяты из кн: Klein L., (1966) *River Pollution*, Vol. 3, Butterworth.

чество хлорида марганца и щелочного раствора иодида. На практике можно использовать стеклянную колбу с притертой пробкой любых размеров, лишь бы эти два реактива добавлялись туда в одинаковом количестве из расчета примерно

1 мл каждого из них на 100 мл анализируемой воды.

4. При отборе проб в поле колбу надо не менее трех раз ополоснуть в исследуемой воде, а потом уже заполнять ее. Горлышко следует направлять против течения, чтобы вода легко заливалась внутрь без пузырьков воздуха. Перед взятием пробы колбу необходимо тщательно вымыть и, если возможно, то с использованием кислоты (т. е. сделать ее химически чистой).
5. Беря пробы из водоема, который может быть загрязнен, всегда надевайте водонепроницаемые перчатки (например, резиновые). В мелких ручьях пробы берут с середины русла. В более глубоких водоемах надо удалиться от берега — по пирсу или на лодке. Во всех случаях необходимо соблюдать меры техники безопасности.

Опыт 11.9. Определение биохимической потребности в кислороде (БПК) пробы воды

В предыдущем эксперименте определялось наличное содержание кислорода в водоеме. Это полезный исходный параметр. Однако он может меняться в широких пределах даже в течение суток, что зависит от других средовых факторов, например от освещенности и силы ветра. Более стойкий показатель — скорость потребления кислорода присутствующими в воде организмами. Если в водоем поступает много органических остатков, то активизируются микробы-редуценты, быстро истощающие запасы растворенного кислорода. Это непосредственно сказывается на их собственной дальнейшей жизнедеятельности и на судьбе всех прочих аэробных обитателей водоема.

Материалы и оборудование

Проба воды объемом 0,5–1,0 л

Вариант 1

Реактивы и посуда, необходимые для метода Винклера (эксперимент 11.8)

Вариант 2

Откалиброванный соответствующим образом кислородный электрод

Методика

Подготовка

1. Если это необходимо, то откорректируйте рН пробы: он должен составлять 6,5–8,5 (для оптимизации микробной активности).
2. Если известно, что кислорода в пробе очень мало (например, в ней уже определено его растворенное количество), то оксигенируйте ее в течение 5–10 мин. Это важно, поскольку анализ показывает потенциальную скорость потребления кислорода, и результаты могут быть недостоверными при исходном недостатке кислорода.
3. Если есть подозрение, что в пробе много органики, то перед инкубацией приготовьте ее разведения (см. примечание в конце методики). Убедитесь, что БПК используемой для этого чистой воды пренебрежимо мала. Для этого инкубируйте ее так же, как пробы. Если в этой воде очень мало растворенного кислорода, то при расчете результата сделайте поправку не только на коэффициент разведения, но и на эти потери.

Анализ

1. Разлейте пробу (если надо, то разведенную) по трем стеклянным колбам с притертыми пробками емкостью 125 или 250 мл. Лейте осторожно, чтобы внутрь не попали пузырьки воздуха. Колбы должны быть заполнены полностью.
2. Сразу же определите содержание растворенного кислорода в одной из колб (мг/л).
3. Инкубируйте две другие колбы *в темноте* (исключающей фотосинтез) при стандартной температуре (20 °С) или температуре исходной пробы в течение 1–5 сут. Обычно инкубируют при 20 °С 5 сут.
4. Определите содержание кислорода в этих колбах (мг/л).
5. Вычтите среднее для двух инкубированных колб значение из исходного. Это даст БПК, если только пробу перед инкуба-

цией не разводили. В случае разведения используйте формулу:

$$\text{БПК} = (x - y)(a + 1) \text{ мг/л},$$

где x — исходное содержание растворенного кислорода (мг/л); y — среднее окончательное его содержание (мг/л); a — отношение объема добавленной воды к объему пробы.

Примечание

Речная вода обычно не требует разбавления. Если загрязнение сильное, то разводить приходится раз в пять. Такая вода опасна для здоровья, работать с ней надо очень осторожно, и в учебных целях ее лучше не использовать. Раньше для разведения обычно брали водопроводную воду, однако высокое содержание в ней хлора влияет на микробную активность. Желательно пользоваться «синтетической» водой — дистиллированной или деионизованной с добавлением нужных химикатов. Рекомендации по приготовлению такой воды приведены в работе Н. Л. Golterman, R. S. Clymo, M. A. M. Ohnstad (1978) *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*, IBP Handbook № 8, Blackwell Scientific Publications, 2nd edition.

Пробы с БПК более 6 мг/л или с окончательным содержанием растворенного кислорода ниже 40%-ного уровня насыщения надо проанализировать еще раз, предварительно разбавив.

В некоторых случаях значительная часть БПК приходится на окисление аммиака. При желании эту нитрификацию можно подавить, добавив к каждой повторности 1 мл раствора аллилтиомочевины концентрацией 0,5 г/л. Подробнее данный вопрос обсуждается в названной выше работе (Golterman et al.).

Скорость течения воды

Простейшим методом измерения скорости течения воды служит измерение времени, необходимого какому-либо плавущему предмету для того, чтобы пройти известное расстояние. Чтобы исключить влияние ветра, этот предмет должен минимально выступать над поверхностью воды. Можно также использовать L-образную

трубку диаметром 2 см с коленами 50 и 10 см. Ее ставят в воду вертикально коротким коленом против течения. Скорость течения воды определяют, измеряя высоту подъема воды в длинном колене по формуле:

$$v = \sqrt{(2hg)},$$

где v — скорость течения воды (см/с); g — ускорение силы тяжести (981 см/с²); h — высота столба воды (см).

11.1.3. Климатические факторы

Ниже приведено несколько простых методов измерения ряда атмосферных и климатических параметров.

Влажность воздуха

Относительная влажность воздуха — это отношение количества содержащейся в нем воды к количеству, соответствующему точке насыщения его водяным паром. Эта последняя величина зависит от температуры, поскольку при нагревании воздух расширяется и может удерживать больше молекул воды. Относительную влажность измеряют **пращевым психрометром** (рис. 11.2), в котором два термометра — с влажным и сухим шариками установлены рядом на крутильной деревянной рамке. Ее вращают как трещотку на футболе, пока на обоих термометрах не установятся постоянные температуры. Потом их сравнивают по психрометрической таблице или по специально откалиброванной раздвижной линейке, прилагаемой к прибору, и получают относительную влажность воздуха. По относительной влажности можно также определить точку росы — температуру, при которой воздух окажется насыщенным водяным паром и этот пар сконденсируется на предметах в виде капелек воды.

Температура

Температуру воздуха, воды и почвы нетрудно измерить ртутным термометром, однако отдельное ее значение в экологии малоинформативно. Гораздо важнее знать амплитуду ее колебаний за некоторый период времени. Для этого обычно

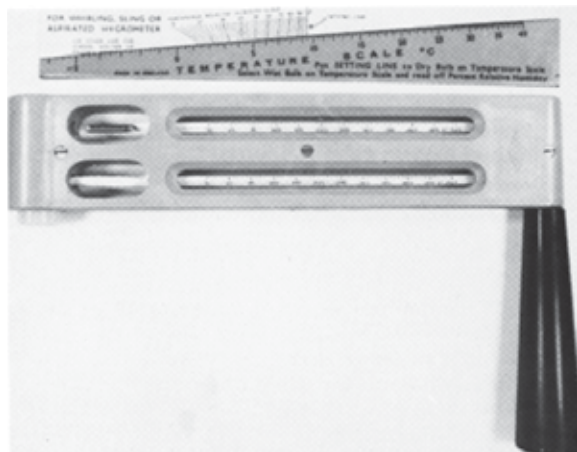


Рис. 11.2. Працевой психрометр.

используют самописец или показания специальных максимального и минимального термометров.

Температуру микроместообитаний или труднодоступных местообитаний, например в середине древесного ствола, определяют терморезистором, или термистором (рис. 11.3). Это электропроводник в виде тонкого шупа, который можно вставить в очень узкую щель. Измерив сопротивление термистора и сравнив его с ранее составленной таблицей, где каждому

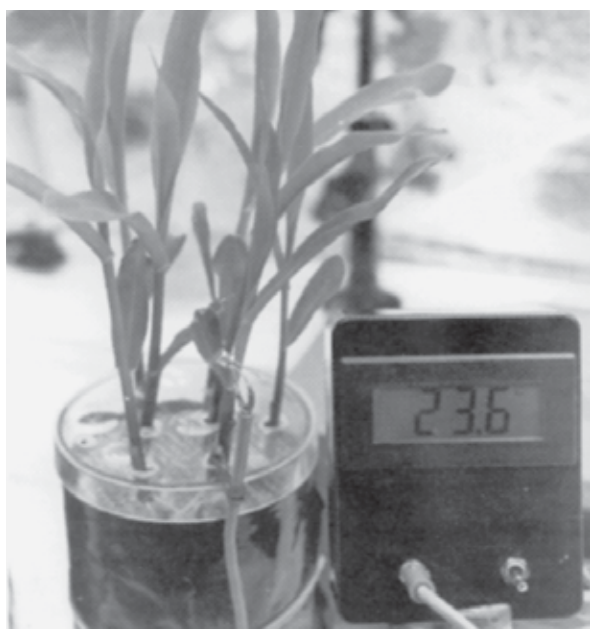


Рис. 11.3. Термистор (терморезистор) в действии.

сопротивлению соответствует определенная температура, можно установить температуру среды, в которую помещен термистор.

Для микроместообитаний тоже важно определять амплитуду температуры и ее экстремальные значения (микроклимат), поскольку именно эти параметры часто объясняют исчезновение из данного места определенных видов, например чувствительных к заморозкам растений.

Свет

Свет различается по своей интенсивности, продолжительности освещения и качественному составу (т. е. по длине волны). Все эти три параметра важны с экологической точки зрения; их измеряют специальными приборами. На практике для сравнения освещенности различных участков обычно достаточно знать относительное количество света, падающее за короткое время на определенную площадь. С этой целью можно воспользоваться обычным фотоэкспонетром. Чтобы определить количество света, получаемого средой за достаточно длительный период времени, можно использовать озалидную бумагу с «накопительной» светочувствительностью.

Скорость и направление ветра

Скорость и направление ветра в данный момент времени не дают существенной экологической информации об условиях местообита-

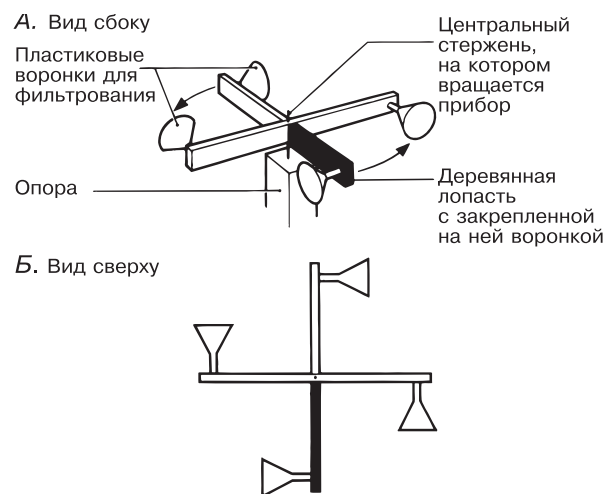


Рис. 11.4. Простейший анемометр, который можно использовать для определения скорости ветра по числу оборотов черной лопасти в единицу времени.

ния. Следовательно, важно знать, как часто дуют ветры в данном местообитании, какова их скорость и направление за достаточно длительный период. Однако чаще всего для практических целей вполне подходят обычный флюгер и простейший анемометр (рис. 11.4), с помощью которых легко сравнивать направление и скорость ветров в различных местообитаниях.

11.2. Анализ биоты

При изучении организмов, населяющих данное местообитание (биотический компонент экосистемы), необходимо охарактеризовать структуру сообщества, т. е. его видовой состав и численность популяций разных видов. Очевидно, что найти и подсчитать всех особей популяции не всегда возможно, поэтому разработаны специальные методы анализа из выборок, не всегда требующие непосредственной регистрации каждого организма. В целом, чем более точные результаты требуются, тем больше времени надо затратить на их получение. Следовательно, важно заранее четко представлять себе поставленные цели. Кроме того, если это возможно, необходимо применять методы, не нарушающие естественных сообществ.

В любом случае необходим надежный результат учета (регистрации и(или) сбора) организмов, а поскольку они занимают все мыслимые микросреды, обследуя местность, придется буквально переворачивать все камни (главное, возвращать их потом на место!). На первый взгляд может показаться, что квадратный метр луга, песка, скалистого берега или дна реки заселены достаточно однообразной биотой. Однако, если начать сортировать почву, рассматривать внимательно побеги, корни, цветки и плоды растений, пластины водорослей или скопления тины, наверняка обнаружится гораздо больше видов, чем ожидалось.

При регистрации данных надо стараться, пользуясь специальными пособиями, еще в поле определить максимум встретившихся таксонов. Только если вид в данном месте (и в мире) явно нередок, стоит изымать его образец из природы для дальнейшего лабораторного анализа. Излишнее рвение коллекционеров уже нанесло серьезный ущерб многим сообществам.

Если поймано животное, надо стараться сохранить ему жизнь, чтобы затем выпустить в аналогичную среду. Определять организмы следует по мере возможности с максимальной точностью, т. е. до видового уровня. Это не всегда осуществимо, но в любом случае надо стремиться к нижнему доступному для вас таксономическому рангу — классу, порядку или семейству. Идентификация каждого организма зависит от умения пользоваться определительными таблицами. Принципы пользования ими (и принципы биологической классификации в целом) подробно рассматриваются в разделах 2.15 и 2.16.

Список всех выявленных видов того или иного местообитания дает общее представление о структуре сообщества, позволяя приблизительно определить его **видовое богатство** и **разнообразие**. (Для расчета этих параметров предложены различные формулы, которые мы рассматривать не будем.)

Набор видов дает представление о пищевых цепях и пищевых сетях, но ничего не говорит о количественных аспектах сообщества. Наиболее адекватные в плане сравнения экосистем индексы биотического разнообразия рассчитываются именно с учетом числа особей каждого вида, т. е. с учетом размеров их популяций. Кроме того, количественные данные позволяют строить экологические пирамиды (разд. 10.3.4).

Вся эта информация зависит от методов ее сбора, а методы в свою очередь определяются образом жизни, поведением и размерами организмов.

11.2.1. Методы учета организмов

При учете (дистанционном подсчете, сборе, отлове) организмов в природе надо придерживаться ряда правил, которые приводятся ниже.

1. Всегда соблюдайте технику безопасности. Ее правила, естественно, зависят от объекта и условий исследования. Детально обсудите этот вопрос с опытным полевиком еще **до начала** работы в природе.
2. Всегда соблюдайте правила природопользования, принятые в данной местности.

3. Берегите экосистему, в которой работаете. Старайтесь не только не повредить ее, но и избегайте любых стойких изменений, связанных с вашим присутствием.
4. Перед началом экологического исследования обязательно получите разрешение на его проведение от землевладельца.
5. Проконсультируйтесь с местными природоохранными организациями, университетами, обществами рыболовов, охотников и т. п. относительно того, где и что вы можете изучать и коллекционировать.
6. Без крайней необходимости не губите организмы и не изымайте их из природной среды.
7. По мере возможности не изменяйте изучаемое местообитание: возвращайте на исходное место сдвинутые камни, бревна и т. п.
8. Если необходимо изъять организмы из среды для определения, то ограничьтесь минимумом экземпляров и постарайтесь живыми вернуть их на место.
9. Животных, отловленных для лабораторного определения, держите по одному, чтобы они не причинили друг другу вреда. Например, не сажайте червей в один сосуд с крабами. В качестве емкостей для сбора животных можно использовать обычные банки с закручивающейся крышкой, полиэтиленовые бутылки и пакеты, пробирки и т. п.
10. Всегда записывайте максимум физической и географической информации о месте сбора материала и погодных условиях в это время. Важны, в частности:
 - а) материнская порода и субстрат (ил, почва, трава и т. п.);
 - б) характер поверхности (например, плоская, южный склон с уклоном столько-то градусов и т. п.);
 - в) профиль почвы или донного грунта;
 - г) дренаж;
 - д) температура субстрата, воды и воздуха;
 - е) рН субстрата или воды;
 - ж) облачность и осадки;

- з) относительная влажность воздуха;
- и) освещенность (хотя бы на глаз, но, если возможно, — по фотоэкспонометру);
- к) скорость и направление ветра;
- л) дата и время суток.

Пример стандартного бланка для записи такой информации приведен в табл. 11.2.

Существует большое число методов сбора (отлова) животных. Обзор этих методов приведен в табл. 11.3, а некоторые типы используемого оборудования проиллюстрированы на рис. 11.5–11.10. Собираемый материал необходимо извлекать из ловушек через равные интервалы времени, определять, подсчитывать и, по возможности, выпускать. Надо учитывать, что в ло-

Таблица 11.2. Полевой бланк для записи почвенных, физико-географических и климатических данных

Пункт.....	Координаты.....	Дата.....
1.	Материнская порода	
2.	Субстрат/почва	
	а) характер поверхности.....	
	б) мощность горизонта А.....	
	в) мощность горизонта В.....	
	г) мощность горизонта С.....	
	д) рН.....	
	е) температура.....	
3.	Топография	
	а) экспозиция уклон (градусы).....	
	б) абсолютная высота.....	
	в) рельеф.....	
	г) дренаж.....	
	д) землепользование.....	
	е) прилив-отлив, время.....высота воды.....	
4.	Климат	
	а) температура воздуха, амплитуда.....	
	б) количество осадков.....	
	в) облачность.....	
	г) относительная влажность.....	
	д) направление ветра.....	
	е) скорость ветра.....	
	ж) сила света (по горизонтали), С.....Ю.....В.....З.....	
	з) время суток.....	

Таблица 11.3. Сводная таблица различных методов сбора организмов

<i>Метод</i>	<i>Оборудование и ход работы</i>	<i>Собираемые организмы</i>
Обтряхивание	Кусок ткани определенной площади, натянутый на складную рамку, помещают под веткой, которую трясут или обстукивают. Организмы падают на ткань и их собирают с помощью аспиратора (см. ниже)	Нелетающие насекомые, личинки, пауки
Ловля сачком в воздухе	Марлевым сачком машут в воздухе. В сачок попадают различные организмы. Любой метод сбора сетью можно стандартизировать, чтобы обеспечить сравнимость проб. Например, анализировать каждую пробу после 8 «восьмеркообразных» взмахов сачком	Летающие насекомые
«Кошение» сачком	Прочным (нейлоновым) сачком водят по траве, кустам, кронам, в воде	Насекомые, мелкие водные организмы
Планктонная сеть	Воронковидную сеть на металлическом обруче с прикрепленной к ее вершине баночкой для сбора организмов протаскивают в толще воды	Планктон
Липкая ловушка	Черную мелассу кипятят с сахаром и мажут этим составом толстую полиэтиленовую пленку, которую кнопками прикрепляют к толстому картону. К липкому покрытию в качестве приманки можно добавить джем и пиво	Летающие насекомые
Ловчая яма	В землю вкапывают банку, так чтобы ее края располагались вровень с поверхностью земли (банку лучше поместить на вершине небольшого бугорка, чтобы внутрь не затекла вода). От дождя банку защищают крышкой, поставленной на камешки. На дно для приманки помещают либо что-нибудь сладкое, например варенье, либо тухлое мясо. Регулярно извлекают добычу и чистят ловушку (рис. 11.5)	Наземные членистоногие
Световая ловушка	Ртутный лампой привлекают летающих животных, которые бьются о стекло и падают через воронку в стоящий внизу сосуд. Перед извлечением животных из ловушки в нее следует бросить ватку с хлороформом, чтобы убить или анестезировать добычу (рис. 11.6)	Ночные летающие насекомые, особенно бабочки и ручейники
Живоловка для небольших зверьков	Ловушку Лонгуорта (рис. 11.7) ставят на звериной тропе. Внутрь кладут подстилку. Приманку (зерно, сухофрукты и т. п.) можно оставить и внутри и снаружи. Первое время, пока животные не привыкли к ловушке, ее лучше не заряжать. Зверьки ловятся живыми, поэтому надо регулярно осматривать ловушку. Некоторые животные очень осторожны и никогда в нее не заходят, тогда как другие попадают туда регулярно. Это может создавать трудности при оценке численности популяции	Землеройки, мыши, полевки

Д. ТЕЙЛОР, Н. ГРИН, У. СТАУТ

БИОЛОГИЯ

...Книга представляет собой в высшей степени информативное и написанное на современном уровне справочное издание, охватывающее все разделы современной биологии – от систематики и биологии отдельных групп живых организмов до физиологии, генетики, морфологии, биохимии, теории эволюции, экологии.

чл.-корр. РАН А. В. ЯБЛОКОВ

...Книга принесет большую пользу в первую очередь студентам-биологам начальных курсов, будущим медикам и педагогам. Ее можно рекомендовать также как руководство для самообразования и как школьный учебник.

Вместо разрозненных курсов ботаники, зоологии, анатомии и общей биологии в старших классах нашей средней школы должна преподаваться именно такая биология.

д-р биол. наук Б. М. МЕДНИКОВ



Д. ТЕЙЛОР
Н. ГРИН
У. СТАУТ

БИОЛОГИЯ

в 3-х томах

3

БИОЛОГИЯ

BIOLOGICAL SCIENCE 1&2

D. J. Taylor B. Sc., Ph. D., C. Biol., F. I. Biol.
Director of Continuing Education
Strode's Sixth Form College, Egham

N. P. O. Green B. Sc., C. Biol., M. I. Biol.
Headmaster
St George's College, Buenos Aires, Argentina

G. W. Stout B. Sc., M. A., M. Ed., C. Biol., F. I. Biol.
Headmaster
International School of South Africa,
Mafikeng, South Africa

Editor

R. Soper B. Sc., C. Biol., F. I. Biol.
Formerly Vice-Principal and Head of Science
Collyers Sixth Form College, Horsham



CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS

Оглавление

Глава 20. Экскреция и осморегуляция	5	20.7. Регуляция содержания ионов натрия в крови	33
20.1. Значение экскреции и осморегуляции	5	20.8. Регуляция рН крови	33
20.1.1. Продукты, подлежащие экскреции	6	20.9. Болезни почек и их лечение	34
20.1.2. Выделительные структуры	6	20.9.1. Почечная недостаточность	34
20.1.3. Экскреция у растений	7	20.9.2. Гемодиализ	35
20.2. Азотистые экскреты и окружающая среда	8	20.9.3. Перитонеальный диализ	36
20.2.1. Аммиак	8	20.9.4. Пересадка почек	37
20.2.2. Мочевина	8	20.10. Водосбережение у растений и водорослей	38
20.2.3. Мочевая кислота	8	Глава 21. Размножение	41
20.3. Выделение азота и осморегуляция у некоторых животных	9	21.1. Бесполое размножение	41
20.3.1. Влияние окружающей среды на осморегуляцию	9	21.1.1. Царство Prokaryotae (бактерии) и царство Protoctista	42
20.3.2. Простейшие	10	21.1.2. Царство грибов	42
20.3.3. Насекомые	12	21.1.3. Царство растений	43
20.3.4. Пресноводные рыбы	14	21.1.4. Царство животных	46
20.3.5. Общие принципы водного баланса	14	21.2. Достоинства и недостатки естественного бесполого размножения	48
20.4. Образование мочевины у человека	15	21.3. Искусственное размножение растений — клонирование	49
20.5. Почки человека	16	21.3.1. Черенкование	49
20.5.1. Расположение и строение почек	16	21.3.2. Прививки черенками и почками	49
20.5.2. Общий план строения и кровоснабжения нефрона	17	21.3.3. Размножение отводками	49
20.5.3. Гистология почки	19	21.3.4. Культура ткани, или микро-репродукция	49
20.5.4. Ультрафилтрация	20	21.4. Половое размножение	55
20.5.5. Избирательная реабсорбция в проксимальном извитом канальце	22	21.5. Половое размножение у цветковых растений	56
20.5.6. Петля Генле	27	21.5.1. Жизненный цикл цветковых растений	56
20.5.7. Дистальный извитой каналец и собирательная трубочка	29	21.5.2. Части цветка	57
20.6. Осморегуляция, антидиуретический гормон и образование концентрированной или разбавленной мочи	30	21.5.3. Развитие пыльцевых зерен	61
		21.5.4. Развитие семязачатка	62
		21.5.5. Опыление	63
		21.5.6. Оплодотворение	68
		21.5.7. Развитие семени и плода	69
		21.5.8. Преимущества и недостатки размножения семенами	71

21.6.	Обзор полового размножения у позвоночных	71	22.4.	Рост и развитие цветковых растений	125
21.7.	Репродуктивные системы человека	73	22.4.1.	Состояние покоя у семян ...	125
21.7.1.	Мужская половая система ..	73	22.4.2.	Прорастание	126
21.7.2.	Женская половая система ..	74	22.4.3.	Первичный рост растения	130
21.7.3.	Гаметогенез	76	22.4.4.	Первичный рост побега ...	131
21.7.4.	Сперматогенез — развитие спермиев	77	22.4.5.	Первичный рост корня	133
21.7.5.	Оогенез — развитие яйцеклеток	80	22.4.6.	Латеральные меристемы и вторичный рост	134
21.7.6.	Гормональная регуляция оогенеза и менструального цикла	82	22.5.	Роль гормонов в процессах роста и развития человека	138
21.8.	Половое размножение у человека ..	84	22.5.1.	Гипофиз и гормон роста ...	139
21.8.1.	Половой акт	84	22.5.2.	Щитовидная железа и рост .	141
21.8.2.	Прохождение спермиев к яйцу	85	22.5.3.	Гонады и рост	141
21.8.3.	Оплодотворение	86	22.5.4.	Кора надпочечников и рост	141
21.8.4.	Эффект оплодотворения ...	87	Глава 23. Непрерывность жизни	142	
21.8.5.	Имплантация	87	23.1.	Хромосомы	142
21.8.6.	Ранние стадии зародышевого развития и внезародышевые оболочки	89	23.1.1.	Хромосомы и кариотип ...	142
21.8.7.	Развитие эмбриона и плода .	89	23.1.2.	Гаплоидные и диплоидные клетки	144
21.8.8.	Плацента	92	23.1.3.	Для чего существуют два способа деления ядра?	144
21.8.9.	Обмен веществами между матерью и плодом	93	23.1.4.	Краткие выводы	145
21.8.10.	Вредные вещества, способные проходить через плаценту	94	23.2.	Клеточный цикл	145
21.8.11.	Детерминация пола у развивающегося эмбриона	98	23.3.	Митоз	146
21.8.12.	Роды	98	23.3.1.	Центриоли и образование веретена	149
21.8.13.	Лактация	99	23.3.2.	Деление клетки	149
21.9.	Вмешательство человека в размножение	102	23.3.3.	Сравнение митоза в животных и растительных клетках	150
21.9.1.	Аборт	107	23.3.4.	Краткие выводы	150
21.9.2.	Бесплодие	110	23.3.5.	Значение митоза	150
21.9.3.	Лечение бесплодия	113	23.4.	Мейоз	151
Глава 22. Рост и развитие	119		23.4.1.	Краткие выводы	151
22.1.	Что такое рост?	119	23.4.2.	Значение мейоза	151
22.2.	Измерение роста	120	23.4.3.	Сопоставление митоза и мейоза	158
22.2.1.	Способы измерения роста ..	121	23.5.	Структура хромосом	158
22.2.2.	Типы кривых роста	121	23.6.	ДНК	161
22.3.	Типы роста	123	23.6.1.	Данные, указывающие на роль ДНК в наследственности	161
22.3.1.	Изометрический и аллометрический рост	123	23.6.2.	Репликация ДНК	163
22.3.2.	Ограниченный и неограниченный рост	124	23.7.	Природа генов	166
22.3.3.	Рост у членистоногих	125	23.7.1.	Что такое гены	166
			23.7.2.	Генетический код — это последовательность оснований	166
			23.7.3.	Триплетный код	166
			23.7.4.	Расшифровка кода	168
			23.7.5.	Характеристики генетического кода	169

23.8.	Синтез белка	170	24.8.	Изменчивость	206
23.8.1.	Роль РНК	171	24.8.1.	Дискретная изменчивость	207
23.8.2.	Матричная РНК	171	24.8.2.	Непрерывная изменчивость	207
23.8.3.	Рибосомная РНК	171	24.8.3.	Влияние среды	207
23.8.4.	Транспортная РНК	171	24.8.4.	Источники изменчивости	208
23.8.5.	Резюме	172	24.9.	Мутации	209
23.8.6.	Транскрипция	172	24.9.1.	Частота мутаций и их при- чины	209
23.8.7.	Трансляция	173	24.9.2.	Хромосомные мутации	210
23.8.8.	Некодирующая ДНК	176	24.9.3.	Генные мутации	213
23.9.	Регуляция генной активности	177	24.9.4.	Значение мутаций	213
23.9.1.	Гипотеза Жакоба—Моно	177			
23.9.2.	Индукция ферментов	178	Глава 25. Прикладная генетика	215	
23.9.3.	Репрессия ферментов	178	25.1.	Генная инженерия бактерий	215
23.9.4.	Регуляция метаболических путей	179	25.1.1.	Обзор	216
23.9.5.	Модификация гипотезы оперона	179	25.1.2.	Этап 1. Получение копии нужного гена	217
Глава 24. Изменчивость и генетика	180		25.1.3.	Этап 2. Встраивание генов в вектор	222
24.1.	Исследования Менделя	180	25.1.4.	Этап 3. Введение вектора в хозяйскую клетку	223
24.1.1.	Наследование при моно- гибридном скрещивании и закон расщепления	181	25.1.5.	Этап 4. Клонирование ДНК	223
24.1.2.	Анализирующее скрещива- ние	185	25.1.6.	Отбор бактерий, содер- жащих нужный ген	224
24.1.3.	Наследование при дигиб- ридном скрещивании и за- кон независимого распре- деления	186	25.2.	Использование бактерий, получен- ных с помощью методов генной ин- женерии	226
24.1.4.	Краткое изложение законов Менделя	188	25.2.1.	Инсулин человека	226
24.2.	Хромосомная теория наследствен- ности	188	25.2.2.	Гормон роста человека	227
24.2.1.	Поведение хромосом как ос- нова независимого распре- деления	190	25.2.3.	Бычий соматотропин (БСТ)	227
24.3.	Сцепление	191	25.2.4.	Удаление нефтяных разливов	228
24.3.1.	Кроссинговер и частота рекомбинаций	193	25.3.	Генная инженерия эукариотиче- ских объектов	229
24.4.	Генетические карты	194	25.4.	Трансгенные растения	230
24.5.	Группы сцепления и хромосомы	196	25.4.1.	Введение новых генов в рас- тения	230
24.5.1.	Гигантские хромосомы и гены	196	25.4.2.	Устойчивость к вредителям — инсектициды	231
24.6.	Определение пола	196	25.4.3.	Устойчивость к вредителям — вирусы	232
24.6.1.	Наследование, сцепленное с полом	199	25.4.4.	Культуры, устойчивые к гер- бицидам	233
24.7.	Взаимодействие между генами	200	25.4.5.	Азотфиксация	233
24.7.1.	Кодоминантность	200	25.4.6.	Трансгенные томаты	233
24.7.2.	Множественные аллели	202	25.4.7.	Другие направления генной инженерии растений	234
24.7.3.	Летальные гены	202	25.5.	Трансгенные животные	234
24.7.4.	Генные комплексы	203	25.5.1.	Введение новых генов в организм животных	234
24.7.5.	Эпистаз	205	25.5.2.	Белковые препараты меди- цинского назначения, полу- чаемые из молока	235
24.7.6.	Полигенное наследование	206			

25.5.3.	Гормон роста	237	26.5.	Естественный отбор	282
25.5.4.	Выводы	237	26.5.1.	Данные, свидетельствующие в пользу существования естественного отбора	282
25.6.	Преимущества и риск — этические и социальные проблемы генной инженерии	239	26.6.	Современные представления об эволюции	284
25.6.1.	Безопасность человека	240	26.7.	Данные в пользу теории эволюции	284
25.6.2.	Безопасность окружающей среды	240	26.7.1.	Палеонтология	286
25.6.3.	Животные и этика	241	26.7.2.	Географическое распространение	289
25.6.4.	Патентование	242	26.7.3.	Классификация	294
25.6.5.	Страхование	242	26.7.4.	Селекция растений и животных	294
25.6.6.	Клонирование	242	26.7.5.	Сравнительная анатомия	296
25.7.	Генетика человека	242	26.7.6.	Адаптивная радиация	297
25.7.1.	Сфера генетики человека	242	26.7.7.	Сравнительная эмбриология	300
25.7.2.	Серповидноклеточная анемия	244	26.7.8.	Сравнительная биохимия	302
25.7.3.	Муковисцидоз	248	26.7.9.	Заключение	305
25.7.4.	Фенилкетонурия	249	26.8.	Эволюция человека	306
25.7.5.	Хорея Гентингтона	251	26.8.1.	Филогенез человека	306
25.7.6.	Синдром Дауна	252	26.8.2.	Каменные орудия	309
25.7.7.	Синдром Клайнфельтера	253	26.8.3.	Язык	310
25.7.8.	Синдром Тернера	255	26.8.4.	Социальное поведение людей	311
25.7.9.	Генетический скрининг и пренатальная диагностика	256	26.8.5.	Искусство и религия	311
25.7.10.	Генетическое консультирование	262	Глава 27. Механизмы видообразования	313	
25.7.11.	Генная терапия	263	27.1.	Популяционная генетика	313
25.7.12.	Генетическая дактилоскопия и генотипирование	265	27.1.1.	Генофонд	314
25.7.13.	Трансплантационная хирургия и главный комплекс гистосовместимости (МНС)	269	27.1.2.	Частоты аллелей	314
Глава 26. Эволюция, или история жизни на Земле	271		27.1.3.	Частоты генотипов	314
26.1.	Теории возникновения жизни	271	27.1.4.	Уравнение Харди–Вайнберга	315
26.1.1.	Креационизм	272	27.1.5.	Следствия, вытекающие из уравнения Харди–Вайнберга	317
26.1.2.	Самопроизвольное (спонтанное) зарождение	272	27.2.	Факторы, вызывающие изменения в популяциях	318
26.1.3.	Теория стационарного состояния	274	27.2.1.	Неслучайное скрещивание	318
26.1.4.	Теория панспермии	275	27.2.2.	Дрейф генов	318
26.1.5.	Биохимическая эволюция	275	27.2.3.	Генетический груз	319
26.2.	Природа первых организмов	277	27.2.4.	Поток генов	319
26.3.	Общие выводы, касающиеся «теорий» возникновения жизни	277	27.3.	Отбор	320
26.4.	Теория эволюции	278	27.3.1.	Стабилизирующий отбор	322
26.4.1.	Теория эволюции Ламарка	278	27.3.2.	Направленный отбор	322
26.4.2.	Дарвин, Уоллес и происхождение видов путем естественного отбора	281	27.3.3.	Дизруптивный отбор	323
			27.3.4.	Интенсивность давления отбора	323
			27.4.	Искусственный отбор	324
			27.4.1.	Инбридинг	324
			27.4.2.	Аутбридинг	324

27.4.3. Искусственный отбор у человека	326	27.8.3. Симпатрическое видообразование	334
27.5. Естественный отбор	327	27.8.4. Кольцевые виды	335
27.5.1. Полиморфизм	329	27.9. Межвидовая гибридизация	336
27.6. Концепция вида	331	Ответы и обсуждение	337
27.6.1. Географические расы	332	Приложения	365
27.6.2. Экологические расы (эко- типы)	332	Приложение 1	365
27.6.3. Клины	332	Приложение 2	376
27.7. Видообразование	333	Приложение 3	384
27.8. Внутривидовое видообразование	333	Приложение 4	387
27.8.1. Изолирующие механизмы	333	Указатель латинских названий	390
27.8.2. Аллопатрическое видообразование	333	Предметный указатель	394

20

ЭКСКРЕЦИЯ И ОСМОРЕГУЛЯЦИЯ

Экскреция и осморегуляция — важные гомеостатические процессы, характерные для живых организмов. Каждый из этих процессов в той или иной мере способствует сохранению постоянства внутренней среды организма в условиях изменяющейся внешней среды.

Экскреция

Экскреция — это выведение из организма конечных продуктов обмена («отходов»), накопление которых мешало бы поддержанию стационарного состояния внутренней среды. Следует подчеркнуть, что речь идет именно о продуктах обмена, т. е. веществах, образующихся в клетках самого организма. Этим экскреция отличается от **дефекации**, т. е. удаления из пищеварительного тракта непереваренных остатков пищи, поступившей в него извне. Правда, в составе фекалий также присутствуют катаболиты (экскреты) — желчные пигменты, образующиеся при разрушении гемоглобина в печени. Следует также отличать экскрецию от **секреции**. Последняя обычно означает выделение веществ, используемых организмом для своих нужд, например гормонов, хотя небольшая часть этих веществ может и экскретироваться, о чем мы узнаем позже.

Осморегуляция

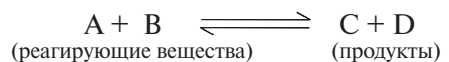
Осморегуляция необходима для поддержания постоянного осмотического давления внутри тела,

т. е. в цитоплазме, тканевой (интерстициальной) жидкости, плазме крови и лимфе. Это необходимо для эффективной работы клеток. Как правило, речь идет о поддержании водно-электролитного баланса и прежде всего нормальной концентрации в биологических жидкостях таких ионов, как Na^+ , K^+ и Cl^- .

20.1. Значение экскреции и осморегуляции

Процессы экскреции и осморегуляции выполняют ряд функций, которые можно описать следующим образом.

1. **Удаление побочных продуктов метаболизма**, что необходимо для поддержания равновесия биохимических реакций. Многие реакции обратимы, а по закону действующих масс направление реакции определяется лишь относительными концентрациями реагирующих веществ и продуктов реакции. Например, в ферментативной реакции



непрерывное образование жизненно необходимого метаболита С обеспечивается удалением побочного продукта D, сдвигающим равновесие в сторону прямой реакции.

2. **Удаление таких отходов, которые в случае накопления отрицательно влияли бы на метаболическую активность организма.** Многие из этих веществ токсичны, так как подавляют активность ферментов.
3. **Регуляция ионного состава жидкостей тела.** В водной среде организма соли ведут себя как электролиты и подвергаются диссоциации. Например, поглощаемый с пищей NaCl в жидкостях тела находится в виде ионов натрия (Na^+) и хлора (Cl^-). Если концентрации этих и других ионов не будут удерживаться в узких пределах, многие физиологические и биохимические процессы могут быть нарушены. Например, снижение концентрации Na^+ приводит к ухудшению нервной координации. Помимо Na^+ и Cl^- важную роль в организме играют следующие ионы: K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , Fe^{2+} , H^+ , Cl^- , I^- , PO_4^{3-} и HCO_3^- , концентрация которых должна жестко регулироваться, поскольку они участвуют во многих процессах, в том числе в работе ферментов, синтезе белка, образовании гормонов и дыхательных пигментов, проницаемости мембран, электрической активности и мышечных сокращениях. Их влияние на содержание воды, осмотическое давление и pH жидкостей тела будет рассмотрено ниже.
4. **Регуляция содержания воды в жидкостях тела.** Содержание воды в жидкостях тела и его регуляция — одна из основных проблем, с которыми сталкивались организмы при освоении многих экологических ниш на планете. В ходе решения этих проблем сформировался ряд важнейших структурных и функциональных приспособлений. Механизмы, обеспечивающие получение воды, ее сохранение и выведение, весьма разнообразны, но все они, как мы увидим позже, имеют огромное значение для поддержания осмотического давления и объема жидкости тела на стабильном уровне. Прежде чем перейти к рассмотрению этих механизмов, необходимо подчеркнуть, что осмотическое давление жидкостей тела зависит от количественного соотношения между растворенными веществами и растворителем, т. е. водой. Регуляция относительных концентраций растворен-

ных веществ и воды называется **осморегуляцией**.

5. **Регуляция концентрации водородных ионов в жидкостях тела.** Природа pH и методы его измерения описаны в приложении 1.1.5, а механизмы экскреции ионов, (например, H^+ и HCO_3^-), оказывающих наиболее существенное влияние на эту величину, рассмотрены в настоящей главе. Например, pH мочи человека может колебаться от 4,5 до 8, благодаря чему pH жидкостей тела поддерживается на достаточно постоянном уровне.

20.1.1. Продукты, подлежащие экскреции

Основные продукты, экскретируемые животными и растениями, и их источники следующие.

1. **Азотистые соединения, в частности мочевины, аммиак и мочевая кислота.** Они образуются при распаде белков, нуклеиновых кислот или избыточных аминокислот. Подробнее эти экскреты рассмотрены в разд. 20.2.
2. **Кислород, образующийся при фотосинтезе у растений, водорослей и некоторых бактерий.** Часть его может использоваться организмом для дыхания.
3. **Диоксид углерода, образующийся при клеточном дыхании.** Автотрофными организмами он может использоваться как источник углерода.
4. **Желчные пигменты, образующиеся при разрушении гема в печени.**

20.1.2. Выделительные структуры

Для экскреции животными используются следующие структуры:

- 1) наружная клеточная мембрана (плазмалемма) — одноклеточными организмами;
- 2) мальпигиевы трубочки (сосуды) и трахеи — членистоногими;
- 3) почки, печень, жабры и кожа — рыбами и амфибиями;
- 4) почки, печень, легкие и кожа — наземными позвоночными.

Клетки относительно просто устроенных организмов обычно непосредственно контактируют с окружающей средой, и их экскрететы сразу же удаляются путем диффузии. По мере усложнения организации животных у них развиваются выделительные органы, осуществляющие выведение отходов из организма в окружающую среду. Среди таких органов наиболее важными для позвоночных являются кожа, легкие, печень и почки. Сначала мы вкратце рассмотрим роль первых трех органов.

Кожа

Вода, мочевины и соли активно выводятся из кожных капилляров в протоки потовых желез. Выделившись на поверхность кожи, пот испаряется, что приводит к потере тепла и способствует терморегуляции.

Легкие

Диоксид углерода (CO_2) и водяные пары диффундируют с влажной поверхности легочных альвеол. Легкие у млекопитающих — единственный орган, осуществляющий выделение CO_2 . Часть воды, испаряющейся в легких, представляет собой метаболическую воду, т. е. продукт клеточного дыхания, который можно было бы считать экскретом, но истинное происхождение этой воды не так уж важно ввиду большого общего объема воды, содержащейся в организме.

Печень

Учитывая многочисленные гомеостатические функции печени, описанные в разд. 19.6.2, вряд ли стоит удивляться тому, что в число этих функций входит и экскреция. Выводимыми продуктами являются желчные пигменты, образующиеся при разрушении гемоглобина старых эритроцитов. В составе желчи эти пигменты постушают в двенадцатиперстную кишку и выводятся из организма вместе с калом, которому они придают характерный цвет. Но наиболее важная роль, которую печень играет в процессе экскреции, — это образование мочевины из избытка аминокислот (разд. 20.4).

20.1.3. Экскреция у растений

У растений экскреция не связана с таким множеством проблем, как у животных. Это объясняется фундаментальными различиями в физиологии и образе жизни растений и животных. Растения являются первичными продуцентами и синтезируют в нужном количестве все необходимые им органические соединения. Например, в растениях образуется лишь столько белка, сколько его необходимо в данный момент. Они никогда не синтезируют белок в избытке и поэтому выделяют очень мало азотистых отходов, образующихся при расщеплении белков. Если же белки расщепляются до аминокислот, то последние могут быть использованы для синтеза новых белков. Три конечных продукта, образующихся в ходе определенных обменных процессов — O_2 , CO_2 и вода, — используются растениями как исходные вещества для других реакций; это в особенности относится к CO_2 и воде. Вода является также растворителем. Единственный газообразный продукт, выделяемый растениями в большом количестве — это молекулярный кислород. На свету в растении образуется намного больше O_2 , чем ему нужно для дыхания, и этот избыток кислорода переходит в окружающую среду путем диффузии.

Многие органические конечные продукты метаболизма откладываются у растений в омертвевших постоянных тканях (таких, как ядровая древесина), а также в листьях или коре, которые периодически сбрасываются. Многолетние растения состоят в основном из мертвых тканей. Экскрететы скапливаются в этих тканях и уже не могут оказывать вредного воздействия на активность живых тканей. Аналогичным образом могут накапливаться многие минеральные соли, поглощаемые растением в виде ионов. Некоторые органические кислоты, вредные для растения, часто связываются с избыточными катионами и выпадают в виде безопасных нерастворимых кристаллов, которые могут храниться в клетках растения. Например, ионы кальция и сульфат-ионы поглощаются растением одновременно, но сульфат-ионы сразу же используются для синтеза аминокислот, а кальций остается в избытке. Ионы Ca^{2+} легко реагируют со щавелевой и пектовой кислотами, образуя с ними безвредные нерастворимые продукты — оксалат и пектат кальция. Подлежащие удалению вещества элиминируются не только с листвой,

но и с лепестками, плодами и семенами, хотя экскреция не является главной функцией этих образований. У водных растений основная масса конечных продуктов метаболизма переходит путем диффузии прямо в окружающую воду.

20.2. Азотистые экскреты и окружающая среда

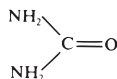
Азотистые продукты, подлежащие экскреции, образуются при расщеплении белков, нуклеиновых кислот и лишних аминокислот. Первый продукт разрушения аминокислот — аммиак. Он образуется путем отщепления от аминокислоты аминогруппы в реакции **дезаминирования** (разд. 20.4). Аммиак может выделяться прямо в окружающую среду или превращаться в азотистые соединения — мочевину или мочевую кислоту (рис. 20.1). Конкретно природа выделяемого продукта определяется главным образом доступностью для организма воды (т. е. средой его обитания) и степенью регуляции ее потерь организмом (табл. 20.1).

Таблица 20.1. Связь между экскретируемыми продуктами и типом местообитания гетеротрофов различных групп

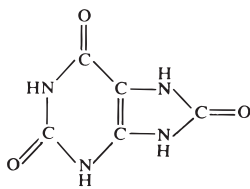
Организмы	Экскреты	Местообитания
Простейшие	Аммиак	Водные
Наземные насекомые	Мочевая кислота	Наземные
Пресноводные костистые рыбы	Аммиак	Водные
Морские костистые рыбы	Мочевина, триметил-аминоксид	Водные
Птицы	Мочевая кислота	Наземные
Млекопитающие	Мочевина	Наземные



Аммиак



Мочевина



Мочевая кислота

Рис. 20.1. Химическая структура трех важнейших азотистых экскретов.

Существует определенная корреляция между природой выводимого вещества и средой обитания животного:

Экскрет	Животные
Аммиак	Водные (запасать воду не нужно)
Мочевина	Водные/Сухопутные
Мочевая кислота	Сухопутные

20.2.1. Аммиак

Главный источник аммиака — дезаминирование избыточных аминокислот. Аммиак крайне токсичен и должен быстро удаляться из организма. Поскольку он хорошо растворим в воде, быстрый и безопасный способ его удаления — разведение в большом объеме воды. Это легко и эффективно осуществляют организмы, обитающие в пресных водоемах. У большинства водных организмов (от простейших до амфибий) аммиак благодаря своей высокой растворимости быстро выделяется в виде аммонийных ионов (NH_4^+), не успевая достичь токсичной концентрации.

У морских и сухопутных организмов ситуация сложнее. Поскольку запасы воды у них ограничены, на разведение и выведение конечных продуктов метаболизма они тратят минимальное ее количество. Табл. 20.1 показывает, что в таких условиях у животных появились альтернативные способы экскреции азотистых продуктов. К ним относятся многочисленные анатомические, биохимические, физиологические и поведенческие механизмы, позволяющие выделять эти соединения в окружающую среду без нарушения водного баланса организма.

20.2.2. Мочевина

Мочевина образуется в печени, как описано в разд. 20.4. Она гораздо менее токсична, чем аммиак, и является главным азотистым экскретом у млекопитающих. Ее выделение описано в разд. 20.5.

20.2.3. Мочевая кислота

Мочевая кислота и ее соли — идеальные азотистые экскреты для наземных животных, в первую очередь для живущих на суше насекомых и птиц, откладывающих клейдооческие яйца. Эти экскреты сочетают в себе высокое содержание азота с низкой токсичностью и слабой растворимостью. Мочевая кислота и ее соли могут

храниться в клетках, тканях и органах, не оказывая никаких токсических или вредных осморегуляторных эффектов и для их экскреции требуется минимальное количество воды. При увеличении содержания мочевой кислоты в тканях она выпадает в виде твердого осадка. Детали ее экскреции описаны в разд. 20.3.3. Человек выделяет небольшие количества мочевой кислоты, причем она образуется только при расщеплении нуклеиновых кислот, но не белков, со скоростью приблизительно 1 г/сут.

20.3. Выделение азота и осморегуляция у некоторых животных

Следует всегда помнить, что на природу экскретов и механизмы осморегуляции влияет окружающая среда. Выделение азотистых катаболитов обычно связано с проблемами получения и потерь воды организмом, а значит, со структурами, участвующими в осморегуляции. Следовательно, логично рассматривать оба эти процесса вместе.

20.3.1. Влияние окружающей среды на осморегуляцию

Внутренняя среда многих водных организмов характеризуется более высоким водным потенциалом, чем окружающая среда (т. е. жидкости тела более разведены). Следовательно, происходит непрерывная «откачка» воды изнутри путем осмоса. Потери воды возмещаются разными способами, включая питье и потребление пищи. Если водный потенциал тела выше, чем у окружающей среды (внутри среда более концентрированная), то вода путем осмоса поступает внутрь. Чтобы свести к минимуму такие изменения, многие организмы окружены водонепроницаемыми покровами.

Все наземные организмы сталкиваются с проблемой потери воды из жидкостей тела в окружающую среду. Постоянство состава внутриклеточной жидкости поддерживается у этих организмов путем регуляции состава внеклеточной жидкости специализированными осморегуляторно-экскреторными органами, такими как мальпигиевы сосуды (трубочки) и почки. Количество получаемых и выделяемых молекул воды и ионов должно быть сбалансировано. Проблемы водного баланса подробно рассмотрены в разд. 20.6.

Осморегуляция подразумевает также поддержание оптимальной для той или иной жидкости концентрации растворенных веществ путем их диффузии и активного транспорта.

Адаптация к сильнозасушливым условиям

Кенгуровая крыса (*Dipodomys*) выделяется среди млекопитающих своей удивительной способностью переносить засушливые условия, характерные для пустынь Северной Америки. Она прекрасно чувствует себя в этих условиях благодаря уникальному сочетанию морфологических, физиологических и поведенческих адаптаций. Потеря воды с выдыхаемым воздухом снижается у нее за счет того, что выдыхаемый воздух имеет более низкую температуру, чем внутренние области тела. При вдохе воздух забирает тепло в носовых ходах и охлаждает их. Во время выдоха водяные пары, содержащиеся в теплом воздухе, конденсируются на слизистой носа, и таким образом вода задерживается. Питается кенгуровая крыса сухими семенами и другой сухой растительной пищей и совсем не пьет. Единственные источники воды для нее — это вода, образующаяся в организме в процессе тканевого дыхания, и те очень малые количества воды, которые содержатся в пище. Шмидт-Нильсен в своих классических исследованиях, суммированных в табл. 20.2, измерил водный баланс у кенгуровой крысы, весящей 35 г и съедающей 100 г ячменя в экспериментальных условиях (при 20 °C и относительной влажности 20%). Единственным источником воды для нее в течение исследуемого периода служили зерна ячменя.

Таблица 20.2. Водный обмен у кенгуровой крысы в экспериментальных условиях. Животное получало только ту воду, которая содержалась в пище

Источник воды	Количество, мл	Потери воды	Количество, мл
Тканевое дыхание	54,0	С мочой	13,5
Пища	6,0	С фекалиями	2,6
		Испарение	43,9
Всего	60,0	Всего	60,0

Наконец, в природных условиях кенгуровая крыса избегает потери воды за счет ее испарения, проводя много времени в относительно влажной атмосфере подземной норы.

Другой поразительный пример сохранения воды — водный баланс верблюда, физиологические адаптации которого рассмотрены в разд. 19.5.7.

20.3.2. Простейшие

Простейшие — это одноклеточные животные, относящиеся к царству протистов, или протоктистов (разд. 2.8.4). Они обитают в пресной и морской воде, и на их примере мы рассмотрим основные проблемы осморегуляции, с которыми сталкиваются животные клетки. Если бы животная клетка, не способная к осморегуляции, попала в окружающую среду с более высоким или более низким водным потенциалом, то она погибла бы, как эритроциты, изображенные на рис. 5.19. Поскольку с простейшими этого не происходит, мы приходим к заключению, что они способны к осморегуляции. Внутриклеточная жидкость у простейшего отделена от внешней среды только полупроницаемой плазматической мембраной (плазмалеммой).

Экскреция

Выведение диоксида углерода и аммиака происходит путем диффузии через всю клеточную поверхность. Ее площадь по сравнению с объемом организма относительно велика и это способствует удалению конечных продуктов обмена.

Осморегуляция у пресноводных видов

Напомним: чем более концентрированный раствор, тем ниже его водный (и осмотический) потенциал (разд. 5.9.8). Если клетка находится в водной среде, то вода движется через плазмалемму туда, где этот потенциал ниже.

У всех пресноводных простейших водный потенциал ниже, чем у окружающей среды (клеточный раствор более концентрированный). Следовательно, вода под действием осмотического давления должна постоянно поступать в клетку через плазмалемму. Однако все пресноводные виды простейших обладают специальными осморегуляторными органеллами — **сократительными вакуолями**. Эти органеллы необходимы для удаления воды, поступающей в клетку путем осмоса через клеточную мембрану. Они участвуют

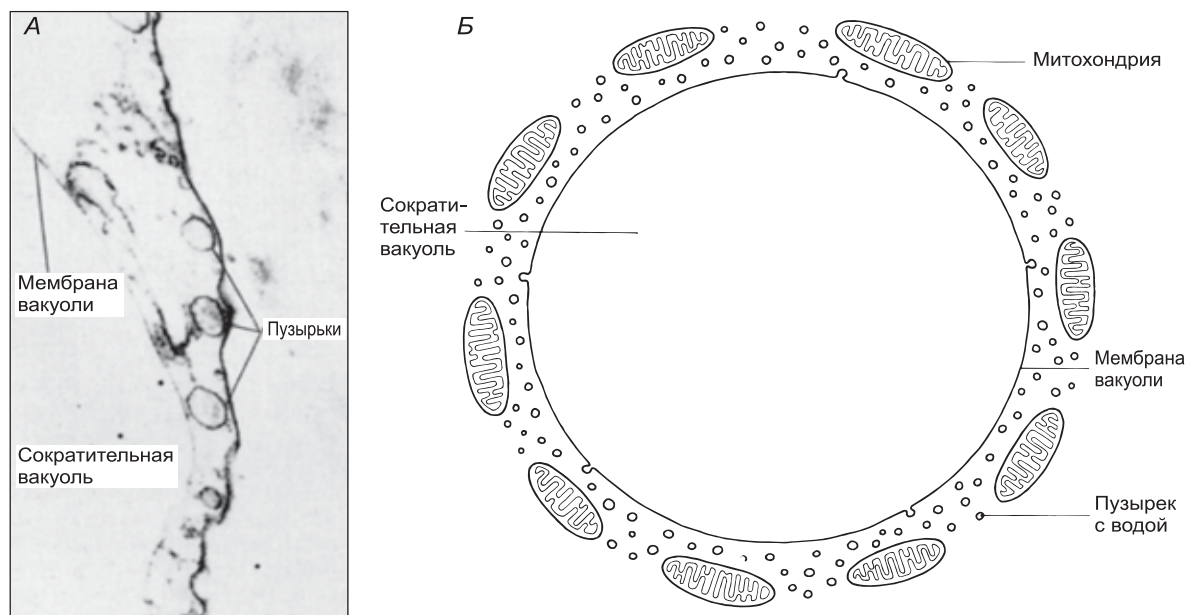


Рис. 20.2. А. Электронная микрофотография сократительной вакуоли амебы. Б. Схема функционирования вакуоли. Вода секретируется из цитоплазмы в мельчайшие пузырьки. Ионы из них откачиваются назад в цитоплазму, после чего пузырьки сливаются с мембраной сократительной вакуоли и высвобождают в вакуоль содержащуюся в них воду.

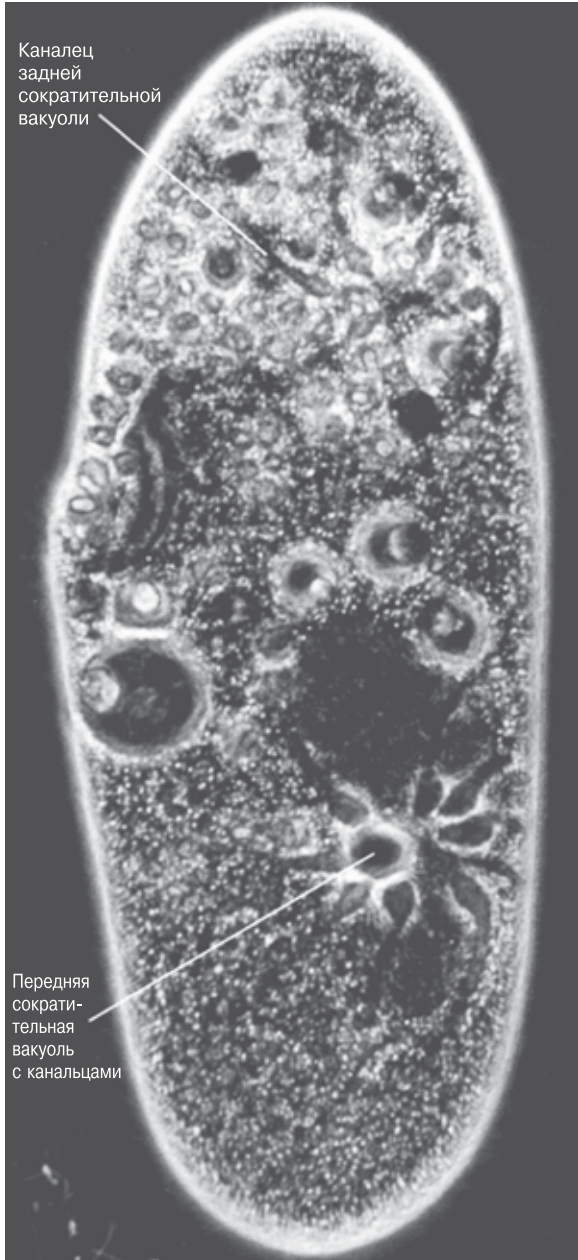


Рис. 20.3. Микрофотография фиксированной парамеции. Видны сократительные вакуоли. Вокруг каждой из них расположена система канальцев, которые сначала заполняются жидкостью из цитоплазмы, а затем опорожняются в вакуоль. Вакуоли функционируют ритмично, выталкивая воду из клетки, причем они работают в противофазе — если одна в данный момент полная (на снимке — передняя), то другая (на снимке — задняя) почти пустая.

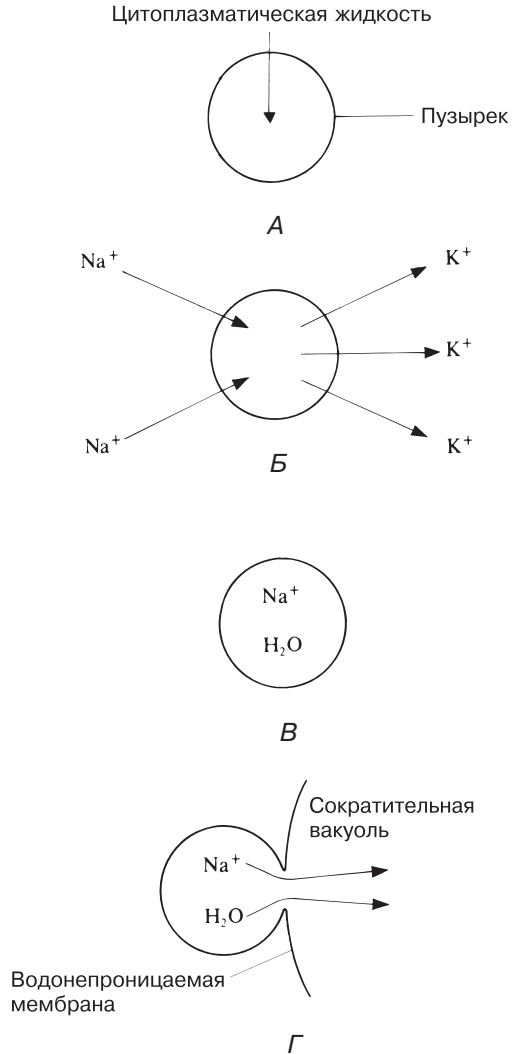


Рис. 20.4. Схема предполагаемого механизма поглощения воды сократительной вакуолью. А. Пузырьки содержат воду и изотоничны по отношению к цитоплазме. Б. Ионы натрия накачиваются в пузырьки в обмен на ионы калия, причем приток Na⁺ меньше, чем отток K⁺ [см. (Na⁺, K⁺)-насос; разд. 5.9.8, «Активный транспорт»]. Это активный транспорт, требующий энергии АТФ, поставляемого митохондриями. Возможно, действуют и другие ионные насосы. В. Теперь пузырьки из-за потери K⁺ и меньшего поглощения Na⁺ становятся гипотоничными, но вода удерживается в них, так как мембрана для нее непроницаема. Г. Пузырек сливается с сократительной вакуолью, и его содержимое переходит в вакуоль. Ионы Na⁺ выводятся из цитоплазмы в жидкость вакуоли и замещаются новыми благодаря их активному поглощению из окружающей среды.

ют в регуляции объема клетки, предотвращая его чрезмерное увеличение и разрыв мембраны. Локализация и строение этих органелл весьма разнообразны. У амебы (*Amoeba*) такая вакуоль может образовываться в любом участке клетки и высвобождать заключенную в ней жидкость во внешнюю среду в любом участке плазмалеммы (рис. 20.2). У инфузорий (*Paramecium*) имеются две сократительные вакуоли, расположенные в определенных местах (рис. 20.3; см. также рис. 2.3). Однако способ функционирования сократительных вакуолей, по-видимому, одинаков у всех видов. Он состоит в том, что жидкость из цитоплазмы поступает в мелкие пузырьки или каналцы (как у парамеций). Сначала ее состав, а следовательно, и водный потенциал, такой же, как и у цитоплазмы (рис. 20.4). Затем основная часть ионов выкачивается назад путем активного транспорта с использованием энергии АТФ, который поставляется митохондриями, окружающими пузырьки. В них остается в основном вода. Она поступает из пузырьков в сократительную вакуоль, которая постепенно наполняется. Мембрана этой вакуоли почти водонепроницаема, поэтому даже из очень разбавленного раствора внутри (с высоким водным потенциалом) вода не может поступать путем осмоса в окружающую цитоплазму. Заполнившись до определенного размера, вакуоль сливается с плазмалеммой, резко сокращается и выталкивает воду из клетки.

Осморегуляция у морских видов

У многих морских простейших функциональных сократительных вакуолей нет, поскольку водный потенциал их клеток такой же, как у окружающей воды.

20.3.3. Насекомые

подавляющее большинство насекомых обитает на суше и поэтому проблема предотвращения потерь воды приобретает для них особое значение. С этим связаны следующие адаптации

1. Экзоскелет покрыт водонепроницаемым воскоподобным слоем, снижающим потери воды с поверхности тела.
2. Для газообмена используется только несколько пар небольших отверстий — **дыхалец**, или **стигм**, расположенных на определенных сегментах.

3. Расположенные в дыхальцах структуры, напоминающие клапаны, снижают потери воды из трубчатых трахей, которые ведут от дыхалец к внутренним органам (такая дыхательная система описана в разд. 9.4.4).
4. Экскреты представляют собой не жидкие, а полутвердые продукты (см. ниже).
5. Клейдоические яйца, т. е. яйца, окруженные относительно водонепроницаемой оболочкой, предотвращающей потери воды зародышем.

Прочный экзоскелет покрыт тонким (0,3 мкм) водонепроницаемым слоем — эпикутикулой. Потери воды предотвращаются благодаря ее молекулярной организации. Слой упорядоченно расположенных липидных молекул покрыт несколькими слоями таких же молекул, но расположенных уже неупорядоченно. Если воскоподобную оболочку нарушить, например поцарапать наждаком, то она теряет водонепроницаемость, испарение усиливается, и насекомому грозит обезвоживание. Интересно, что при нагревании окружающего воздуха интенсивность испарения сначала, до достижения определенной **критической температуры**, растет медленно (рис. 20.5), а затем увеличивается скачкообразно. Очевидно, при этом пороговом значении нарушается упорядоченная ориентация липидных молекул.

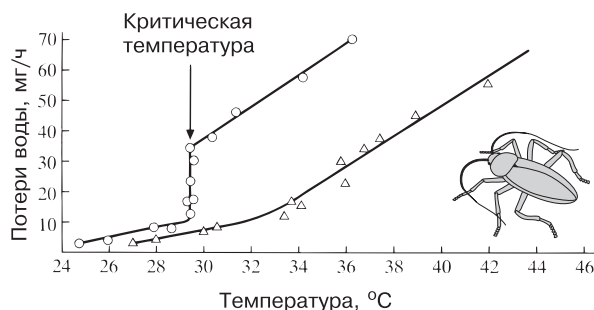


Рис. 20.5. Зависимость потерь воды с поверхности кутикулы таракана от температуры воздуха (треугольники) и от температуры самой кутикулы (кружки). Можно видеть, что эти потери резко увеличиваются при **критической температуре** — около 29,5 °C.

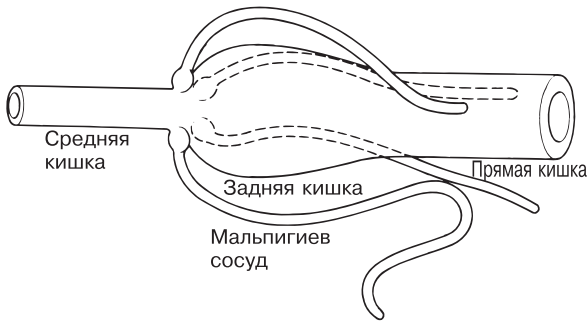


Рис. 20.6. Схема взаимного расположения мальпигиевых трубочек и пищеварительного тракта у клопа *Rhodnius*.

Некоторые насекомые, живущие в очень сухой среде и потребляющие обезвоженную пищу, способны поглощать воду из воздуха, если его относительная влажность выше определенного уровня, например 90% для личинок мучного

хрущака (*Tenebrio*) и 70% для клещей домашней пыли (*Dermatophagoides*).

Проблема потери воды с экскретами решается с помощью особых выделительных органов, называемых **мальпигиевыми сосудами (трубочками)**, которые образуют и выводят почти нерастворимый катаболит **мочевую кислоту**.

Мальпигиевы сосуды — это слепые трубчатые ответвления задней кишки. Они расходятся в брюшке и омываются гемолимфой (кровеносная система насекомых незамкнутая, т. е. «кровь» заполняет полость тела — гемоцель, — непосредственно контактируя со всеми внутренними органами). Число сосудов зависит от вида животного. У некоторых их всего пара, у других — несколько сотен, у кровососущего клопа *Rhodnius* — четыре (рис. 20.6). Мальпигиевы сосуды осы изображены на рис. 20.7. Они бывают длинными и тонкими или короткими и компактными, но во всех случаях именно они выводят экскреты в заднюю кишку у ее границы со средней.

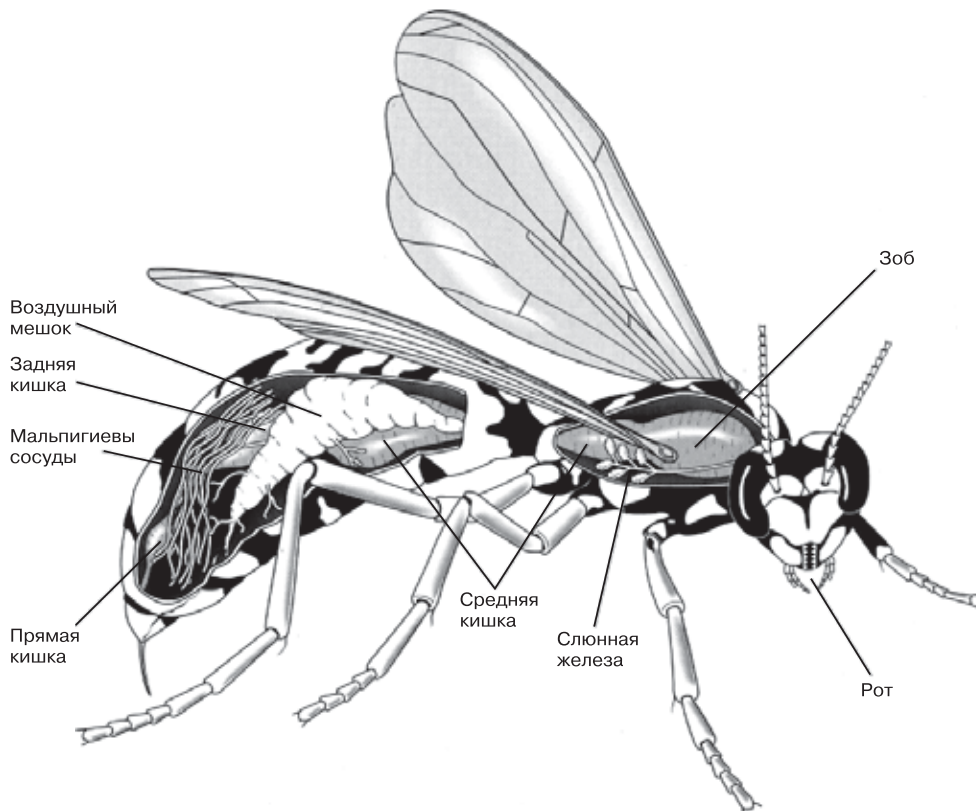


Рис. 20.7. Мальпигиевы сосуды у осы. Эти слепые трубчатые ответвления задней кишки представляют собой специализированные выделительные органы.

У мальпигиевых сосудов различают два отдела — **верхний сегмент** (дальше от кишки), образованный одним слоем клеток, и **нижний сегмент**. Первый поглощает жидкость из гемолимфы. Когда эта жидкость проходит по сосуду, клетки нижнего сегмента с микроворсинками на его внутренней поверхности поглощают воду и различные соли, в том числе кристаллический осадок мочевой кислоты. Содержимое сосудов выводится в заднюю (прямую) кишку, где смешивается с неперевавшими частицами пищи. **Ректальные железы**, расположенные в стенке прямой кишки, осуществляют обратное всасывание воды из экскрементов и из суспензии мочевой кислоты, и в результате из организма выводятся совершенно сухие экскременты в виде шариков.

20.3.4. Пресноводные рыбы

У рыб органами выделения и осморегуляции служат жабры и почки. Жабры контактируют с окружающей средой и проницаемы для воды, азотистых экскретов и солей. Они обладают большой поверхностью, облегчающей эффективный газообмен, но создающей определенные трудности для осморегуляции, особенно в пресной воде.

У пресноводных костистых рыб внутренняя среда представляет собой более концентрированный раствор, чем среда их обитания. И если наружный покров из чешуи, покрытых слизью, относительно непроницаем, то внутрь тела путем осмоса поступает значительное количество воды через высокопроницаемые жабры, и через них же теряются соли. Жабры служат также орга-



Рис. 20.8. Выделение и осморегуляция у пресноводной костистой рыбы.

нами выделения таких конечных продуктов азотистого обмена, как аммиак. Для поддержания стационарного состояния жидкостей внутренней среды пресноводные рыбы должны постоянно выводить много воды (рис. 20.8). Они делают это, образуя большое количество сильно разбавленной мочи (с более высоким, чем у крови, водным потенциалом), в которой содержится аммиак и ряд других растворенных веществ. Количество мочи, выделяемой за сутки, может составлять до одной трети всей массы тела. Потеря солей с мочой возмещается за счет электролитов, получаемых с пищей и за счет активного поглощения их из окружающей воды особыми клетками, находящимися в жабрах.

20.3.5. Общие принципы водного баланса

Для нормального функционирования клеток в организме животного необходимо стационарное состояние внутриклеточной жидкости. Гомео-

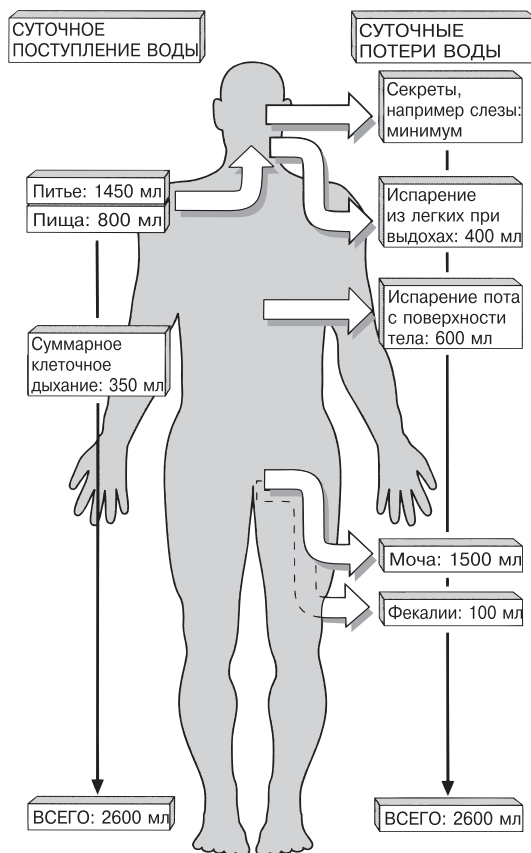


Рис. 20.9. Суточный водный баланс человека.

Таблица 20.3. Механизмы сохранения воды у наземных животных двух групп — насекомых и млекопитающих

Животные	Механизмы и приспособления
Насекомые	Непроницаемая кутикула; трахеи и дыхальца; мальпигиевы сосуды; мочевая кислота как азотистый экскрет; клейдоические яйца
Млекопитающие (включая человека)	Ороговевшая кожа и волосы; гипертоническая моча, содержащая мочевину; живорождение; поведенческие реакции на избыток тепла; ограниченная зона обитания; физиологическая толерантность к обезвоживанию

статический обмен водой между клетками, тканевой жидкостью, лимфой, плазмой крови и окружающей средой представляет проблему и для водных, и для наземных организмов. Водные формы теряют или получают воду путем осмоса через все проницаемые участки поверхности тела в зависимости от того, каково окружение — гипотоническое или гипертоническое. Наземные организмы сталкиваются с проблемой потери воды и для поддержания стационарного водного баланса используют разнообразные механизмы, перечисленные в табл. 20.3. Такое стационарное состояние достигается за счет сбалансированности между отдачей воды и ее получением, как показано на рис. 20.9.

20.4. Образование мочевины у человека

Мочевина — это конечный продукт азотистого обмена у человека и других млекопитающих. Преимущества мочевины в качестве такого продукта следующие:

- 1) нетоксичность и в связи с этим возможность без вреда для тканей переносить ее с кровью от места образования (печени) до органов выделения — почек;
- 2) высокая растворимость и поэтому простота транспортировки в виде раствора, не требующего большого количества воды;

- 3) малый размер молекулы, что обеспечивает легкую фильтрацию в почках.

Организм не способен накапливать избыток аминокислот, поступивших в него с пищей. Те из них, которые не используются сразу же для синтеза белков или других азотсодержащих продуктов, необходимо удалить. Это происходит в печени с помощью двух процессов:

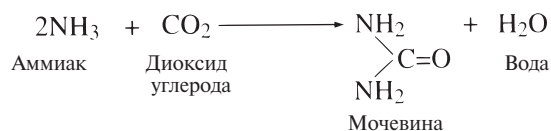
- 1) **дезаминирования** — отщепления аминогруппы с образованием аммиака;
- 2) **детоксикации** — превращения токсичного аммиака в безвредное соединение — мочевину, которая транспортируется в почки.

Дезаминирование

Аминокислота окисляется с участием кислорода. Затем от нее отщепляется аминогруппа — ($-\text{NH}_2$) и образуется кетокислота. В ходе дальнейших превращений эта кетокислота может включаться в цикл Кребса и использоваться как источник энергии для клеточного дыхания. Аминогруппа высвобождается в форме аммиака (NH_3).

Детоксикация

В печени аммиак превращается в мочевину по схеме:



Это происходит в ходе замкнутой последовательности реакций, называемой **орнитиновым циклом**, и упрощенно представленной на рис. 20.10. Если начать отсчет с орнитина, то можно видеть, что в сумме две молекулы аммиака и одна молекула диоксида углерода превращаются в молекулу мочевины и молекулу воды (точнее, на разных этапах образуются две молекулы последней и одна используется), а орнитин регенерируется для участия в следующем цикле.

В составе плазмы крови мочевина транспортируется из печени в почки.

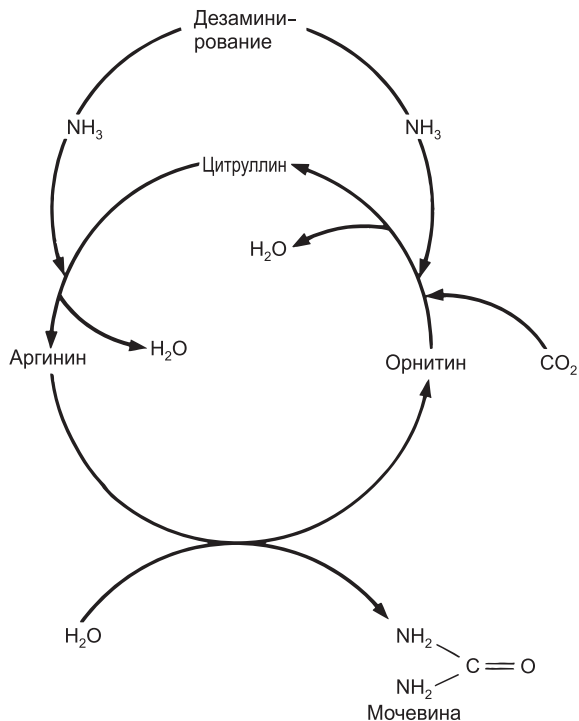


Рис. 20.10. Обобщенная схема орнитинового цикла в печени. Орнитин и цитруллин — аминокислоты, но они не входят в состав белков и не поступают в организм с пищей.

20.1. Перечислите последовательно кровеносные сосуды и органы, через которые проходит мочевины на пути от печени к почкам.

20.5. Почка человека

У млекопитающих почки служат главными органами выделения и осморегуляции. Их функции включают: 1) удаление из организма ненужных продуктов обмена; 2) регуляцию содержания воды в жидкостях тела; 3) регуляцию рН жидкостей тела; 4) регуляцию химического состава жидкостей тела путем удаления веществ, количество которых превышает текущие потребности.

Почки обильно снабжаются кровью и поддерживают состав крови в стационарном состоянии. Благодаря этому сохраняется оптимальный состав тканевой жидкости, а, следова-

тельно, и внутриклеточного содержимого омываемых ею клеток, что обеспечивает их эффективную работу.

20.5.1. Расположение и строение почек

У человека имеется пара почек, лежащих у задней стенки брюшной полости по обе стороны поясничного отдела позвоночника. Левая почка расположена несколько выше правой.

Кровь поступает в почки через **почечные артерии**, отходящие от аорты, а оттекает от них по **почечным венам**, впадающим в нижнюю полую вену. Образующаяся в почках моча стекает по двум **мочеточникам** в **мочевой пузырь**, где накапливается до тех пор, пока не будет выведена через **мочепускающий канал** (рис. 20.11). У места выхода из пузыря этот канал окружен двумя мышцами-сфинктерами, одна из которых позволяет сознательно регулировать процесс мочеиспускания.

На поперечном разрезе почки видны две ясно различимые зоны: лежащее ближе к поверхности — **корковое вещество** и внутреннее **мозговое вещество** (рис. 20.12). Корковое вещество почки покрыто фиброзной капсулой и содержит клубочки, едва видимые невооруженным глазом,

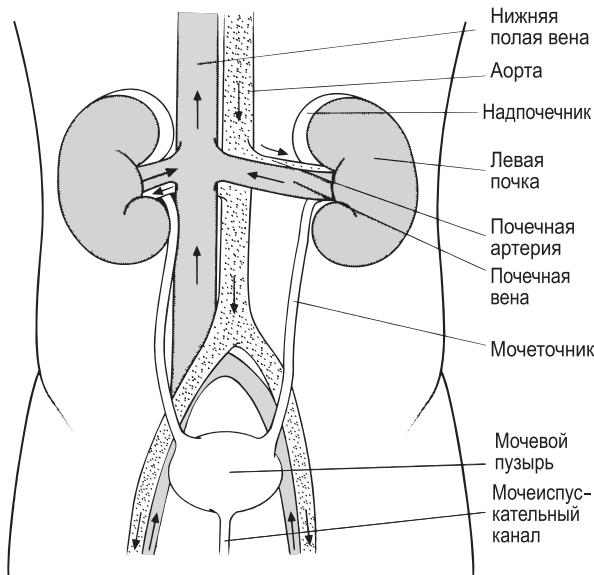


Рис. 20.11. Выделительная система человека. Для наглядности органы показаны непропорционально крупными относительно контуров тела.

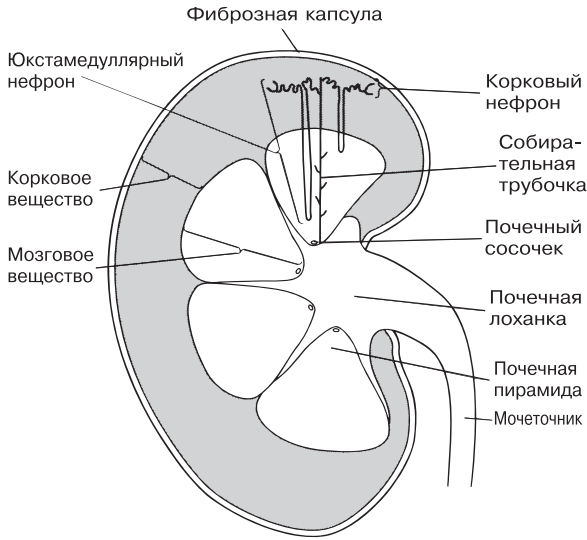


Рис. 20.12. Схема продольного разреза почки. Показано расположение коркового и юкстамедуллярного нефронов.

окружающие их капсулы и некоторые другие части нефронов (см. ниже). Мозговое вещество состоит из канальцев, собирательных трубочек и кровеносных сосудов, собранных вместе в виде **почечных пирамид**. Верхушки пирамид, называемые **сосочками**, открываются в **почечную лоханку**, образующую расширенное устье моче-

точника (рис. 20.12). Через почки проходит множество кровеносных сосудов, образующих густую сеть капилляров.

20.5.2. Общий план строения и кровоснабжения нефрона

Основной структурной и функциональной единицей почки является **нефрон** (рис. 20.13) и связанные с ним кровеносные сосуды. У человека в одной почке содержится около миллиона нефронов, длина каждого из них составляет примерно 3 см. Общая длина трубочек в одной почке приближается к 120 км. Это обеспечивает огромную поверхность обмена веществами. За один полный цикл кровообращения через почки проходит примерно одна пятая объема крови, из которой отфильтровывается ~125 мл жидкости в минуту. Около 99% воды затем возвращается в кровь, поэтому моча образуется в среднем со скоростью ~1 мл/мин, хотя эта величина сильно колеблется в зависимости от разных факторов, в том числе от количества и состава выпитой жидкости.

Каждый нефрон включает шесть отделов, различающихся по строению и физиологическим функциям:

- 1) почечное тельце (мальпигиево тельце), состоящее из боуеновой капсулы и клубочка;

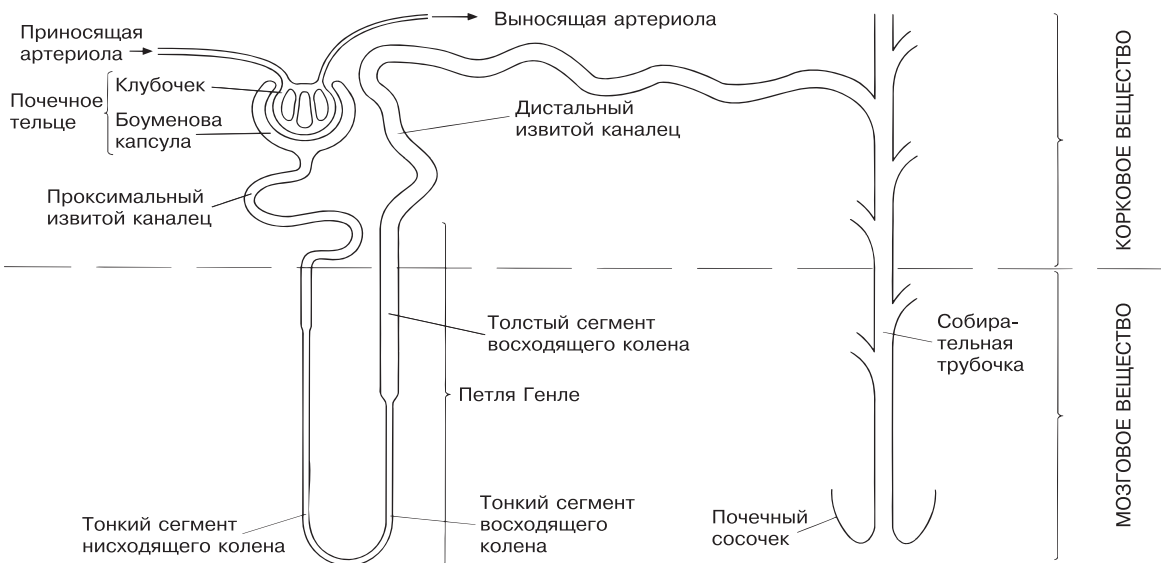


Рис. 20.13. Схема строения нефрона (масштаб отдельных частей не выдержан).

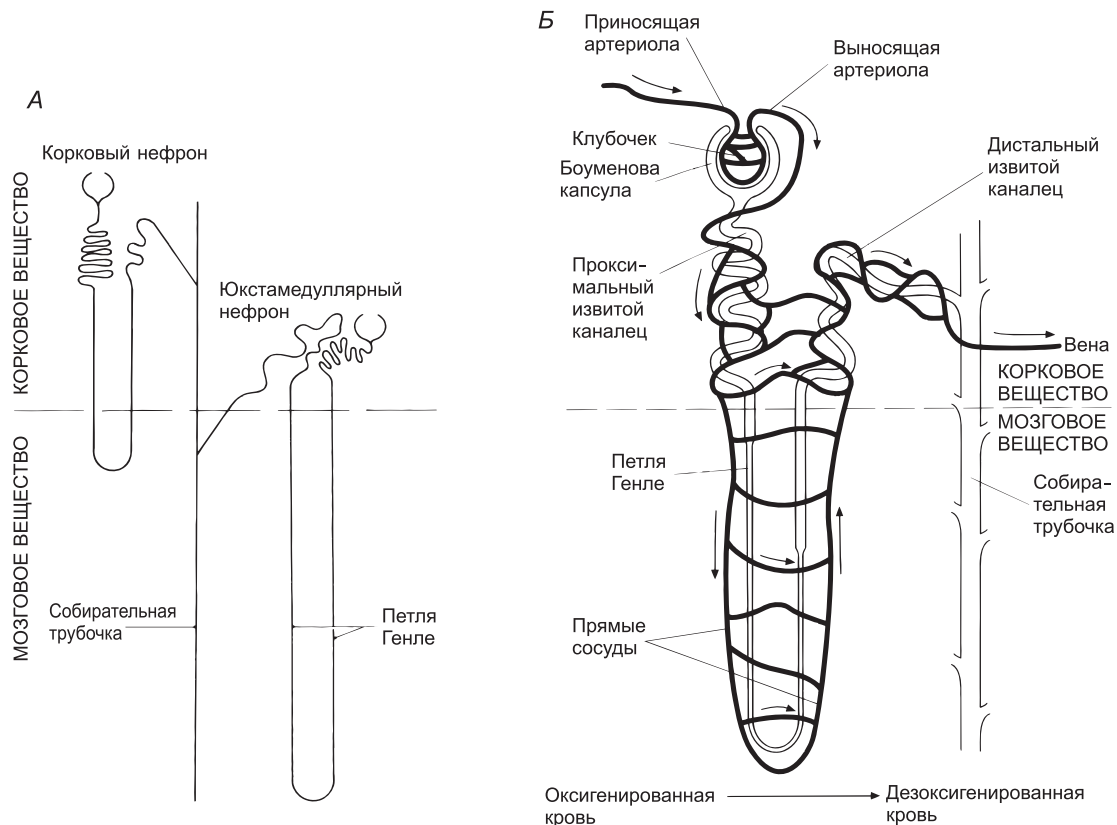


Рис. 20.14. А. Корковый и юкстамедуллярный нефроны. Б. Кровоснабжение юкстамедуллярного нефрона.

- 2) проксимальный извитой каналец;
- 3) нисходящее колено петли Генле;
- 4) восходящее колено петли Генле;
- 5) дистальный извитой каналец;
- 6) собирающая трубочка.

Структурные взаимоотношения между этими отделами нефрона показаны на рис. 20.13.

Существуют нефроны двух типов — корковые и юкстамедуллярные. **Корковые нефроны** расположены в корковом веществе и имеют относительно короткие петли Генле, которые лишь недалеко заходят в мозговое вещество. В **юкстамедуллярных нефронах** почечные тельца расположены вблизи границы коркового и мозгового вещества. Они имеют длинные колена петли Генле, глубоко проникающие в мозговое вещество (рис. 20.14, А). Значение этих двух типов нефронов связано с различием их функций. При нормальном количестве воды в организме объем плазмы

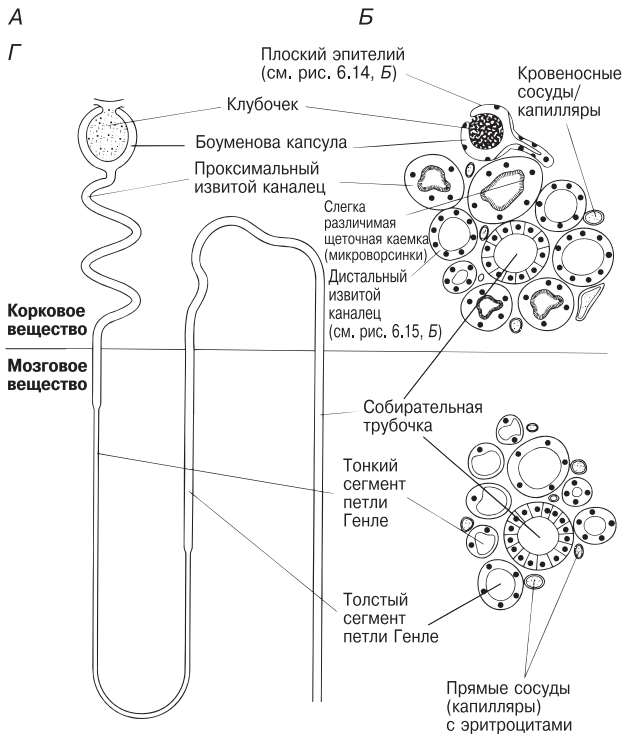
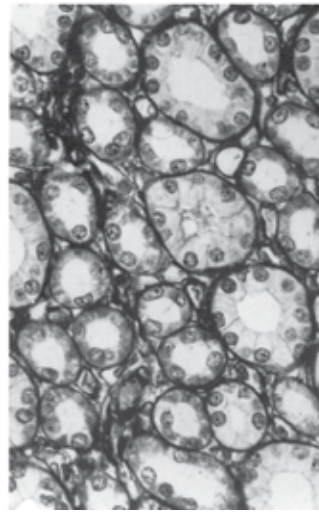
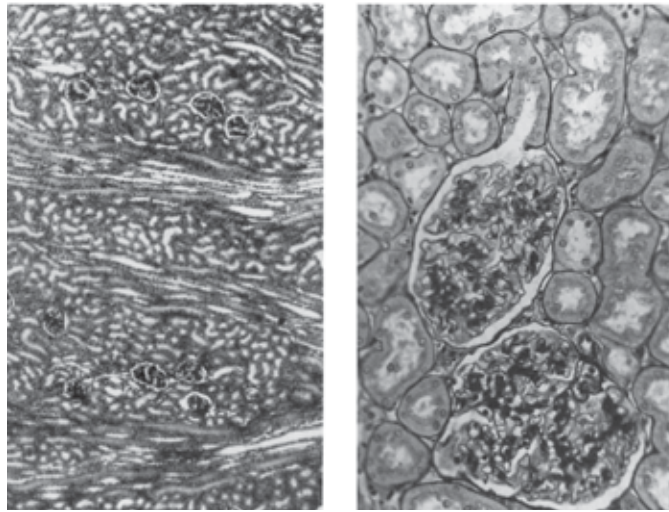
контролируют корковые нефроны, а при недостатке воды происходит усиленная ее реабсорбция в юкстамедуллярных нефронах.

Кровь поступает в почку по почечной артерии, которая разветвляется на более тонкие ветви и в конечном итоге на приносящие клубочковые артериолы, входящие в боуменовы капсулы и образующие там капиллярные клубочки. Из клубочков кровь оттекает по выносящим артериолам. Далее она течет по сети перитубулярных капилляров, находящихся в корковом веществе и окружающих проксимальные и дистальные извитые канальцы всех нефронов и петли Генле корковых нефронов (рис. 20.14, Б). От этих капилляров отходят прямые сосуды, идущие в мозговом веществе параллельно петлям Генле и собирающим трубкам. Функция обоих описанных сосудистых сетей — возвращение крови, содержащей ценные для организма вещества, в общую кровеносную систему. Через прямые сосуды протекает значительно меньше крови,

чем через капилляры, вокруг проксимальных и дистальных извитых канальцев, благодаря чему в интерстициальном пространстве мозгового вещества поддерживается высокое осмотическое давление, как описано ниже.

20.5.3. Гистология почки

На рис. 20.15 показано как выглядит структура коркового и мозгового слоев почки в световом микроскопе.



Распознавание структур, видимых под световым микроскопом

Корковое вещество

Проксимальные канальцы (ПК)

Больше на срезе, чем дистальных (ДК), потому что они длиннее
Щеточная каемка
Крупные клетки
Ядер видно меньше, чем в ДК
Мембраны между клетками не видны
Темноокрашенная цитоплазма
Небольшой и неровный просвет

Дистальные канальцы (ДК)

Меньше на срезе, чем ПК
Нет щеточной каемки
Клетки мельче, чем у ПК
Ядер видно больше, чем в ПК
Мембраны между клетками не видны
Бледноокрашенная цитоплазма
Широкий и ровный просвет

Собирательные трубочки

Диаметр больше, чем у ПК и ДК
Видны мембраны между клетками
Бледноокрашенная цитоплазма
Кубические/цилиндрические клетки
Широкий просвет

Мозговое вещество

Толстый сегмент петли Генле

Мембран между клетками не видно
Толстая стенка

Тонкий сегмент петли Генле

Мембран между клетками не видно
Тонкая стенка, выпирающая вокруг ядер

Рис. 20.15. Гистология почки. А. Поперечный срез коркового вещества при малом увеличении — видны клубочки и канальцы. Б. Поперечный срез коркового вещества при большом увеличении — крупно видны два клубочка. В. Поперечный срез мозгового вещества — различимы петли Генле и собирательные трубочки. Г. Схема, поясняющая картину, наблюдаемую на срезах.

20.5.4. Ультрафильтрация

Первый этап образования мочи представляет собой ультрафильтрацию крови, которая происходит в почечном тельце. **Ультрафильтрация** — это фильтрация под давлением. В данном случае гидростатическое давление обеспечивается кровью, которая поступает в клубочек под высоким давлением от сердца через аорту, почечную артерию и приносящую артериолу (рис. 20.11). Клубочек представляет собой капиллярную сеть, окруженную боуменовой капсулой (рис. 20.15, Г). Диаметр его капилляров намного меньше, чем у приносящей артериолы, поэтому кровяное давление в них повышается. Вода и небольшие растворенные молекулы «выдавливаются» из

капилляра и проходят через эпителий боуменовой капсулы в ее просвет. Крупные молекулы, например белковые, а также форменные элементы крови остаются в крови. Строение клубочка и боуменовой капсулы целиком связано с их функцией — фильтрацией крови, что проиллюстрировано на рис. 20.16–20.19. Фильтр образован тремя слоями, которые детально показаны на рис. 20.16, Б и 20.19.

- 1. Эндотелий капилляра.** Это очень тонкий слой клеток со множеством пор диаметром около 10 нм. На поры приходится примерно 30% площади его стенки, причем они слишком велики и не могут задерживать белки плазмы.

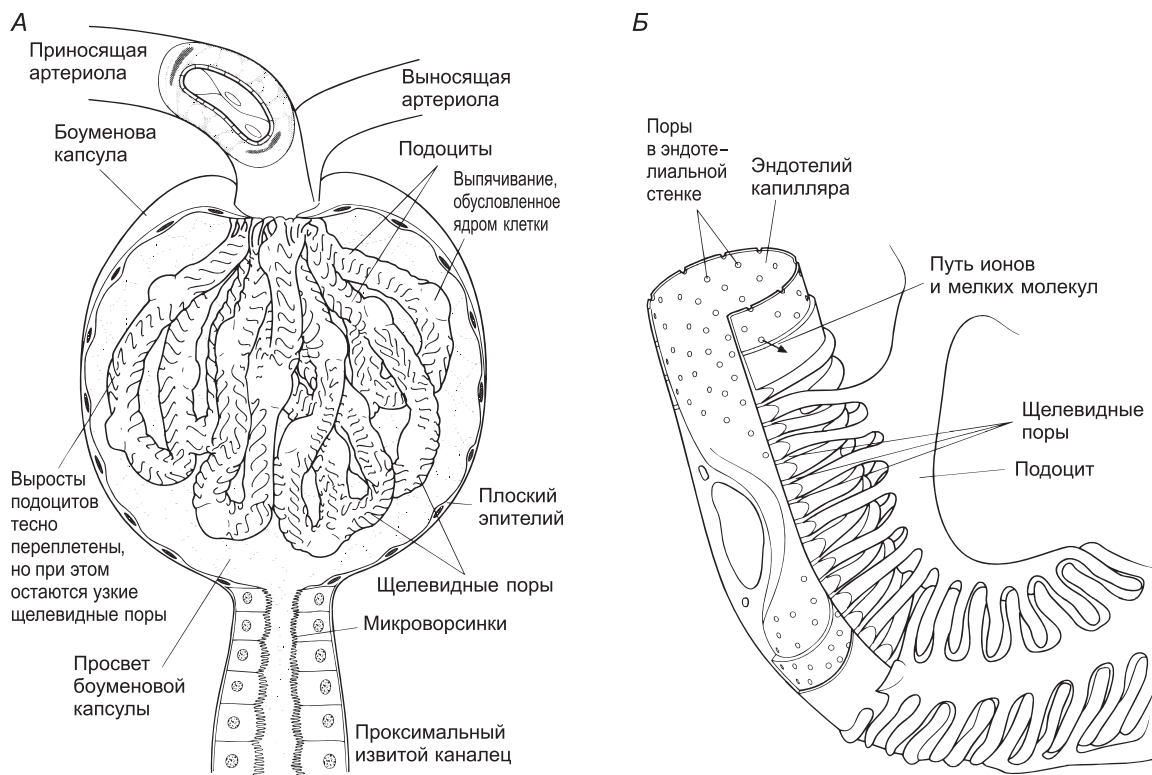


Рис. 20.16. А. Структура почечного тельца. Вверху — приносящая и выносящая артериолы. Наружная поверхность клубочковых капилляров окружена особыми эпителиальными клетками — подоцитами. В результате сами капилляры не видны, но их очертания угадываются. (Так перчатка скрывает пальцы, но демонстрирует их общую форму. Перчатка эквивалентна подоцитам, а пальцы — капиллярам.) Внизу — начало проксимального извитого канальца, стенка которого образована кубическим эпителием с микроворсинками (щеточной каемкой) (по: L. C. Junqueira & J. Carneiro (1980) *Basic Histology 3rd ed.* Lange Medical Publications). Б. Детали строения подоцитов и капилляра на продольном срезе. Видно, что подоциты неплотно переплетаются своими выростами (педицеллами), словно пальцами, между которыми остаются щели, пропускающие клубочковый фильтрат в боуменову капсулу.

Д. ТЕЙЛОР, Н. ГРИН, У. СТАУТ

БИОЛОГИЯ

...Книга представляет собой в высшей степени информативное и написанное на современном уровне справочное издание, охватывающее все разделы современной биологии – от систематики и биологии отдельных групп живых организмов до физиологии, генетики, морфологии, биохимии, теории эволюции, экологии.

чл.-корр. РАН А. В. ЯБЛОКОВ

...Книга принесет большую пользу в первую очередь студентам-биологам начальных курсов, будущим медикам и педагогам. Ее можно рекомендовать также как руководство для самообразования и как школьный учебник.

Вместо разрозненных курсов ботаники, зоологии, анатомии и общей биологии в старших классах нашей средней школы должна преподаваться именно такая биология.

д-р биол. наук Б. М. МЕДНИКОВ