

В. Ф. ПАТАЛИ
К. В. МАТРЕЖИКОВСКАЯ и В. В. ХВОСТОВА

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ
УЧЕБНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА
1955

В. Ф. НАТАЛИ
К. В. МАГРЖИКОВСКАЯ и В. В. ХВОСТОВА

Ф 33/331

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

*Под редакцией
проф. В. Ф. Натали*

*

Учебник
для высших педагогических
учебных заведений

Допущен Наркомпросом РСФСР

*

Издание второе



ГОСУДАРСТВЕННОЕ
УЧЕБНО-ПЕДАГОГИЧЕСКОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКВА
1935



35-6/415



Ответственный редактор *М. П. Потемкин.*

Тех. редактор *А. Г. Шингал.*

Сдано в набор 27/IV 1935 г. Подписано к печати 5/VII 1935 г.

Формат бумаги 62×94/16. Тираж 10 000 экз. Бумага ф-ка Вильямс

И дат. л. 29. Бум. л. 14 1/2. Арт. л. 37,2 (105 000 тип. зн. в 1 бум. листе)

У-93. Упедгиз № 723. Заказ № 1544. Уполн. Главлита М В-10721

Цена без переплета 6 руб. Переплет 1 руб.

И-н Образцовая типография Огиса РСФСР треста «Полиграфкинг». Москва, Валуевая 29.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Общая биология в педагогических институтах преподается на первом курсе биологической и других специальностей. Проводя в течение ряда лет работу по этому курсу, мы в настоящем учебнике учитываем потребность педагогических институтов в руководстве, которое содержало бы необходимый материал для студента *первого* курса. Книга рассчитана прежде всего на программы биологических отделений естественных факультетов. Однако на биологических отделениях курс общей биологии является вводным, установочным курсом и потому не включает ряда отделов, изучение которых относится собственно или к частным биологическим дисциплинам или к более специальным общепологическим курсам, по которым включаются в программы специальных отделений. Такими отделами, которые не входят в программы курса общей биологии на биологическом отделении, являются: 1) изучение типов организации животного и растительного мира (ввиду наличия курса зоологии и ботаники), 2) происхождение человека и происхождение жизни на земле (на биологическом отделении эти отделы отнесены к курсу эволюционного учения). Далее, ряд других отделов изучается в этом курсе на биологическом отделении в очень сжатом виде: обмен веществ, наследственность и наследственность и др., так как эти отделы составляют содержание специальных дисциплин отделения.

Но мы ставили перед собою задачу, чтобы наша книга могла удовлетворить и студентов других специальностей педагогических институтов, для которых этот курс является в то же время единственным биологическим курсом. Поэтому мы ввели указанные выше отделы и несколько расширили генетические и эволюционные главы.

Настоящая работа представляет собою результат нашего опыта преподавания общей биологии на различных отделениях Московского педагогического института им. А. С. Бубнова, и изложение построено в расчете на то, что студент в связи с прохождением теоретического материала курса выполняет также соответствующие лабораторные работы.

В конце каждой главы дается небольшой список литературы для более углубленной проработки разбираемой проблемы.

Работа по составлению этой книги распределялась между авторами следующим образом:

Введение и главы IX, X, XV, XVI, XVII и XVIII написаны В. Ф. Натали, главы I, II, III, IV, VII, VIII и XIX — К. В. Магжигановой, главы V, VI, XI, XII, XIII и XIV — В. В. Хвостовой.

В. Натали

18 марта 1934 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Введение</i>	5
<i>Глава I. Клетка — морфология</i>	17
<i>Глава II. Химические и физико-химические свойства клетки</i>	36
<i>Глава III. Размножение клеток</i>	62
<i>Глава IV. Одноклеточные и многоклеточные организмы</i>	73
<i>Глава V. Обмен веществ у растений и животных. Раздражимость</i>	96
<i>Глава VI. Обзор типов животного и растительного мира</i>	127
<i>Глава VII. Размножение</i>	146
<i>Глава VIII. Размножение (продолжение)</i>	182
<i>Глава IX. Эмбриональное развитие организма</i>	206
<i>Глава X. Детерминация в процессе эмбрионального развития</i>	226
<i>Глава XI. Постэмбриональное развитие и железы внутренней секреции</i>	248
<i>Глава XII. Организм как целое</i>	275
<i>Глава XIII. Генетика — изменчивость</i>	296
<i>Глава XIV. Наследственность</i>	315
<i>Глава XV. Эволюционное учение до Дарвина</i>	342
<i>Глава XVI. Доказательства эволюции органического мира</i>	356
<i>Глава XVII. Дарвинизм</i>	406
<i>Глава XVIII. Происхождение человека</i>	428
<i>Глава XIX. Происхождение жизни на земле</i>	452
<i>Предметный указатель</i>	459

ВВЕДЕНИЕ

Биология представляет собою чрезвычайно обширную область естествознания, науку, изучающую объективные закономерности органического мира, мира животных, растений и микроорганизмов.

Организмы, населяющие земной шар, чрезвычайно разнообразны, поэтому уже довольно давно в биологии обособились две ветви: ботаника, изучающая растительный мир, и зоология, изучающая животный мир, а несколько позже — микробиология, изучающая мир бактерий. Однако и в пределах зоологии и ботаники обособились с течением времени различные дисциплины. Эта дифференциация объясняется ростом науки, накоплением большого материала, дальнейшая разработка которого невозможна без большей или меньшей специализации в той или иной узкой области. Так, зоология (так же, как и ботаника) включает целый ряд самостоятельных дисциплин, а именно:

- 1) систематику, занимающуюся классификацией животных форм;
- 2) морфологию (включающую сравнительную анатомию, эмбриологию, микроскопическую анатомию, или гистологию), изучающую строение животных и их индивидуальное развитие;
- 3) физиологию, изучающую жизненные процессы в животном организме;
- 4) палеозоологию, изучающую животный мир прошлых геологических периодов в истории земли;
- 5) экологию, занимающуюся изучением взаимоотношений организма и среды, и
- 6) зоогеографию — дисциплину, изучающую географическое распространение животных на земле.

Все эти дисциплины, однако, должны быть названы *частными*, поскольку они изучают закономерности, относящиеся к определенной группе организмов, животных или растений, изучают те специфические закономерности, которые характеризуют данную группу организмов.

Однако на современном этапе развития биологической науки мы признаем единство всего органического мира и по происхождению и по основным законам, лежащим в основе жизни. Для нас несомненно, что животные и растения, несмотря на наличие специфических особенностей, отличающих животный мир от растительного, связаны единством происхождения от первичных форм жизни, появившихся когда-то, очень давно, на земле. В основе строения и животного, и растения, и простейшего мы находим клетку, состоящую из тех же основных частей — протоплазмы и ядра. Мы обнаруживаем далее замеча-

тельное единство в процессе размножения клеток и организмов. Основные жизненные процессы — обмен веществ и энергии, несмотря на специфические черты этих процессов у растений, особенно у зеленых растений, во многом также едины. Основные закономерности индивидуального развития, изменчивости, наследственности и эволюционного развития органических форм едины в органическом мире.

Изучение этих основных, *общих* закономерностей всего живого является задачей *общей биологии*. Понятно, что общая биология является относительно молодой областью биологии. Она особенно пачала развиваться с того времени, как в биологию стало проникать и утверждаться учение о естественном происхождении и развитии органического мира — эволюционное учение — и развилось учение о клетке, т. е. в XIX в. Впервые задачи общей биологии были намечены Ламарком словами: «Все, что вообще свойственно одновременно и растениям и животным, как, например, все способности, свойственные и тем и другим, должно составить единственный и притом обширный предмет особой науки, еще не основанной и не имеющей имени, которую я предлагаю назвать «биологией». В настоящее время, однако, этим именем называют все биологические дисциплины в целом, а за той группой дисциплин, которые имел в виду Ламарк, говоря о «биологии», укрепилось наименование «общей биологии».

Представляя собою довольно обширную область биологической науки, общая биология включает в себя целый ряд общebiологических специальных дисциплин, изучающих те или иные стороны органической жизни.

Все живое состоит и развивается из клеток. Изучение микроскопического строения животного — задача частной дисциплины — гистологии, а микроскопического строения растений — микроскопической анатомии, или гистологии растений. Но изучение основных и общих свойств клетки, как растительной, так и животной, как многоклеточных, так и одноклеточных организмов, составляет содержание *общей цитологии* и *гистологии*.

Тогда как *частная физиология* изучает жизненные процессы либо в животном либо в растительном организме, — задачей *общей физиологии* является изучение наиболее общего в жизненных процессах, протекающих в животном и в растительном организмах. В последнее время оформилась в виде самостоятельной дисциплины еще так называемая *физико-химическая биология*, задачей которой является изучение физических и химических свойств клетки и выяснение значения тех или иных физико-химических факторов в жизни организма.

Изучением эмбрионального развития организма животных или растений занимается *эмбриология*, являющаяся частной зоологической (или ботанической) дисциплиной, а выяснение законов индивидуального развития, общих для всех организмов, составляет задачу *общей эмбриологии*, а также *физиологии развития*, часто называемой *механикой развития*.

В XX в. оформилась и развилась особая наука, изучающая законы изменчивости и наследственности — *генетика*. Наряду с общей генетикой существует и частная генетика животных и растений,

изучающая специфические особенности наследственности у той или иной группы организмов.

Наконец, разработка основных проблем эволюции органического мира является задачей *эволюционного учения*, составляющего важнейшую часть общей биологии.

Из того обстоятельства, что современная биологическая наука складывается из ряда частных дисциплин, а общая биология рассматривает общие законы органического мира, отнюдь не следует делать вывода, что эти области биологического знания самостоятельны и не связаны между собой теснейшим образом. Без хорошего знания и учета общих законов жизни и развития органического мира невозможно правильная постановка и разработка *любой* частной проблемы биологии. С другой стороны, биолог, занимающийся изучением какого-либо вопроса общей биологии, не может не учитывать специфического и особенного, свойственного лишь определенной группе организмов. В противном случае он не сможет выполнить стоящую перед ним задачу вскрытия общих законов органической жизни.

Для правильного понимания современной науки и тех проблем, которые этой наукой разрабатываются, необходимо знать историю данной науки, иметь представление о том, как она складывалась и развивалась. В соответствующих главах этой книги, представляющей в целом введение в общую биологию, мы даем исторические данные в связи с той или иной разбираемой проблемой. Здесь мы не даем полного обзора истории биологии и лишь отмечаем основные важнейшие этапы в развитии этой науки.

БИОЛОГИЯ В ДРЕВНЕМ МИРЕ

Знания о животном и растительном мире начали накапливаться очень давно. Охота, приручение животных, возделывание растений, древняя медицина, а также профессия жрецов — все эти виды занятий людей древнего мира способствовали ознакомлению с природой.

Необходимо отметить, что в Ассирии, Вавилоне, Египте, Индии в древности было накоплено большое количество сведений о животных и растениях, часто свидетельствующее о большой наблюдательности древних. Так, у египтян мы находим указание о развитии скарабея (священный жук египтян) из яйца, мясной мухи — из личинки и т. п. Индусы знали очень много растений, что тесно связано с их занятием медициной, имели представление об анатомии человека, на основании производившихся вскрытий. Однако многочисленные знания древних носили разрозненный характер, и впервые с попыткой систематизации знаний мы встречаемся у греков.

Многие философы древней Греции занимались вопросами биологии. Особенно много было сделано Аристотелем (384—322 гг. до н. э.), давшим очень много в различных областях естествознания и заложившим основы зоологии. У греков очень часто верные представления о животных сочетались с фантастическими представлениями. Так, например, Алкмеон Кротонский (520 г. до н. э.), поппмая значение белка яйца как питательного материала, утверждал, что козы дышат ушами; Эмпедокл полагал, что пол рождающихся

животных зависит от температуры матки: в теплой развиваются самцы, а в холодной — самки, тогда как Демокрит правильно утверждал, что у «бескровных» животных (так называли беспозвоночных) внутренние органы незаметны потому, что они малы, и т. д. Даже у Аристотеля, опровергнувшего многие неправильные представления своих предшественников, мы находим много неверных представлений. Описывая правильно, например, что одни акулы — живородящие, а другие откладывают яйца, что киты (дельфины) дышат легкими и что они животные живородящие, наряду с этим он не знал значения мускулов, полагая, что они являются органами ощущения, а движения производятся при помощи сухожилий.

Однако Аристотель знал, повидимому, около 500 видов различных животных и впервые сделал попытку классификации известных ему форм, разделяя всех животных на имеющих кровь и бескровных, причем это деление совпадает с нашим делением на позвоночных и беспозвоночных. Каждый из этих двух «классов» в свою очередь делился на 4 группы:

1-й класс. Животные с кровью

Живородящие четвероногие (современные млекопитающие, кроме китообразных).
Яйцекладущие четвероногие (современные амфибии, рептилии и китообразные).
Птицы.
Рыбы.

2-й класс. Животные бескровные

Моллюски (современные головоногие).
Многоногие черепокожие (современные высшие ракообразные).
Насекомые (сюда Аристотель отнес и ракообразных, и пауков, и червей).
Раковинные (современные моллюски, иглокожие и др.).

С общепсихологической точки зрения представляют интерес взгляды Аристотеля на связь между животными и растениями. Для греческих философов характерно, что они не проводили вообще резкой грани между живой и неживой природой. По Аристотелю между различными телами природы существуют непрерывные переходы. От «неодушевленных веществ» существует переход к «одушевленным». Растения отличаются от неодушевленных предметов «большим количеством жизни». От растений к животным переход не внезапный и не резкий и т. д.

С этим представлением о переходах от неживого к живому связано и распространенное среди философов древности учение о самозарождении живых организмов. При этом они допускали самозарождение не только низших, но и высших животных. Угри, по мнению Аристотеля, «происходят из дождевых червей, которые образуются сами из ила».

Но все же важно, что древние греки пытались решить вопрос о возникновении мира и живых организмов. Многие из них были уверены, что мир не всегда был таким, каким он стал в данное время. «Для греческих философов, — писал Энгельс, — мир был по существу чем-то возникшим из хаоса, чем-то развившимся, чем-то ставшим». Римляне явились в значительной степени продолжателями дела греков. И в древнем Риме изучение органического мира было теснейшим образом связано и вытекало из занятий сельским хозяй-

ством и медициной. И здесь мы встречаемся с любопытным фактом, когда наряду с верными наблюдениями часто приводятся фантастические данные о животных. Так Варрону принадлежит гениальная догадка, что причиной многих заболеваний являются проникающие в организм человека существа настолько малые, что их нельзя видеть. Однако эти существа зарождаются, по мнению Варрона, в болотистых местах. Плиний в своей «Естественной истории», состоящей из 37 книг, собрал весь известный древним материал о природе, используя большое количество сочинений греков и римлян. Из натурфилософских сочинений римлян следует особенно отметить книги Селеки и Лукреция Кара.

СРЕДНИЕ ВЕКА

За эпохой древней Греции и Рима следует продолжительный период средних веков. Господство феодальной системы и авторитета римской церкви не способствовало развитию науки и в частности биологии. Существовавшие потребность и стремление к знаниям подавлялись авторитетом церкви. Однако, если в первый период средневековья почти не приходится говорить о науке, то позже, начиная с V—VI вв., создаются более благоприятные условия: восстановление городов в южной Европе, развитие ремесл и интересы феодалов обуславливают необходимость в знаниях. Известную роль в этом отношении играли монастыри, часто являвшиеся научными центрами, но если за этот период и накоплены были некоторые знания, то все же о сколько-нибудь значительном движении науки говорить не приходится. Высшим авторитетом в науке был провозглашен Аристотель, причем при этом отнюдь не использовалось наиболее ценное из его произведений и ко всему примешивалось громадное количество совершенно фантастических представлений. В книгах, посвященных животным, описывались самые невероятные чудовища, среди которых особенно популярны были различные драконы. На многолюдных собраниях занимались серьезными спорами о том, сколько дьяволов может уместиться на острие иглы, каков был рост Адама и т. п.

ЭПОХА ВОЗРОЖДЕНИЯ И РАЗВИТИЕ БИОЛОГИИ ДО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЫ XVII в.

Развитие биологии нового времени начинается с той эпохи, которую называют эпохой возрождения наук и искусств (XIV в.). Чем же объясняется этот резкий поворот в развитии науки? Рост городской буржуазии, капиталистических форм производства и торговли, ослабление мощи феодального дворянства и ослабление диктатуры церкви — таковы те новые условия, которые сложились в это время.

Энгельс, характеризуя этот период, пишет: «Это был величайший прогрессивный переворот, пережитый до того человечеством, эпоха, которая нуждалась в титанах и которая породила титанов по силе мысли, страстности и характеру, по многосторонности и учености. И есте-

ствознание развивалось тогда в обстановке всеобщей революции, будучи само насквозь революционным.

В развитии биологии большое значение имели начавшиеся путешествия и открытия заморских стран, а в связи с этим значительное расширение знаний о животном и растительном мире. Отметим вкратце важнейшие события в биологии с XV по XVIII вв., так как более подробный материал нами дается ниже, в соответствующих главах.

Большое значение имело изобретение микроскопа Гансом и Захарием Янсенами в конце XVI в. и дальнейшее его усовершенствование Робертом Гуком в Англии и Левенгуком в Голландии уже в XVII в. Микроскоп открыл новый мир невидимых организмов и дал возможность изучения тонкого строения тканей животных и растений. С изобретением микроскопа связано, конечно, открытие клетки Р. Гуком в 1667 г., изучение Мальпиги и Грю (конец XVII в.) тканей растений, открытие Левенгуком и его учеником Гаммом сперматозоидов и т. д.

В средние века и в эпоху возрождения было распространено учение о самозарождении, допускавшее самозарождение насекомых, червей, лягушек и т. д. Крупнейшие биологи XVII в., однако, пытаются доказать, что самозарождения не происходит. В этом отношении особенное значение имеют работы Реди, показавшего путем простого опыта, что «черви» в мясе не возникают путем самозарождения и что они есть личинки мух. Реди стремился доказать, что все живое происходит из живого, «omne vivum e vivo», но натолкнулся на непреодолимое для того времени препятствие. Он не смог объяснить появления паразитов внутри тела животного.

К этому же периоду (середина XVII в.) относятся и работы знаменитого англичанина Вильяма Гарвея. В его работах наиболее интересно открытие кровообращения и его эмбриологические исследования, в которых он пытался доказать, что все живое происходит из яйца, «omne vivum ex ovo», устанавливая этим сходство в развитии живородящих и яйцекладущих позвоночных и по существу идя по пути Реди.

Таким образом, в это время происходит упорная работа многих ученых, идет накопление материала, составившего в дальнейшем основу современной биологии.

Наряду с этим растут знания о различных видах животных и растений благодаря развитию путешествий и открытию неизвестных земель. Это влечет за собою необходимость приведения в систему всего обширного накопившегося материала. Закладываются основы систематики в работах Бока, Брунфельса, Цезальпина, Геснера, Джона Рей (1693) и позже — знаменитого шведского ботаника Карла Линнея (1707—1778) (см. подробнее гл. XVI).

Если Аристотелю было известно около 500 видов различных животных, то Линней знал уже 4162 вида животных. (В настоящее время известно свыше 500 000 видов животных.) Таким образом, рассматриваемый период завершается систематизацией накопленного материала.

Но при этом значительном развитии наук и в частности биологии этот первый период в ее развитии, до самого начала XIX столетия, характеризуется тем, что животный и растительный мир признается

неизменно существующим от начала творения или со времени появления тех или иных форм путем самозарождения. Отдельные голоса, сомневающиеся в неизменяемости видов (см. гл. XVI), тонут среди всеобщего убеждения в их неизменяемости. Таким образом, этот период характеризуется метафизическим взглядом на органический мир. Это характеризует не только биологию, но и вообще науку данного периода. «Но что особенно характеризует рассматриваемый период, — писал Энгельс, — так это — образование известного цельного мировоззрения, центром которого является учение об абсолютной неизменности природы... Согласно этому взгляду, природа, каким бы путем она ни возникла, раз она уже имеется палицо, остается всегда неизменной, пока она существует». Таким образом, линнеевское положение — «мы насчитываем столько видов, сколько первоначально было создано различных форм» — является как нельзя более характерным для этой эпохи.

Во второй половине XVIII столетия начинают чаще раздаваться голоса философов и биологов, указывающие на изменимость видов, но часто в малоразработанной и половинчатой форме (французские материалисты, Бюффон, Эразм Дарвин).

Конец XVIII в. и первая половина XIX в. в Европе характеризуются социально-экономическими сдвигами, определившими дальнейшее развитие естествознания и биологии в частности. Развитие капитализма и рост городской буржуазии, развитие капиталистических форм сельского хозяйства, в особенности в Англии, путешествия и исследование различных стран в связи с изучением естественных богатств захваченных колоний — все это создавало обстановку, весьма благоприятную для дальнейшего развития науки.

Важнейшими работами этого периода являются: работы Ламарка, его «Философия зоологии» — первая попытка доказать изменимость видов, затем работы Ж. Сент-Илера, Гёте; разработка клеточной теории Шванном и Шлейденом (1837—1838) и дальнейшее развитие учения о клетке; развитие эмбриологии (К. Э. фон-Бэр); развитие сравнительной анатомии и палеонтологии, начиная с работ Кювье, и, наконец, работы Лайеля, положившие основу современной геологии.

Если до конца XVIII и начала XIX вв. господствующим в биологии является метафизическое представление о неизменяемости видов, то, начиная от Ламарка и до работ Дарвина, идея развития все больше и больше проникает в биологию и смежные области естествознания (Ламарк, Гёте, Окен, Бэр, Лайель). Однако многие создававшиеся теории или носят идеалистический характер (Ламарк), или являются слабо разработанными.

Дарвин в своем великом произведении, «впервые поставившем, — по выражению Ленина, — биологию на вполне научную почву», наносит окончательный удар метафизическому мировоззрению.

После выхода в свет «Происхождения видов», во второй половине XIX в., биология развивается в значительной мере под влиянием работ Дарвина, из чего, однако, не следует делать вывод, что учение Дарвина и его теория естественного отбора становятся общепризнанными.

В течение второй половины XIX в. происходит большое количество открытий в биологии, открытий, имеющих очень большое зна-

чение для всего дальнейшего развития науки. Следует особо отметить: развитие учения о клетке; открытие каррокинетического деления клетки Страсбургером (1870) и Шнейдером (1873); изучение процесса оплодотворения (Гертвиг и Фоль—1875—1876); открытие Менделеем законов наследственности (1865); работы де-Фриза, Корренса, Чермака и Иогансена (1900—1903), положившие начало новой дисциплине — генетике, и др.

Наряду с этим идет разработка теоретических проблем биологии и эволюционного учения (Геккель, Негели, Вейсман, де-Фриз и др.).

Но последние десятилетия XIX в. и начало XX в. характеризуются начавшимся и все нарастающим кризисом буржуазной науки в связи с ростом противоречий капиталистической системы. Развитие и обострение классовых борьбы давно уже привело к тому, что буржуазия перестала быть передовым классом. Рост пролетариата и его революционные выступления характеризуют этот период истории. В науке это положение сказывается в том, что наряду со следующими одно за другим важнейшими открытиями, наряду с накоплением большого материала буржуазная наука не в состоянии теоретически переработать этот материал.

Механистический материализм в биологии, пытающийся свести объяснение явлений жизни к физическим и химическим законам, объяснить ими сложнейшие процессы органической жизни, оказывается бессильным. Не учитывая качественной специфичности живого как более высокой формы движения материи, механисты неизбежно становились на путь упрощенства. Механизмизм поэтому неизбежно приводит к узкому эмпиризму, не поднимающемуся до широкого теоретического освещения рассматриваемых проблем, или к агностицизму, утверждающему непознаваемость сущности жизни и ограниченность человеческого познания, или ведет к идеалистическим и виталистическим извращениям в науке. Вот почему витализм снова распространяется среди биологов в конце XIX в. (Дриш, Ферворн, Коп и др.).

Такое положение неизбежно вытекает из классовой сущности буржуазной науки. Колоссальный материал, накопленный буржуазной наукой, мог быть теоретически переработан только при помощи материалистической диалектики. Буржуазная же наука, борясь против диалектического материализма как системы, разрушающей основы капитализма, оказалась бессильной подвести под этот колоссальный материал действительно научные основания.

В результате все большего обострения кризиса буржуазной науки в связи с дальнейшим общим кризисом капитализма наблюдается все больший расцвет, с одной стороны, механистических, а с другой — виталистических, реакционных учений и то состояние глубокого кризиса науки, которое имеет место в наши дни в странах капитала.

«Так называемая объективная диалектика царит во всей природе, а так называемая субъективная диалектика, диалектическое мышление, есть только отражение господствующего во всей природе движения путем противоположностей, которые и обуславливают жизнь природы своими постоянными противоречиями и своим конечным

переходом друг в друга, либо в высшие формы» (Э н г е л ь с). Таким образом, диалектико-материалистическое понимание жизни и живого сводится к отражению к нашему сознанию объективной диалектики природы, того действительного положения вещей, которое имеет место в органическом мире. Поэтому только диалектико-материалистическое понимание жизни будет научным. Жизнь (с диалектико-материалистической точки зрения) представляет собою особое качество, и жизненные процессы не могут быть сведены к процессам механическим, физическим и химическим. Это не значит, что мы не придаем значения изучению физических и химических свойств организма и клетки или утверждаем, что физические или химические процессы не имеют большого значения в организме. Мы знаем (см. гл. II), что протоплазма клеток состоит из различных веществ, среди которых первое место занимают белки. Изучение физических и химических свойств белков необходимо для понимания жизненных процессов, и, больше того, помимо материальных процессов (механика, физика, химия), мы не допускаем в организме существования каких-либо иных сил. Но жизнь представляет собою иную, качественно более высокую форму движения материи по сравнению с теми формами движения материи, которые имеют место в неживых телах. «Организм есть, — писал Энгельс, — разумеется, высшее единство, связывающее в себе в одно целое механику, физику и химию, так что эту триаду нельзя больше разделить».

Утверждая специфичность живого как высшей формы движения материи, необходимо вести решительную борьбу прежде всего с витализмом. Виталисты также признают специфичность живого, но это признание не вытекает из понимания диалектического процесса развития материи и появления новых качеств в результате этого развития, а основывается на метафизическом противопоставлении живой и неживой природы. Виталисты (Дриш) не отрицают физико-химического характера процессов, протекающих в организме, но в противоположность механистам не сводят сущности жизни к этим процессам. Эти процессы, по мнению виталистов, подчинены особой силе, нематериального характера, которую различные виталисты называют по-разному: жизненной силой, энтелехией, жизненным порывом, доминантой и пр. Энтелехия (что значит — «имеющий цель в себе»), по Дришу, непознаваема, но она определяет собою специфичность жизни, обуславливает автономность жизненных процессов.

Совершенно очевидно, что витализм является реакционным течением и теснейшим образом связан с реакционным мистицизмом и поповщиной. Витализм — не научен, так как, допуская существование нематериальной, непознаваемой непосредственно жизненной силы, закрывает пути к исследованию специфических особенностей живого. Весьма характерно распространение виталистических учений как раз в период кризиса буржуазной науки и в связи с общим кризисом капитализма. В соответствующих главах книги, в связи с обсуждением различных вопросов общей биологии, мы еще вернемся к критике витализма на конкретном материале.

Если витализм основывается на признании автономности жизни, на признании особой жизненной силы, то механистическое понимание жизни прежде всего характеризуется, как мы уже видели выше, отрицанием качественной специфики живого, полагая, что жизнь может

быть объяснена законами физики и химии, что жизненные процессы отличаются от других процессов в природе только своей большей сложностью. Механицизм, однако, оказывается бессильным объяснить всю сложность и своеобразие процессов, происходящих в органическом мире.

Таким образом, лишь тогда мы правильно и действительно научно подойдем к разрешению проблем биологии, если как следует будем вооружены методологией диалектического материализма, дающего нам возможность вести борьбу как с виталистическими, так и с механистическими теориями.

Итак, жизнь есть особое качество — высшая форма движения материи. В курсе общей биологии мы последовательно разберем в различных главах характерные особенности живого, отличающие живой организм от тел неживой природы.

Жизнь существует на земле в виде различно устроенных организмов, которые представляют собою более или менее сложно организованные системы.

Одним из величайших открытий биологии XIX в. является установление факта, что основной единицей жизни является клетка. Организмы состоят из клеток и развиваются из клетки — яйца. Поэтому мы начинаем изучение общей биологии с знакомства с клеткой и ее строением (гл. I). В клетке протекают основные жизненные процессы. Понять эти процессы возможно, лишь зная химию и физику клетки. «Жизнь есть форма существования белковых тел», — пишет Энгельс. Надо знать, из каких веществ состоит клетка и, прежде всего, что такое белки, в каком состоянии они находятся в организме, какие физические и химические условия необходимы для их существования.

Изучению физико-химических свойств клетки посвящена глава II.

Клетки в организме происходят только из клеток в процессе их размножения, и сам организм развивается из яйца путем деления и дифференцирования клеток. Нельзя понять процессы индивидуального развития, не зная хорошо процесса размножения клеток в организме (гл. III).

Органический мир на земле представляет собою замечательное многообразие форм. Но во всем этом многообразии в отношении клеточного строения мы различаем одноклеточные и многоклеточные организмы. Тогда как клетка одноклеточного представляет собою целый самостоятельный организм, клетка многоклеточного является лишь частью более сложного целого. Выяснение различия между одноклеточными и многоклеточными в связи с вопросом о происхождении многоклеточных дано в главе IV.

Таким образом, в первых четырех главах настоящего курса мы разбираем проблему клетки и организма в связи с изучением физико-химических свойств живого.

Но основное, что отличает живое от неживого, — это процесс обмена веществ. Жизнь существует лишь тогда, когда в организме непрерывно протекают два противоположных процесса: процесс ассимиляции и процесс диссимиляции. Процесс ассимиляции заключается в том, что живой организм, принимая извне те или иные вещества, путем ряда сложных реакций синтезирует из этих веществ вещества,

входящие в состав тела клетки. Самое главное заключается в том, что при этом в клетке создаются белки, специфические для данного вида животного или растения. Зеленые растения при этом синтезируют органические вещества из минеральных, другие же растения и все животные нуждаются для питания в органических веществах, но, несмотря на различные способы ассимиляции, в основном наблюдается в этом отношении замечательное единство в органическом мире, заключающееся в способности путем ассимиляции образовать те основные вещества — белки, из которых состоит их тело. Диссимиляция заключается в том, что в организме, в клетке, постоянно происходит процесс окисления и распада как различных питательных веществ (углеводов и жиров), так и белков протоплазмы клеток, в результате чего освобождается энергия, необходимая для жизнедеятельности организма и прежде всего для процессов ассимиляции. В основе жизни, таким образом, лежит единство противоположностей: ассимиляции и диссимиляции. «Жизнь, форма бытия белкового тела, заключается, следовательно, прежде всего в том, что последнее в каждое мгновение является и самим собой и в то же время чем-то другим, и притом это происходит не в итоге процесса, которому оно подвергается извне, как это бывает с мертвыми телами» (Э г е л ь с).

Другие характерные особенности живого — движение, рост, раздражимость, размножение — связаны с этим основным свойством, саморегулируемым в организме обменом веществ.

Вопросу обмена веществ в организме в нашей книге посвящена глава V, в которой рассматриваются также явления раздражимости.

Вслед за этим, в главе VI, мы знакомим в общих чертах с различными типами животного и растительного мира.

Далее, характерной особенностью живого является преемственность жизни и определенный цикл индивидуального развития организма. Признавая, что первичные формы жизни возникли в давний период истории земли из неживого в процессе развития материи, отпослительно ныне живущих животных, растений и одноклеточных мы знаем, что они появляются лишь в результате размножения от себе подобных организмов. Способы и формы размножения животных и растений весьма разнообразны, но в этом разнообразии мы обнаруживаем замечательное единство в процессе полового размножения, свойственного всем многоклеточным и одноклеточным организмам. Все многоклеточные организмы развиваются в процессе размножения из одной клетки — яйца — нормально после оплодотворения яйца мужской половой клеткой. Рассматривая различные способы размножения, можно установить постепенную эволюцию способов размножения от низших форм к высшим. В индивидуальном развитии организма из яйца замечательно прежде всего то, что в основе этого процесса лежит процесс размножения клеток, а затем их дифференцирования. Изучение закономерностей индивидуального развития организма представляет собою одну из важнейших проблем биологии. Это изучение дает возможность установить диалектичность процессов индивидуального развития. Вопрос о размножении организмов мы рассматриваем в главах VII и VIII, а проблемы индивидуального развития организма (механика или физиология развития) — в главах IX—XI.

Выше мы отметили, что организм представляет собою целостную

систему. Хотя организм животного и растения состоит из клеток, тканей, органов, но он не представляет собой механического комплекса этих частей. Все эти части неразрывно связаны в одно целое, и жизнь возможна лишь в целом организме. «Ни механическое сложение — костей, крови, хрящей, мускулов, тканей и т. д., ни химическое — элементов не составляет еще животного. Организм не является ни простым, ни составным, как бы ни был он сложен» (Энгельс).

В связи с этим возникает вопрос, как же следует рассматривать такие явления, как регенерация, когда часто из небольшой части организма восстанавливается целый организм, или культивирование изолированных частей организма, тканей и органов вне организма. Эти вопросы освещены в главе XII.

До сих пор мы рассматривали характерные особенности живого и те процессы, которые происходят в организме. Но, производя потомство в процессе размножения, организм передает потомству по наследству свои особенности, в свою очередь унаследованные им от родителей. Однако в пределах данного вида, разновидности или породы животного или растения не все особи одинаковы. Между ними проявляются те или иные индивидуальные отличия. Одни из них оказываются наследственными, другие ненаследственными. Что и как наследуется — этим вопросом занимается генетика. В сжатом виде мы даем данные генетики в главах XIII и XIV, оставляя подробное изучение этих вопросов для специального курса генетики.

Мы можем хорошо знать все перечисленные выше особенности живого и процессы, происходящие в живых организмах, но мы не в состоянии будем многое понять и объяснить, если ограничимся изучением строения и функций организма, да и в самом строении организма, в различных происходящих в нем процессах нами многое не будет правильно понято, если мы не будем рассматривать ныне живущие формы животных и растений как результат длительного процесса эволюции жизни на земле. Лишь после работ Дарвина, доказавшего эволюцию органического мира и открывшего основные законы развития органического мира, биология стала на правильный в этом отношении путь, и организм со всеми его органами и различными приспособлениями к среде стал рассматриваться как результат исторического развития. Вопросы эволюционного учения рассматриваются в главах XV—XIX.

ГЛАВА I

КЛЕТКА — МОРФОЛОГИЯ

СОДЕРЖАНИЕ. История микроскопа. Микроскоп Роберта Гука. Микроскоп Левенгука. Современный микроскоп. История открытия клетки и клеточная теория. Морфология клетки. Величина клеток. Форма клеток. Ядро клетки. Безъядерные клетки. Величина и форма ядра. Органеллы клетки. Клеточный центр. Хондриозомы и сетчатый аппарат. Пластиды. Хлоропласты. Лейкопласты. Хромопласты. Клеточные включения

Одним из характерных признаков всякого живого организма является его клеточное строение. Тело животных и растений состоит из клеток, представляющих собою комочки слизистого прозрачного вещества, называемого *протоплазмой*, внутри которой помещается более плотное, чем *протоплазма*, часто пузыреобразное тельце — *ядро*. На поверхности *протоплазмы* обыкновенно находится более плотная *оболочка*. В большинстве случаев клетки настолько малы, что увидеть их можно только при помощи микроскопа — особого прибора с системой увеличительных стекол. Понятно, что развитие представления о клеточном строении организмов, а также изучение клетки теснейшим образом связаны с историей микроскопа.

История микроскопа Хотя различные оптические приборы в форме двояковыпуклых увеличительных стекол были известны еще в глубокой древности (в Египте, Греции, Риме), но вследствие незначительной силы их увеличения они мало давали при рассмотрении частей растительных и животных организмов. Первый микроскоп с более сильным увеличением был сконструирован в конце XVI столетия в Мидельбурге, в Голландии, механиками и оптиками Гансом и Захарием Янсенами. К сожалению, ни сам микроскоп, ни его изображение не сохранились, и до нас дошло только описание микроскопа Янсена. Он состоял из трубы в 45 см длиною и 5 см в диаметре (рис. 1). Труба была сделана из золоченой меди и поддерживалась тремя медными дельфинами на круглой подставке из черного дерева. В верхний и в нижний концы трубы вставлялись увеличительные стекла определенной силы в оправе. Исследуемый объект помещался на подставку, поддерживающую дельфинов, и рассматривался через верхний конец трубы. Однако ученые, современники Янсенов, не придали никакого значения этому изобретению, вернее, не поняли роли микроскопа и не использовали его.

Микроскоп Роберта Гука Только во второй половине XVII столетия английский ученый Роберт Гук понял и оценил громадное значение микроскопа. В 1665 г. он сконструировал прибор, который представлял собою настолько значительное усовершенствование микроскопа Янсенов, что давал возможность отчетливо различать мелкие составные единицы организма — клетки. Микроскоп Гука увеличивал до 100 раз.

Он также состоял из трубы, которая прикреплялась к колонке, укрепленной на подставке (рис. 1). В верхний и нижний концы трубы вставлены были увеличительные стекла в оправе — *окуляр* и *объектив*. На подставке микроскопа помещался штифт, на котором укреплялся исследуемый объект, который освещался лампой, причем лучи света проходили через особый стеклянный шар. Объект освещался, таким образом, сверху.

В 1667 г. Гук, исследуя пригодность своего микроскопа путем рассмотрения различных мелких предметов, сделал тонкий срез пробки и, рассматривая ее в микроскоп, обнаружил, что пробка состоит из мелких ячеек, подобно пчелиным сотам, и назвал их *клетками*. Не придавая значения своему открытию, Гук главным образом был занят вопросом, насколько его микроскоп совершенен, и в доказательство достоинства своего микроскопа Гук в том же 1667 г. опубликовал специальную работу, носившую название «Микрография, или описание маленьких телес при помощи увеличительных стекол с наблюдениями и исследованиями», где он описывает все те объекты, которые он рассматривал в свой микроскоп. Но микроскоп Роберта Гука был все же недостаточно совершенен для того, чтобы им можно было пользоваться для серьезных научных исследований. Кроме слабого увеличения, он давал и недостаточно ясное изображение, в значительной степени вследствие освещения объекта сверху, а не снизу, как это имеет место в современных микроскопах.

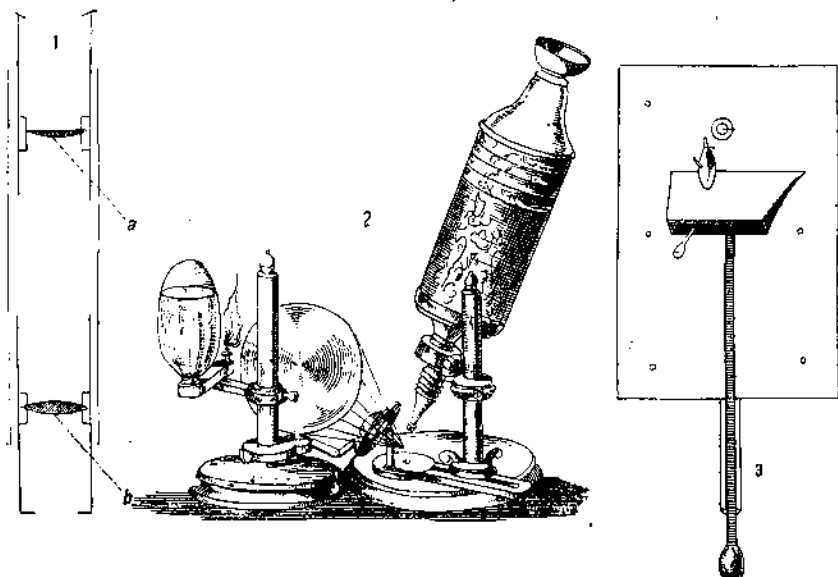


Рис. 1. Первые микроскопы

1 — схема микроскопа Ниссеня (а — b — линзы); 2 — микроскоп Р. Гука; 3 — микроскоп Левенгука

Микроскоп Левенгука

Микроскоп приобретает большое значение как прибор для научных исследований в руках другого исследователя — голландского купца и ремесленника Антона Левенгука, современника Роберта Гука.

Его микроскоп был сконструирован совсем иначе. Он состоял из двух прямоугольных серебряных пластинок, скрепленных шестью заклепками (рис. 1). В верхней части этих пластинок, играющих роль оправы, находилось круглое отверстие, где помещалась линза. К этим пластинкам внизу была прикреплена ручка, за которую надо было держать микроскоп. Предметный столик подымался или опускался при помощи винта, находящегося внизу столика. Этот винт был прикреплен к ручке микроскопа. Другой винт, находящийся сбоку столика, передвигал столик в горизонтальной плоскости, удаляя или приближая его к линзе. На предметном столике был укреплен вращающийся вокруг своей оси штифтик, на острие которого помещался исследуемый объект. При пользовании этим микроскопом можно было брать его за ручку, повернуть предметный столик к свету, а с обратной стороны, к линзе, приставить глаз и рассматривать объект.

Таким образом, в микроскопах Левенгука (им было сделано около 250 микроскопов) объект освещался проходящим светом. Некоторые его микроскопы были снабжены еще

вогнутым зеркалом. Так как Левенгук добился большого искусства в шлифовке линз, то его микроскоп давал значительно лучшие изображения объекта, чем микроскоп Гука, тем более, что освещение объекта было лучшим. Наряду с этим микроскоп давал и большие увеличения — до 160 раз (а иногда и больше). Все это дало возможность Левенгуку с помощью своего микроскопа и выработанной им методики сделать целый ряд открытий в области биологии.

Если сравнить эти первые микроскопы с современными, окажется, что общий тип конструкции современного микроскопа взят от микроскопа Гука, принцип же освещения объекта проходящими лучами света взят от микроскопа Левенгука. Целый ряд последовательных изменений в числе линз, их тщательной шлифовке и подборе линз различной выпуклости, изменений в осветительном приборе и в других частях в микроскопе гуковского типа усовершенствует его все больше и больше. При помощи таких микроскопов можно было глубже исследовать, глубже проникать в тайны клетки и достигнуть тех успехов в изучении клетки, которые привели к созданию клеточной теории в 30-х годах XIX столетия и к дальнейшему ее развитию.

Современный микроскоп

Микроскоп XIX в. представляет собою уже достаточно усовершенствованный прибор, близкий по конструкции современному. Последний отличается от первого более усовершенствованными объективами и окулярами, целым рядом усовершенствований в осветительном приборе и в стойке, делающих его подвижным.

Современный микроскоп состоит из штатива, разделяющегося на тяжелую ножку подковообразной формы и на колонку, к которой прикрепляются: зеркало, предметный столик и труба микроскопа, или *тубус* (рис. 2).

Зеркало прикреплено под столиком подвижно на шарнирах и благодаря этому может вращаться во все стороны при отсканивании источника света. Оно имеет две стороны: вогнутую и плоскую. Обычно пользуются вогнутой стороной зеркала, а плоской — при более сильных иммерсионных объективах.

Предметный столик представляет собою площадку с круглым отверстием по середине, через которое проходит пучок света, отраженный зеркалом и освещающий исследуемый объект. На столике имеются зажимы для укрепления предметного стекла, на котором находится исследуемый объект. Помощью двух винтов столик передвигается вперед и назад, вправо и влево. Внизу столика располагается *осветитель*, представляющий собою систему линз, собирающих отбрасываемые зеркалом лучи и концентрирующих их на исследуемом объекте. Здесь же, в осветителе, помещена *диафрагма* — приспособление для урегулирования освещения препарата. Диафрагма состоит из многих тонких металлических пластинок, формой своей напоминающих серп. Они расположены в металлическом барабане так, что при открытой диафрагме они почти совершенно покрыва-

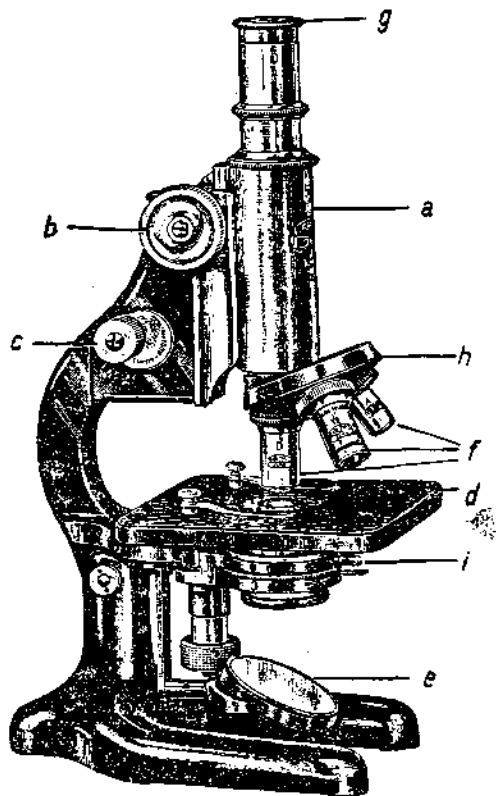


Рис. 2. Современный микроскоп

a — тубус, *b* — кремальера, *c* — микрометрический винт, *d* — столик, *e* — зеркало, *f* — объективы, *g* — окуляр, *h* — револьвер, *i* — осветитель

вают друг друга. Если поворачивать пуговку винта диафрагмы вправо, отверстие диафрагмы изменяется благодаря перемещению серповидных пластинок к середине. При поворачивании пуговки влево, пластинки перемещаются к краю барабана. Если же осветителя нет, то диафрагма в виде круглой подвижной пластинки с отверстиями различного диаметра помещается внизу столика.

В верхнюю часть трубы микроскопа вставляется окуляр, представляющий собою гильзу с диафрагмой внутри и с двумя плоско-выпуклыми определенной кривизны линзами в оправе, привинченными к обоим концам гильзы. К нижнему отверстию трубы микроскопа прикрепляется так называемый *револьвер*, состоящий из двух или нескольких пластинок. Нижняя пластинка револьвера подвижно прикреплена к верхней и имеет два или несколько гнезд с парезнами, в которые ввинчиваются объективы различной силы. Объектив состоит из медной оправы, в которую вправлено несколько плоско-выпуклых линз, каждая с определенным фокусным расстоянием. Эти линзы расположены на определенном расстоянии друг от друга.

Труба микроскопа может опускаться и подниматься при помощи двух винтов: *кремалеры*, или макрометрического винта, и *микрометрического* винта. При движении кремалеры можно поднимать и опускать трубу достаточно быстро, при поворотах же микрометрического винта труба поднимается и опускается очень незначительно, благодаря очень тонкой нарезке этого винта. При помощи обоих винтов труба микроскопа устанавливается на определенном расстоянии от объекта для получения его изображения.

В современных объективах пользуются не одной сильно увеличивающей линзой, а целой системой линз, небольшой увеличительной способности каждая, но дающих в сумме нужное увеличение.

Изображение в микроскопе получается следующим образом (рис. 3). Световые лучи, отраженные зеркалом, проходят через объект и освещают его, проходят через систему линз объектива и нижнюю линзу окуляра и дают изображение по другую сторону линз объектива — изображение увеличенное, действительное и обратное. Это изображение получается в окуляре, между его линзами, как раз в том месте, где помещается диафрагма окуляра.

Но верхняя линза окуляра отбрасывает это изображение по ту же сторону линз, увеличивая его еще больше. В результате получается изображение увеличенное, мнимое, но обратное по отношению к исследуемому объекту. Это изображение получается немного ниже объектива, на расстоянии 250 мм от глаза наблюдателя. Современные микроскопы дают увеличение до 3000 раз и больше.

Что касается усовершенствований микроскопа, то, как было указано выше, они касаются главным образом усовершенствований в изготовлении линз, улучшающих их качество. Так как чем сильнее увеличивает линза, тем меньше ясность изображения бла-

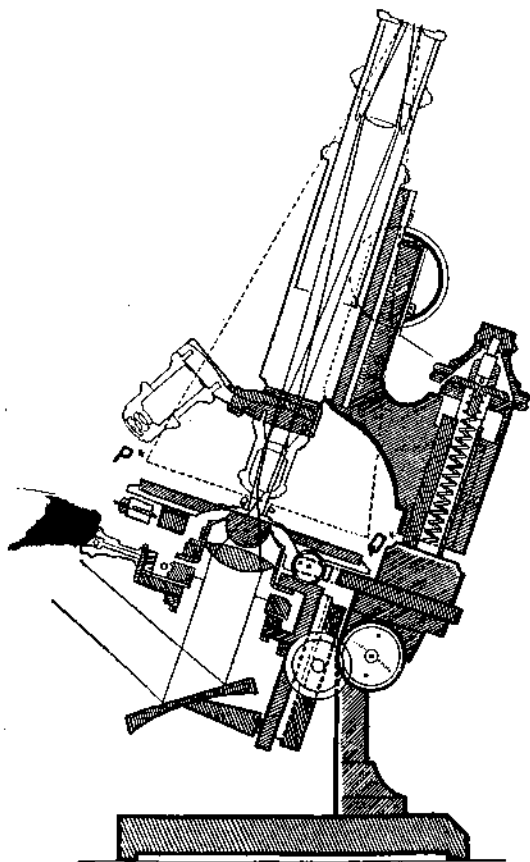


Рис. 3. Ход лучей в микроскопе
QP — объект, Q*P* — его изображение

годаря явлениям аберрации¹, то в последнее время было обращено внимание на получение сильно увеличивающих объективов, отличающихся значительной цветовой чистотой (отсутствие аберраций) и дающих более ясные изображения благодаря особому составу стекла линз, конструкции их и особой шлифовке. Такие объективы носят название апохроматов, в то время как обыкновенные объективы (более дешевые) называются ахроматами.

При работе с сильными апохроматами между объектом и объективом помещают каплю кедрового масла, в которую погружают объектив, и таким образом совершенно исключается воздушная прослойка. Благодаря присутствию масла между объектом и объективом достигается большая ясность изображения вследствие близости показателя преломления линз объектива, масла и стекла (покровного) и отсутствия слоя воздуха. Такие объективы называются иммерсионными. Иммерсионными объективами пользуются при специальных исследованиях, в то время как на учебных занятиях обычно пользуются простыми объективами.

История открытия клетки и клеточная теория

Первый увидел клетку в микроскоп и дал ей название, как уже упоминалось выше, Роберт Гук в 1667 г. Он сделал тонкий срез пробки и, изучая ее под микроскопом, обнаружил, что она состоит из отдельных ячеек, подобных ячейкам пчелиных сот. Эти ячейки были ограничены со всех сторон стенками, и потому Гук назвал их *клетками*. Никакого содержимого в этих ячейках он не видал, да и не мог видеть, потому что клетки пробки мертвые и плазмы в них нет (рис. 4).

Одновременно с Гук-ом врач и биолог Марчелло Мальпиги (1628 — 1694) изучает строение стеблей, листьев, корней и также убеждается, что части растений состоят из клеток, и называет их *мешочками*. Английский ботаник Неемия Грю (1628—1711) подтверждает и дополняет данные Мальпиги исследованием целого ряда растительных объектов, называя клетки *пузырьками*. Несколько позже известный исследователь Каспар Фридрих Вольф (1733—1794) также указывает на клеточное строение частей растительных и животных организмов и называет клетки тоже *пузырьками*, подобно Грю.

Но все эти первые исследователи, обнаруживая факт клеточного строения организмов, мало говорят о строении самой клетки, обращая главное внимание на наружную оболочку ее. Возможно, что первые микроскопы давали настолько несовершенные изображения, что

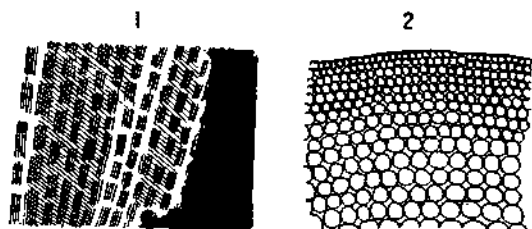


Рис. 4. Древнейшие изображения растительных клеток

1 — клетки пробки по Р. Гуку; 2 — клетки пузырьков Грю

¹ Ввиду того, что при большой кривизне увеличивающей линзы лучи, падающие на ее край, сильнее преломляются, чем лучи, падающие на ее середину, изображение объекта получается не одинаково ясным во всех точках: наибольшая ясность в центре и расплывчатость к краям — это явление известно под именем сферической аберрации.

Наряду с этим известно еще явление цветной, или хроматической аберрации, когда световой луч, падающий на линзу после преломления, оказывается не однородным, а цветным, ввиду того, что различные цветные лучи спектра неодинаково преломляются.

При спланировании выпуклой и вогнутой линз различного состава в одну линзу можно уничтожить явление цветной и сферической аберраций.

трудно было рассмотреть содержимое клеток. С другой стороны, первые исследования ведутся почти исключительно над растительными организмами, клетки которых имеют хорошо заметные оболочки и тем самым невольно обращают на себя внимание исследователей. Правда, некоторые исследователи этого времени говорят о соке в клетках, но не придают ему никакого значения.

Вместе с дальнейшим усовершенствованием микроскопа следует и более глубокое изучение строения клетки. Так, ботаник Броун в 1831 г., наблюдая клетки различных растений, установил, что в клетке, а именно в плазме, находится округлое маленькое тельце, более плотное, чем плазма клетки. Это тельце Броун назвал *ядром*. Имеются указания в литературе, что ядро было обнаружено еще раньше, в 1825 г., Пуркинье и им же даны названия — *ядро* и *протоплазма*.

Все эти исследования клетки, начиная от Гука и кончая Броуном, не были объединены общей идеей, и первые обобщения о клеточном строении растительных организмов дает ботаник Шлейден в 1838 г. и животных организмов — апатом Шванн в 1839 г.

Шлейден и Шванн на основании всех прежних работ о клетке и своих исследований приходят к тому заключению, что *все* живые организмы, как растительные, так и животные, состоят из отдельных элементов — клеток, из которых и построены все органы каждого организма.

Таким образом, Шлейден и в особенности Шванн являются основоположниками, создателями клеточной теории. Но они считали главным в клетке оболочку, а протоплазму и ядро — второстепенными частями клетки. Так же неправильно было их представление о возникновении новых клеток в организме. Так, Шлейден, наблюдая развитие зародышевого мешка из материнской клетки, расположенной в завязи пестика, в его семязпочке, приходит к заключению, что клетки возникают из бесструктурной массы, в которой сначала появляются ядра, а затем возникает оболочка с соком вокруг каждого ядра.

Интересно отметить здесь, как смотрели создатели клеточной теории на взаимоотношение клетки и организма. Хотя Шванн и представлял себе организм как сложное тело, состоящее из отдельных элементов — клеток, но он не приписывал клетке самодовлеющего значения, а указывал на зависимость организма от клетки и каждой клетки от организма. Так, Шванн писал: «Клетки не образуют простого агрегата, но они взаимодействуют таким образом, что в результате получается гармоничное целое». «Проявление присущих клетке сил зависит от окружающих условий, которые и ставят клетку в связь с целым».

Значение клеточной теории очень велико.

Тот факт, что различные органы растительных и животных организмов построены из клеток, уничтожает грани между различными группами животных и растений, свидетельствуя об их единстве, об общем, свойственном всем организмам, клеточном строении. Конечно, факт клеточного строения всех организмов не случайный, а основывается на единстве происхождения всех живых организмов.

Создание клеточной теории, которая была принята всеми единодушно, вызвало большое количество работ по изучению клетки.

В середине XIX в. обращают уже больше внимания на содержимое клетки. Так, Моля в 1846 г. отмечает, что в клетке есть более густая

слизь — протоплазма, прилегающая к оболочке, которую надо отличать от клеточного сока. Здесь же Молль устанавливает, что молодые растительные клетки не имеют оболочек, а только состоят из слизи, и по мере роста клетки вырабатывают оболочку. В мертвых же клетках слизи совсем нет, а есть только оболочка (то, что видел Гук при рассматривании пробки).

Однако только в 1857 г. Лейдиг первый отрицает положение о первенствующем значении оболочки в клетке, а Макс Шульце в 1861 г. устанавливает, что клетки растительных и животных организмов в главных чертах сходны между собою, что главным в клетке является протоплазма, в которой лежит ядро, а оболочка имеет второстепенное значение. О значении ядра в жизни клетки узнали значительно позже, когда впервые наблюдалось клеточное деление у растений Гофмейстером в 1849 г.

В связи с этим открытием было установлено, что свободное образование клеток из недифференцированной бластемы не имеет места у растительных организмов, что окончательно было подтверждено позднейшими работами Страсбургера. Точно такое же положение было установлено и для клеток животных организмов исследователями Рейхертом, Ремаком и Кёлликером (1853), которые показали, что и здесь возникновение клеток происходит путем их деления. Одновременно был установлен факт и большой роли ядра в этом делении.

Определение клетки Шульце дает такое: «Клетка есть комочек плазмы, наделенный всеми жизненными свойствами, внутри которого лежит ядро». Своим определением Шульце устанавливает правильное понимание клетки, и с этого момента начинается усиленное изучение протоплазмы и ядра. Дальнейшие исследования заключались в изучении строения клетки, ее морфологии, с целью найти объяснение жизненных свойств клетки. Клетка все больше и больше привлекает внимание исследователей, и, изучая ее, они забывают об организме, частью которого клетка является. Клетке придают какое-то независимое значение: клетка признается элементарным самостоятельным организмом, и жизнь многоклеточного организма представляется как сумма жизней его отдельных клеток. Организм как целое, как система не существует, главное — это клетка и только клетка.

Подобное представление о клетке и организме было сформулировано Р. Вирховым, который, основываясь на положении, что каждая клетка происходит от клетки же (*omnis cellula e cellula*), формулирует эту теорию так: «Все живое состоит из клеток, клетка есть элементарный организм, и жизнь целого есть сумма жизней его клеточных отдельных».

Такой взгляд на клетку и организм господствует в биологии еще в конце XIX и в начале XX столетий.

Но еще во времена Вирхова были известны факты, которые не укладывались в рамки классической клеточной теории. Так, было известно, что мышечные волокна животных организмов представляют собою протоплазматическую массу с многочисленными ядрами, что соединительные ткани животных, кроме клеток, содержат много межклеточного вещества. Среди организмов были известны такие, которые не обнаруживают клеточного строения и состоят из большего или меньшего количества протоплазматического вещества без перепо-

родок, с большим количеством ядер. Таковыми являются некоторые грибы (Mycetes), водоросли: вошерия (Vaucheria), каулерпа (Caulerpa) и др. Позже было выяснено, что клетки эпителиальных тканей не изолированы, а часто связаны одна с другой протоплазматическими мостиками, и ткань представляет единое целое.

Все это вносило противоречия в стройную классическую клеточную теорию, и отсюда понятен ее кризис. Клеточная теория требовала переработки.

Определяя клетку как жизненную единицу организма, необходимо подчеркнуть, что жизненные процессы в клетке зависят от организма в целом, так же как и организм зависит от каждой клетки. Об этом взаимодействии и взаимозависимости совершенно забыли многие биологи, придавая исключительное значение клетке как элементарному организму. Такое представление о клетке является механистическим, сводящим организм к сумме отдельных клеток, не учитывающим всю сложность взаимоотношений клеток и организма. Далее классическая клеточная теория предполагает некоторую полнотенность всех клеток организма как жизненных единиц, что является совершенно неправильным, так как каждая группа клеток, дифференцируясь в определенном направлении, становится качественно отличной друг от друга.

Главное же заключается в том, что классическая клеточная теория не отличала специфики закономерностей целого организма от закономерностей клетки и не учитывала несводимости жизненных процессов целого организма к сумме жизненных процессов клетки.

Однако, критикуя ошибки создателей клеточной теории, другие биологи пытались свести все структуры в организме к синцитиям и синпластам, отрицая самое существование отдельных клеток (Роде). По этому ложному пути пошли и некоторые советские биологи (Немилов, Леонтович, Рубашкин, Капнельсон и др.). Такая недооценка значения клеток и клеточной теории прежде всего не соответствует действительности. Отнюдь не всегда клетки образуют синцитии, а существующие неклеточные структуры так или иначе связаны при своем образовании в организме с клетками.

Итак, клетки — это биологические единицы, из которых состоят организмы, с которыми связаны те или иные жизненные процессы. Из клетки (яйца) развивается всякий организм путем размножения и дифференцирования этих клеток.

«Клетка — основная форма почти всякого развития жизни, с которой начинает свое развитие каждый организм» (Э н г е л ь с).

Но эта жизненная единица в организме не является изолированной, а тесно связана со всем организмом, зависит как от него, так и от других клеток организма.

Морфология клетки Клетка представляет собою комочек плазмы с ядром внутри и оболочкой на поверхности. Протоплазма клетки представляет собою однородную, бесцветную, прозрачную слизистую жидкость, в которой могут образовываться более плотные части — то в виде нитей, то в виде зернышек, то в виде пузырьков и т. д. Протоплазма заполняет или всю клетку или распределяется отдельными участками в виде тяжей, соединенных между собою и со слоем протоплазмы, прилегающей к

оболочке (рис. 5). Тогда в клетке места, свободные от протоплазмы, называемые вакуолями, заполнены клеточным соком, представляющим собою воду с растворенными в ней различными веществами. Большинство клеток животных организмов, так же как и молодые растительные клетки, состоит сплошь из протоплазмы, и клеточного сока в них нет, в то время как по мере роста растительных клеток в них начинает появляться клеточный сок, и чем старше клетка, тем его больше (рис. 6).

Часто при наличии клеточного сока в растительных клетках вся протоплазма оттеснена к оболочке клетки, в то время как вакуоль с клеточным соком занимает центральную часть клетки.

Обилие клеточного сока очень характерно для растительных клеток. В животных клетках или совсем нет клеточного сока, или его очень мало. Исключение представляют клетки хорды (орган, развивающийся у всех зародышей хордовых животных). Во взрослом состоянии у позвоночных хорда заменяется костным позвоночным столбом, у низших же хордовых хорда остается в течение всей жизни (например у ланцетника). Клетки хорды имеют очень много клеточного сока и в этом отношении сходны с растительными клетками.

Ядро клетки представляет собою более плотное тельце, располагающееся всегда в плазме и отделяющееся от плазмы особой ядерной оболочкой.

Что же касается оболочки клеток, то в животных клетках в большинстве случаев это тонкая протоплазматическая пленка, хотя многие клетки имеют более заметную оболочку, как, например, яйцевые и мускульные клетки, в то время как в растительных клетках, помимо поверхностного более плотного слоя плазмы, соответствующего по своему физиологическому значению протоплазматической оболочке животной клетки, расположена еще особая плотная оболочка, состоящая из особого углевода — клетчатки.

Рис. 6. Увеличение числа вакуолей в связи с ростом растительных клеток
к — оболочка клетки, [св — вакуоль, я — ядро

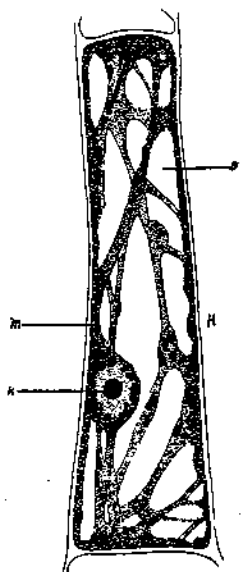
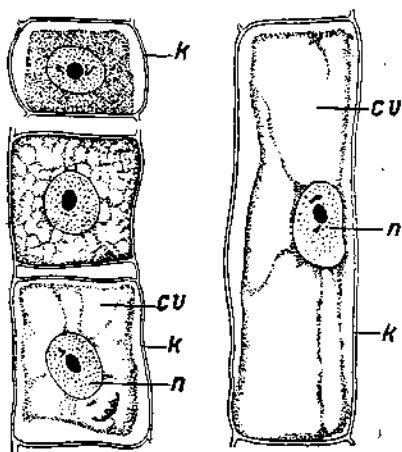


Рис. 5. Растительная клетка

м — протоплазма, я — ядро,
с — вакуоль с клеточным
соком, к — оболочка



клеткам. Фактически он видел только оболочки умерших клеток. Название «клетка», данное Гуком, отвечало своему содержанию, по-

сколько это касалось растительных клеток с резко заметными оболочками.

Термин «клетка» сохранился в науке, хотя в него вкладывается теперь иное содержание.

Однако наряду с типичными клетками, состоящими из протоплазмы, ядра и оболочки, в организмах встречаются части, которые состоят из плазмы, иногда достаточно дифференцированной, и большого количества ядер в ней, т. е. являются как бы многоядерными клетками. Такие образования называют синцитиями, или синпластами. Так, например, поперечно-полосатые мускульные волокна животных, слизистые грибы и некоторые водоросли среди растений представляют собою массу протоплазмы, не разделенную на отдель-

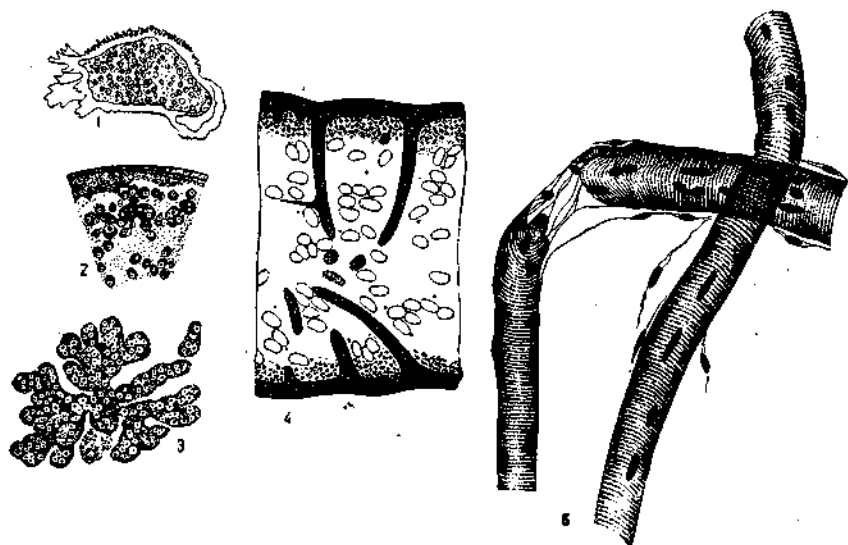


Рис. 7.

1 — *Myxidium Lieberkühni*; 2 — часть тела *Muxobolus Pfeifferi*; 3 — гаплосперидий — *Ichtyosporidium Hertzi*; 4 — часть водоросли *Caulerpa prolifera* в разрезе; 5 — поперечно-полосатые мышечные волокна человека

ные клетки, с большим количеством ядер (рис. 7), причем в некоторых случаях, как, например, у водоросли каулерпа (*Caulerpa prolifera*), протоплазма достигает высокой степени дифференцировки.

Величина клеток

Рассматривая различные клетки организмов, можно убедиться в большом разнообразии клеток по величине. В громадном большинстве случаев размеры клеток колеблются в небольших пределах, и диаметр клетки измеряется микронами (μ) — в среднем от 10 μ до 100 μ (микрон — одна тысячная доля миллиметра).

Но в то же время известны и такие клетки, величина которых меньше микрона. Таковы клетки бактерий, которые представляют собою одноклеточные растительные организмы. В животном организме самыми мелкими клетками являются сперматозоиды — мужские половые клетки, длина которых без хвостика определяется в 2—3 μ , и красные кровяные тельца, или эритроциты, млекопитающих, длина которых определяется в 1—2 μ .

Наряду с такими мелкими клетками встречаются и весьма крупные, каковыми являются, например, яйцевые клетки животных, достигающие до нескольких сантиметров в поперечнике, например, птичье яйцо (желток яйца птицы представляет одну клетку, если яйцо еще не оплодотворено). Величина яиц определяется наличием большого количества запасов пищи. Достаточно крупными являются также гладкие мускульные волокна животных. При небольшом поперечнике они достигают длины в несколько миллиметров. Лубяные клетки растений доходят до 20 мм длины, а отростки нервных клеток животных — до 1 м длины.

Все вышеперечисленные клетки являются одноядерными, однако величина многоядерных клеток доходит до еще больших размеров. Так каулерпа (*Caulerpa prolifera*) доходит до 10 см длины, а плазмо-

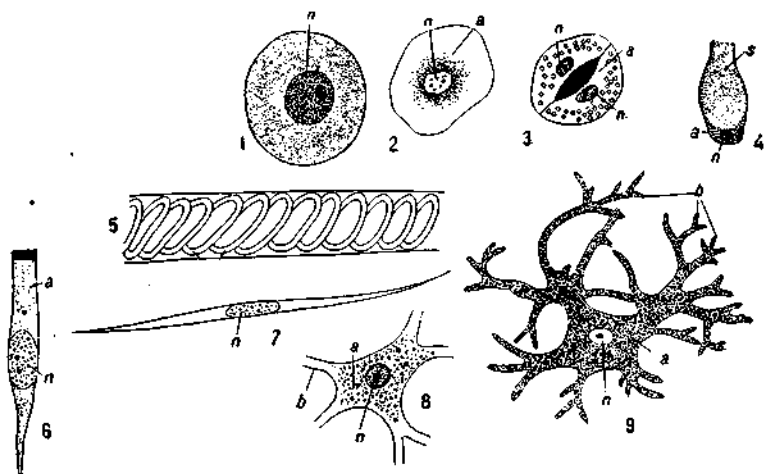


Рис. 8. Различные формы клеток

1 — округлая форма — яйцо морского ежа; 2 — плоская эпителиальная клетка полости рта человека; 3 — полулунные клетки — замыкающие клетки устьиц; 4 — бiconvexная клетка эпителия мышцы; 5 — сосудистая клетка древесины; 6 — цилиндрическая клетка мерцательного эпителия трахеи лягушки; 7 — веретеновидная клетка гладких мышц; 8 — нервная клетка спинного мозга быка; 9 — пятилучевая клетка кожи лягушки; *n* — ядро, *a* — протоплазма, *s* — секрет, *b* — отростки

дий слизистого гриба миксомидета (*Myxomycetes*) представляет собою слизистую массу величиною в кулак. Но величина клеток все-таки строго постоянна для определенного вида организмов и для определенного типа тканей и колеблется в небольших пределах, причем величина клеток очень часто не зависит от величины самого организма. Бывают мелкие животные с крупными клетками, как это мы видели у земноводных, и крупные животные с мелкими клетками, как, например, млекопитающие, причем клетки слюны так же малы, как и клетки мышцы.

Форма клеток

Еще более разнообразна форма клеток. Естественной формой одиночной, свободно живущей, клеткой является шарообразная, которая в силу тех или иных причин сохраняется у очень немногих клеток. Если же клетки располагаются вместе, то в этом случае взаимное давление клеток приводит их к многогранной форме. Но важным условием в возникновении формы

клетки является ее функция, та работа, которую выполняет клетка. Форма и функция взаимно обуславливают друг друга. Отсюда нам понятна ветвистая форма нервной и пигментной клеток¹, удлинённая форма мускульной клетки, плоская клетка поверхностного слоя эпителия кожи и т. д. В общем мы можем найти всевозможные формы клеток — от округлой формы до многогранной, ветвистой, удлинённой со всеми переходами (рис. 8).

Ядро клетки Необходимой частью клетки является ядро. Оно представляет собою пузырек, более плотный, чем плазма, отделенный от нее особой ядерной оболочкой и располагающийся или в центре плазмы или на периферии. В живых клетках, ничем не обработанных и не окрашенных, ядро бесцветно и прозрачно, но не однородно. Оно обнаруживает структуру чаще всего сетчатую. В фиксированных и окрашенных препаратах ядро и все его части становятся очень заметными. Однако, более детальное рассмотрение структуры ядра будет дано ниже, после знакомства с физико-химическими особенностями клетки.

Для выяснения значения ядра в клетке были произведены многочисленные опыты отделения ядра от плазмы. Пробовали, например, разделить одноклеточный организм — амёбу — так, чтобы в одной части ее заключалось ядро с небольшим количеством плазмы, а в другой — только одна плазма, лишённая ядра. И оказалось, что плазма, лишённая ядра, всегда погибала, а та часть клетки, где было ядро, способна была к дальнейшей жизни. Также не может жить одно ядро, лишённое плазмы. Следовательно, как протоплазма, так и ядро являются необходимыми частями всякой полноценной жизнеспособной клетки.

Безядерные клетки Еще не так давно в биологии существовало мнение, что ядро вовсе не необходимо для всякой живой клетки, так как бактерии и сине-зелёные водоросли не имеют ядер. Выяснилось, однако, что бактерии не имеют ядра в виде отдельного пузырька, как все другие клетки организмов, но что отдельные элементы ядра распределяются в протоплазме бактерий.

Что же касается сине-зелёных водорослей, то до сих пор остается открытым вопрос, имеются ли в них ядра, или соответствующие ядру элементы. На основании того, что ядро является необходимой частью всех клеток, следует заключить, что оно должно существовать в том или ином виде и в сине-зелёных водорослях и что наши способы исследования еще недостаточны для обнаружения элементов ядра у этих организмов.

Отсутствует ядро и в некоторых тканевых клетках, например в эритроцитах, или красных кровяных клетках человека и млекопитающих животных (рис. 9). Но эритроциты млекопитающих лишаются ядер только в последней стадии своего развития, когда попадают в кровеносные сосуды; в костном же мозгу, где они возникают путем деления клеток, эритроциты имеют еще ядра. Потеря ядра обуславливает сравнительную недолговечность эритроцитов, и по истечении четырех недель после выхода из костного мозга эритроциты разрушаются и заменяются новыми, развивающимися в костном мозгу.

¹ Пигментная клетка наполнена зернышками пигмента. От присутствия этих клеток в коже зависит окраска животного.

Итак, на основании всего вышеизложенного мы приходим к выводу, что во всякой полноценной, живой, способной к размножению клетке имеется или дифференцированное ядро или ядерные элементы, рассеянные в плазме.

Величина и форма ядра

Величина ядра часто тесно связана с величиной клетки, и чем больше плазмы в клетке, тем больше ее ядро. Однако в молодых клетках — ядра крупные при небольшом количестве плазмы, а сперматозоиды животных имеют ничтожное количество плазмы. Если же величина клетки значительна, то, как правило, в такой клетке имеется много ядер, как, например, в лейкоцитах,

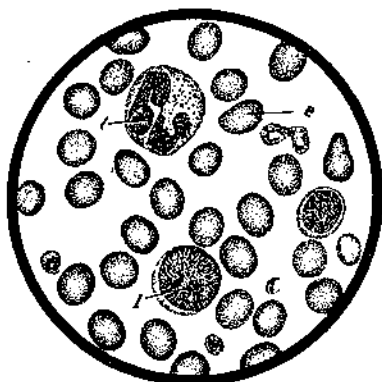


Рис. 9. Кровь человека
e — эритроциты, l — лейкоциты

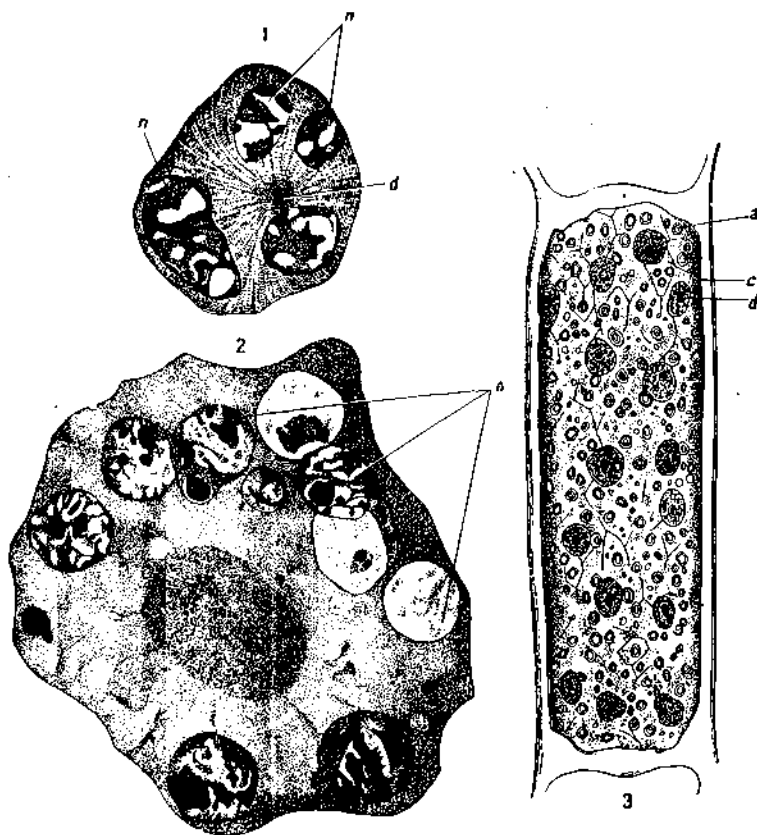


Рис. 10. Многоядерные клетки

1 — лейкоцит человека; d — центрозома, n — ядра; 2 — клетка костного мозга; n — ядра; 3 — клетка водоросли *Cladophora*; d — ядра, a — протоплазма, c — оболочка

или белых кровяных клетках животных, в клетках костного мозга, лимфатического узла животных, в выстилающих клетках пыльников растительных организмов, в клетках водорослей (*Cladophora*) и грибов (рис. 10).

Форма ядра различна, но в значительно меньшей степени, чем форма клетки, что объясняется самым положением ядра внутри плазмы. Чаще всего ядра имеют округлую форму, как, например, в клетках эпителия, или овальную — в красных кровяных клетках крови низших позвоночных. Но наряду с такими ядрами встречаются и подковообразные и лопастные ядра — в лейкоцитах крови животных; в виде цепочек, составленных из отдельных соединенных между собою зерен — у инфузорий (*Stentor*); или в виде сильно разветвленной ленты, например, в железистых клетках насекомых и т. д. (рис. 11).

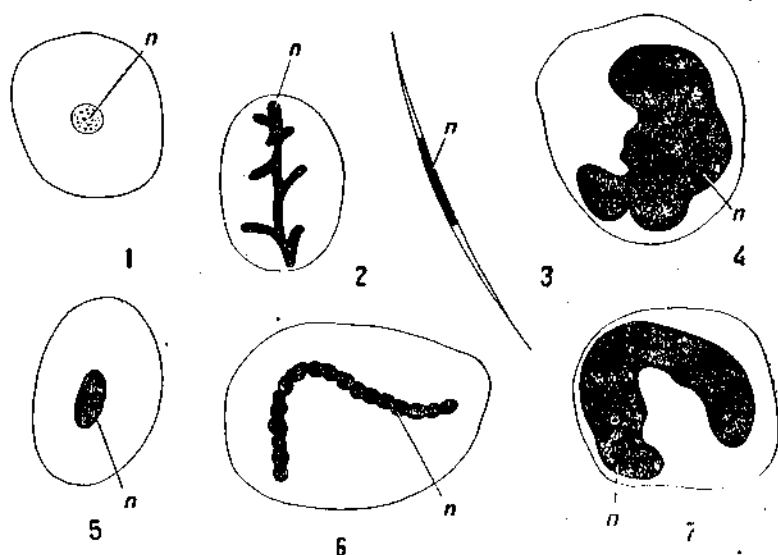


Рис. 11. Различные формы ядер

1 — округлая, 2 — ветвистая, 3 — палочковидная, 4 — лопастная, 5 — овальная, 6 — четковидная, 7 — подковообразная, n — ядро

Органоиды клетки Кроме протоплазмы и ядра, в клетке находится еще целый ряд более или менее постоянных для определенного типа клеток образований, имеющих очень большое значение в связи с той или иной функцией клетки. Эти части клетки носят название *органовидов* клетки. К органоидам относят: *клеточный центр*, *хондриомы*, *внутренний сетчатый аппарат Гольджи* и *пластиды растительных клеток*.

Клеточный центр Клеточный центр, или *центрозома*, состоит из маленького тельца в виде зернышка, называемого центриолей, окруженного особым слоем протоплазмы, называемым центросферой. Во время деления клетки центрозома окружена расходящимися в плазме лучами. Часто вместо одной центриоли центрозома содержит их две, а иногда три и больше. В этом случае эти центриоли соединены мостиком, называемым *центрофесмосом*. Центро-

зома располагается обыкновенно в протоплазме возле ядра и часто как бы вдавливаются в ядро, которое имеет в этом случае подковообразную форму (рис. 12). Центрозомы впервые были найдены в дробящихся яйцах морского ежа в 1875 г. О. Гертвигом. Их гораздо легче обнаружить в делящихся клетках, так как они играют очень важную роль при делении. В покоящихся клетках (т. е. клетках не делящихся) долгое время центрозом не обнаруживали, но потом целым рядом исследователей центрозомы были найдены и в покоящихся клетках. Возможно, что в тех случаях, когда центрозома незаметна в покоящейся клетке, она преобразуется, а не исчезает совершенно, как это думали раньше. Но все-таки, несмотря на чрезвычайно большое значение центрозома в жизни клеток, они еще до сих пор

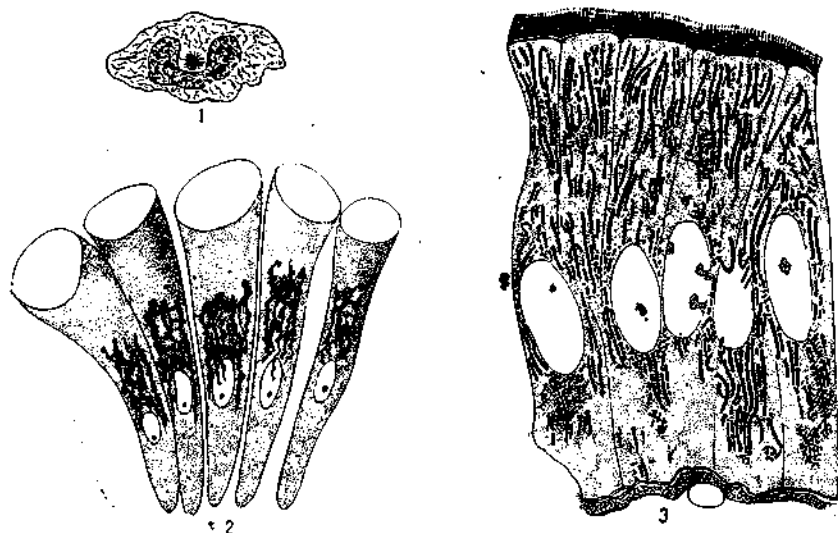


Рис. 12. Органеллы в клетках

1 — клеточный центр (центриола); 2 — аппарат Гольджи; 3 — митохондрии

не обнаружены ни в делящихся, ни в покоящихся клетках цветковых растений, хотя соответствующие образования, но иного строения наблюдаются в делящихся клетках этих растений; однако, к рассмотрению этого мы вернемся в главе о размножении клеток.

Центрозома возникает благодаря делению центриолей, следовательно, каждая центрозома возникает от материнской путем деления.

Хондриозомы
и сетчатый
аппарат

В клетках различных организмов часто можно обнаружить зернистые нити, так называемые хондриозомы, которые особенно ярко выступают при специальной обработке препарата, так как при обработке спиртом и кислотами они легко разрушаются. В живых объектах их заметить труднее; они чаще наблюдаются в молодых клетках зародышей и в половых клетках (рис. 12). Сначала хондриозомы считали настоящими органеллами, хотя роль их и не была выяснена. В последнее же время многие биологи считают и, повидимому, справедливо, что хондриозомы являются продуктами жизнедеятельности

клетки, так как было прослежено, что они возникают непосредственно в плазме, а не путем деления.

Что касается *сетчатого аппарата Гольджи*, то его почти невозможно обнаружить на живых объектах, а на фиксированных он бывает заметен только при определенной обработке. Он имеет вид сети, расположенной чаще всего вокруг ядра (рис. 12). Иногда же он имеет вид пузырька. В некоторых клетках этот аппарат очень сильно развит, как, например, в нервных клетках. Во время деления клетки он распределяется между двумя клетками, т. е. получается, будто каждый новый сетчатый аппарат возникает из материнского путем его деления. Ввиду того, что его почти не удается выявить на живых объектах, многие биологи полагают, что присутствие его в фиксированных препаратах объясняется влиянием обработки. Таким образом, и хондриозомы и сетчатый аппарат не всеми биологами признаются органоидами клетки. Роль аппарата Гольджи не выяснена.

Пластиды. Хлоропласты. В целом ряде растительных клеток можно обнаружить особые образования, чаще всего зернистого характера, так называемые *пластиды*. Пластиды играют очень большую роль в процессе обмена веществ.

В зеленых клетках растений эти пластиды представлены в виде зерен овальной или округлой формы, реже в виде палочек, окрашенных в зеленый цвет (рис. 13). Это так называемые *хлорофилловые зерна*, или *хлоропласты*, от присутствия которых и зависит зеленый цвет растений. Оказывается, что каждый хлоропласт состоит из бесцветного вещества, или стромы, содержащей особый пигмент — хлорофил. Это можно обнаружить, если поместить лист какого-либо растения в спирт и прокипятить его. Тогда пигмент извлекается спиртом, который окрашивается в зеленый цвет, лист же обесцвечивается. При рассмотрении под микроскопом в нем можно обнаружить бесцветные зернышки вместо прежних зеленых. Растворенный в спирту хлорофил обнаруживает флуоресценцию, т. е. при проходящем свете кажется зеленым, при отраженном — темнокрасным. При исследовании хлорофила оказалось, что он состоит из трех пигментов: собственно хлорофила, ксантофила — желтого цвета и каротина — оранжевого цвета.

Хлорофил образуется при действии солнечного света и легко разрушается при недостатке света. Ксантофил же и каротин менее чувствительны к недостатку света и более стойки. Отсюда понятно появление желтых и оранжевых листьев на деревьях осенью. Хлорофил разрушается, и листья окрашиваются в желтые тона благодаря оставшимся пигментам — ксантофилу и каротину.

Каждое новое хлорофилловое зерно возникает путем деления другого хлорофиллового зерна. У низших растений, у целого ряда водорослей, например, у спирогиры (*Spirogyra*), кладофоры (*Cladophora*) и других хлоропласты имеют вид более крупных пластинок различной формы (рис. 14) и называются *хроматофорами*. Понятно, что с усложнением организации растительных организмов связано и возникновение хлоропластов в виде зерен, а не в виде хроматофор, так как зерна в сумме дают значительно большую поверхность, чем соответствующая им по величине цельная пластинка. А величина поверхности хлоропластов играет очень большую роль. Функция

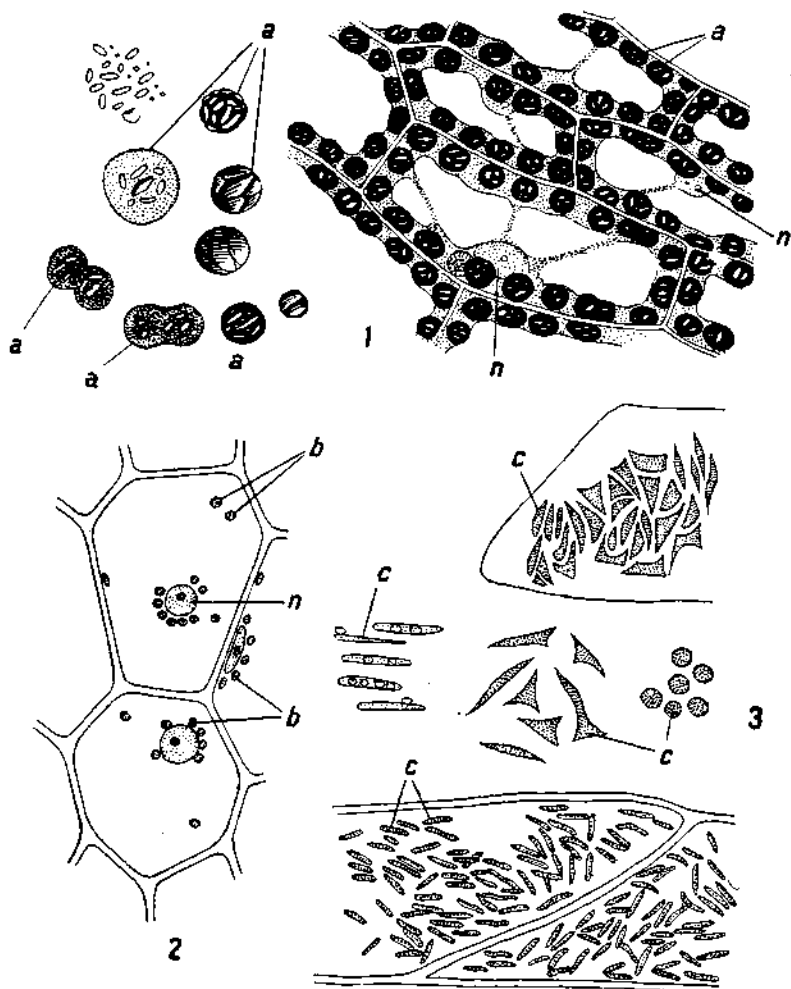


Рис. 13. Пластиды растительных клеток

1 — часть листа мха; в плазму клетки погружены хлоропласты; а — отдельные хлоропласты; 2 — клетки кончика листа традесканции с лейкопластами: n — ядро, б — лейкопласты; 3 — различные хромопласты (с)

хлоропластов заключается в образовании на свету органических веществ — углеводов (см. гл. V), из минеральных веществ — углекислого газа и воды.

Лейкопласты В клетках корня и стебля мы находим другого рода пластиды — так называемые *лейкопласты*. Лейкопласты являются совершенно бесцветными зернами, большей частью округлой формы. Чаще всего они помещаются в плазме, вокруг ядра (рис. 13). Лейкопласты иначе называются бесцветными крахмалообразователями, так как при их участии образуется крахмал из растворимых органических соединений. Лейкопласты,

так же как и хлоропласты, возникают путем деления. В то же время лейкопласты при определенных условиях способны превращаться в хлоропласты; отсюда нам понятно образование хлоропластов в прорастающем семени. Семя получает определенное количество лейкопластов от материнского организма, а при прорастании семени лейкопласты превращаются в хлоропласты, которые в дальнейшем увеличиваются в числе благодаря образованию их путем деления.

Хромопласты Наконец, третью группу пластид составляют так называемые *хромопласты*, палочковидные образования желтого и оранжевого цвета. Их можно обнаружить во многих плодах, как, например, у помидоров, рябины, а также у корне-
плодов, например, у моркови (рис. 13),

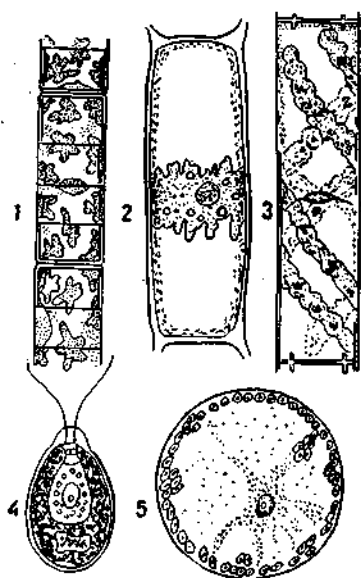


Рис. 14. Различные формы пластид в клетках водорослей

и от их присутствия зависит цвет данной части растения. Хромопласты состоят из большого количества пигмента, пронизывающего ничтожную массу стромы, и часто имеют форму кристаллов. Главным пигментом хромопластов является каротин. Хромопласты могут возникать из хлоропластов, в чем можно убедиться, наблюдая за развитием плодов, которые сначала зеленого цвета, а затем их хлорофилловые зерна превращаются в хромопласты. Роль хромопластов до сих пор не выяснена. Дальнейшие исследования покажут, в чем их значение. Это тем более важно, что хромопласты, подобно всем другим категориям пластид, могут принимать участие в образовании крахмала из более простых органических соединений.

Однако не всегда окраска плодов и цветов зависит от присутствия хромопластов. Очень часто эта окраска объясняется присутствием пигмента в растворенном состоянии в клеточном соке,

как это наблюдается, например, у свеклы и в лепестках цветов.

Клеточные включения

Наряду с органоидами в клетках различных организмов мы наблюдаем включения, которые не входят в состав живой части клетки, но являются промежуточными или конечными продуктами обмена, — это так называемые *клеточные включения*. К клеточным включениям надо отнести прежде всего вещества, заключающиеся в клеточном соке. Этот последний представляет собою воду с растворенными различными веществами (пигменты, кислоты, сахар и т. п.). В животных клетках количество клеточного сока очень невелико, зато в растительных, особенно в более старых клетках, клеточного сока очень много. Та часть протоплазмы, которая окружает клеточный сок, является более уплотненной.

К клеточным включениям относятся и различные запасы питательных веществ в виде белковых, жировых и углеводных образований.

Подобные включения мы наблюдаем в клетках семян растений, в подземных стеблях, а в небольшом количестве — в клетках всех частей растений (рис. 15). В животных же клетках подобные запасные вещества пищи мы наблюдаем в клетках жировой ткани, в клетках печени. Белковые же запасные вещества чрезвычайно редки для клеток животных; чаще всего мы их находим в нервных клетках, где они известны под именем телец Ниссля (рис. 15), и в яйцевых клетках различных животных организмов.

К клеточным включениям относится также и пигмент (например, меланин) в клетках животных организмов, где этот пигмент в виде зерен заключается в протоплазме клетки (рис. 15).

К клеточным же включениям надо отнести и секрет, выделяемый клетками, например клетками различных желез. Этот секрет является продуктом жизнедеятельности клетки и, выделяясь из нее, играет большую роль в жизни организма, но не является составной частью живого тела клетки.

И, наконец, клеточными включениями являются продукты диссимиляции клетки, например, мочевая кислота и ее соли в клетках животного организма, известные соли мальпигиевых сосудов насекомых, а в клетках растений — кристаллы щавелевой кислоты и др.

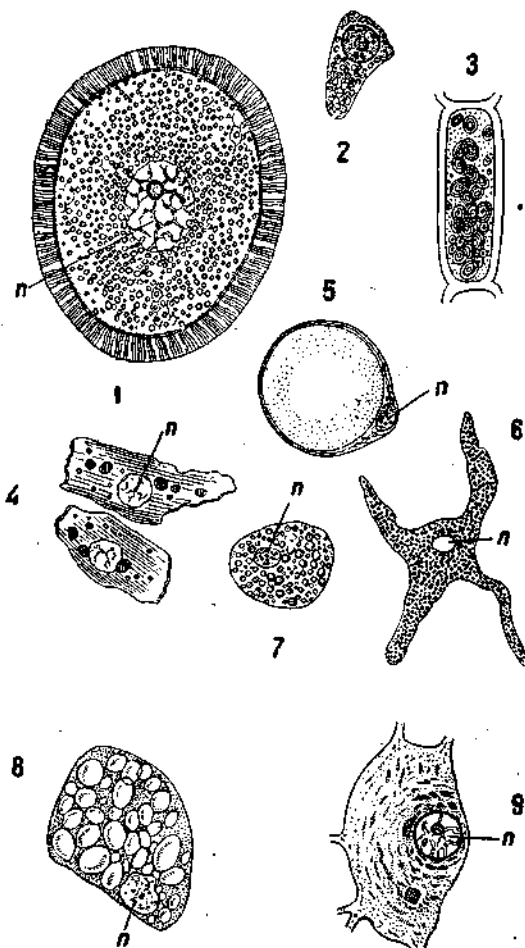


Рис. 15. Клеточные включения

1 — яйцевая клетка собаки, с желтыми питательными включениями в плазме; n — ядро; 2 — клетки поджелудочной железы с зернами цингогена; 3 — растительная клетка с зернами крахмала; 4 — клетки плоского эпителия с зернами каротина; 5 — жировая клетка, выделенная / жиром; 6 — пигментная клетка с зернами пигмента в плазме; 7 — клетка из слюнной железы с каплями жира; 8 — клетка слюнной железы с каплями слизи (мудина); 9 — нервная клетка с кристалликом и белковыми включениями (тельца Ниссля)

ЛИТЕРАТУРА

1. Гартман М., Общая биология, ч. I, изд. 1931 г.
2. Заварзин А. А., Курс общей гистологии, ч. I, изд. 1933 г.
3. Максимов А., Основы гистологии, ч. I, изд. 1925 г.
4. Палладин, Анатомия растений.

ГЛАВА II

ХИМИЧЕСКИЕ И ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КЛЕТКИ

СОДЕРЖАНИЕ. Химические свойства клетки. Элементарный химический состав клетки. Органические вещества. Изомерия органических соединений. Химический состав организмов. Белки. Углеводы. Жиры. Живая протоплазма и белок. Неорганические вещества клетки. Физико-химические свойства клетки. Коллоиды. Свойства коллоидов. Диффузия. Поверхностная энергия коллоидных частиц. Адсорбция. Электрические свойства коллоидных частиц. Мицеллы. Гидрофильные и гидрофобные коллоиды. Гели и золи. Белки как коллоиды. Клеточные структуры и физико-химические свойства клетки. Осмотические свойства клетки. Осмотические свойства растительных клеток. Явление плазмолиза. Осмотические свойства животных клеток. Роль солей в клетке. Проницаемость клетки и состав оболочки. Теория липоидной оболочки. Теория фильтрации. Живое и неживое. Виталистическое понимание жизни. Механистическое понимание жизни. Диалектико-материалистическое понимание жизни.

ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КЛЕТКИ

Чтобы понять и разобраться в жизни клетки, понять происходящие в клетке сложнейшие процессы, необходимо ознакомиться с химическими и физическими свойствами клетки.

Анализируя вещества, входящие в состав клетки, можно установить наличие следующих элементов: углерод (С), водород (Н), кислород (О), азот (N), сера (S), фосфор (Р), калий (К), магний (Mg), кальций (Ca), железо (Fe), натрий (Na) и хлор (Cl), причем два последних элемента большею частью входят в состав животных клеток, в растительных же встречаются очень редко.

Но наряду с этими элементами, которые являются постоянными для всех клеток, в состав некоторых входят и многие другие элементы в ничтожных количествах.

Так, например, в состав многих растений — стеблей хвощей, пшеницы, диатомовых водорослей и др. — входит кремний, в состав морских водорослей и секрета щитовидной железы позвоночных входит иод и т. д.

Следовательно, в состав живого вещества входят те же элементы, из которых состоят и тела неживой природы, чем доказывается теснейшая связь живой и неживой природы.

Что касается химических соединений, входящих в состав клетки, то здесь мы находим как неорганические соединения (вода и минеральные соли), так и разнообразные органические соединения. Пер-

вое место в клетке по количеству, не считая воды, занимают органические соединения, составляющие 95—98% сухого вещества клетки (после удаления воды высушиванием).

Органические вещества

Органические соединения, или соединения углерода, получили свое название еще тогда, когда все были убеждены, что эти вещества могут образовываться только в живом организме, в результате его жизнедеятельности, откуда и возник старый термин «органические соединения», т. е. образуемые организмом.

Такое убеждение держалось среди ученых до 1828 г., хотя первый синтез органического вещества был произведен Шееле еще в 1783 г. Им получен был цианистый калий из поташа, угля и нашатыря. Когда же в 1828 г. химик Веллер получил в лаборатории синтетически мочевины, вещество, которое в природе является исключительно продуктом жизнедеятельности животного организма, то этим самым уже было поколеблено убеждение о необходимом участии организма в образовании органических веществ. Химики с этого момента начинают усиленно анализировать разнообразные органические соединения и пытаются получить их синтетически, что им во многих случаях удается.

Количество органических веществ, полученных синтетически, растет все больше и больше. Однако до сих пор еще не получены синтетически сложные белки и из углеводов — полисахариды, соединения наиболее интересные для биолога, так как белки главным образом и входят в состав живого организма.

Таким образом, термин «органические соединения» потерял свое значение, но он все-таки удержался (как и термин клетка) в науке, и им определяют все соединения, содержащие углерод и изучаемые органической химией.

Почему же соединения углерода выделены и как бы противопоставляются всем другим соединениям? Прежде всего потому, что углерод образует очень большое число, достигающее до 300 000, известных нам в настоящее время самых разнообразных соединений, т. е. значительно больше, чем известно соединений остальных элементов, взятых вместе, число которых не более 30 000; далее потому, что соединения углерода обладают целым рядом особенностей, которые или совсем отсутствуют у соединений других элементов или встречаются крайне редко, в то время как для всех соединений углерода они очень характерны, таковы, например, явление изомерии, нестойкость и более легкая разложимость под действием различных химических и физических агентов.

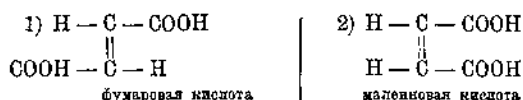
Такое обилие самых разнообразных углеродистых соединений, а также и другие особенности их объясняются строением атома углерода.

Так как углерод является четырехвалентным, то значит, во внешней орбите его находятся четыре движущихся отрицательно заряженных электрона, и все химические свойства его и определяются этими внешними электронами. Всего у углерода 6 электронов, что и определяет положение углерода в периодической системе элементов, но два из них движутся по внутренней орбите вокруг протонного ядра, заряженного положительно, и не играют роли в определении химических свойств углерода. Такая система атома с четырьмя электронами во внешней орбите является наименее устойчивой, ибо устойчивыми являются атомы с 8 электронами во внешней орбите, и только устойчивый атом гелия имеет во внешней орбите 2 электрона. А так как каждому атому свойственно принимать наиболее устойчивую конфигурацию электронов, характерную для ближайших в системе благородных (устойчивых) газов, что для углерода может быть достигнуто или путем присоединения чужих четырех электронов (устойчивая система атома неона с 8 электронами во внешней орбите) или путем отдачи своих четырех электронов внешней орбиты (устойчивая система атома гелия с двумя электронами), то отсюда и большая способность углерода к реакциям, как к реакциям восстановления, так и окисления. Вступая в реакции с атомами других элементов, углерод образует комплексы атомов, которые сохраняют подвижность и легко вступают в новые группировки под влиянием тех

или иных условий, что еще больше увеличивает число соединений углерода и их разнообразие и дает возможность образовывать вещества с чрезвычайно крупными молекулами, с одной стороны, и сообщает этим веществам химическую нестойкость и способность к бесконечным реакциям — с другой. Особенной нестойкостью среди органических соединений, входящих в состав клетки в наибольшем количестве, отличаются белки, наиболее сложные из углеродистых соединений.

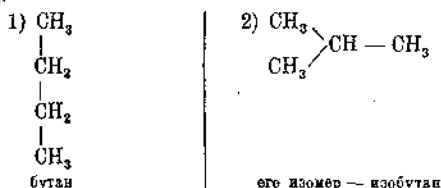
Изомерия органических соединений

Способность давать различные группировки атомов при одном и том же атомном составе с проявлением нового качества очень характерна для углеродистых соединений и называется *изомерией*. Так, например, фумаровая и малеиновая кислоты представляют собою соединения одного и того же атомного состава $C_4H_4O_4$, но обе они обладают различными свойствами ввиду того, что расположение этих атомов в пространстве по отношению друг к другу различное, а именно:



Если сравнивать расположение атомов одной и другой кислоты, то оказывается, что они отличаются только различным расположением в пространстве H и COOH, и этого вполне достаточно, чтобы эти вещества оказались различными по своим свойствам.

На следующем примере мы видим расположение атомов бутана и его изомера при атомном составе C_4H_{10} :



Также и в этом случае различное расположение атомов определяет различные свойства этих веществ. Этой способностью образовывать изомеры обладают все органические соединения, и тем в большей степени, чем больше они заключают атомов углерода.

Рассмотренные выше изомерные соединения содержат небольшое число атомов углерода, большинство же органических соединений клетки содержит атомов углерода гораздо больше, а соответственно этому и большее число атомов других элементов, и количество изомеров тогда будет значительно выше.

Химический состав организмов

При определении химического состава протоплазмы и у плазмодия слизистых грибов (последние наиболее удобны для исследования), так как содержат более или менее чистую плазму без включений) оказывается, что в состав протоплазмы входят белки, составляющие 55% сухого веса (не считая воды), а если считать и продукты расщепления белков — аминокислоты, то 70%; жиры и жироподобные вещества — около 12% и углеводы — около 12% сухого вещества. Таким образом, главную массу клетки составляют органические соединения, и среди них больше всего белков. Остальное количество сухого вещества, а именно около 6%, приходится на долю неорганических соединений.

Белки

Белки представляют собою самые сложные органические соединения, в состав которых входят: углерод, водород, кислород, азот, сера, и в некоторые из них, называемые нуклеинами, входит также и фосфор.

Белки из всех органических соединений отличаются особенной нестойкостью, подобно другим соединениям азота, поэтому они легко

распадаются и вновь легко синтезируются в живом организме. В лаборатории же попытки синтеза сложных белков, как уже было отмечено, еще не дали положительного результата.

Эта нестойкость белков и легкая способность к синтезу чрезвычайно важны для понимания жизненных процессов в клетке, о чем более подробно — ниже, в главе «Обмен веществ».

Элементы, входящие в состав белка, — углерод, водород, кислород и азот, — входят в его состав в чрезвычайно большом количестве атомов, а отсюда и большая величина молекул белка. Так, молекулярный вес некоторых белков доходит до 34 000, а для самых простых белков, по определению химика Фишера, определяется в 4000—5000. Процентное содержание отдельных элементов в белках колеблется в узких пределах между следующими значениями: углерода — от 50 до 55%, водорода — от 6,5 до 7,3%, кислорода — от 19 до 24%, азота — от 15 до 17,6% и серы от 0,3 до 2,4%.

На основании анализа известно, что атомы этих элементов группируются при образовании белковой молекулы в определенные комплексы (аминокислоты), но как распределены эти комплексы атомов в пространстве, до сих пор неизвестно.

Над этим вопросом — о составе и структуре белковой молекулы — химики работают достаточно давно, применяя методы гидролитического анализа, но наиболее интересные результаты были получены химиком Фишером и его учениками. В результате этих исследований Фишеру удалось определить, что продуктами распада белков являются особые вещества, так называемые *аминокислоты*, структура молекул которых установлена.

Аминокислоты относятся к группе органических кислот. Последние характеризуются присутствием карбоксильной группы COOH и каким-либо углеводородным радикалом, например $\text{CH}_3 - \text{COOH}$ — уксусная кислота.

Аминокислоты рассматривают как органические кислоты, где водород углеводородного радикала замещен аминогруппой NH_2 ; например, если в уксусной кислоте H заместить — NH_2 , то получится аминокислота $\text{NH}_2 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$, или так называемый гликокол. Благодаря присутствию карбоксильной группы, характерной для кислот, и аминогруппы, характеризующейся основными свойствами, аминокислоты ведут себя и как кислоты, т. е. вступают в соединения с металлами и дают соли, и как основания, т. е. вступают в соединения с кислотами. Находясь в растворе, аминокислоты являются нейтральными, так как группа NH_2 и COOH взаимно нейтрализуются.

Белки, подобно аминокислотам, тоже проявляют и кислотные и основные свойства.

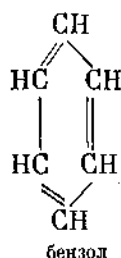
В живом организме в процессе обмена веществ белковые соединения расщепляются на аминокислоты, подобные аминокислотам, полученным Фишером. Школой Фишера получено и изучено до двадцати пяти различных аминокислот. Эти аминокислоты могут вступать в соединение друг с другом так, что карбоксильная группа одной кислоты соединяется с амидной группой другой, и образуют вещества, называемые *пептидами*.

На основании этого Фишер перешел к попыткам получения соединений аминокислот, стремясь синтезировать подобным образом бел-

ковую молекулу. Фишер получил при этом довольно сложные полипептиды. Число возможных комбинаций при соединении аминокислот с образованием полипептидов очень велико, т. е. здесь проявляется способность к изомерии. Еще бóльшую способность к изомерии обнаруживают белки, что удается заметить на основании большого качественного разнообразия белков при одном и том же атомном составе их.

То, что аминокислоты соединены в белковой молекуле подобным образом, доказывается тем, что при расщеплении белков получают пептиды, подобные пептидам, синтезированным Фишером.

Но все-таки из аминокислот Фишеру не удалось получить молекул сложных белков вероятно потому, что, кроме аминокислотных групп в пептидной связи, в состав белковой молекулы безусловно входят иные, азотсодержащие группы, еще пока неизвестные. С другой стороны, многие исследователи высказывают предположение, что, кроме цепной пептидной связи, между аминокислотами должна иметь место и кольцевая связь, когда группы атомов, соединяясь, образуют замкнутое кольцо. Такие кольцевые группировки очень часты у многих органических соединений; так, например, в бензоле, формула которого C_6H_6 , или в циклобутане, формула которого C_4H_8 , атомы располагаются следующим образом:



Также высказываются предположения многими исследователями о возможности существования и иных связей между отдельными атомами в белковой молекуле, помимо цепной и кольцевой.

Так, в последнее время биохимики предполагают, что белок состоит из целого ряда кольцевых соединений, или циклов, внутри которых преобладает пептидная связь. Благодаря наличию пептидных связей внутри циклов, последние обладают большой прочностью и устойчивостью, чем обуславливается то явление, что белок при постоянных превращениях все-таки остается самим собою. Изменения же белка объясняются перегруппировкой отдельных циклов и групп и иным распределением их в пространстве.

Наряду с методом анализа путем гидролиза, который в применении к исследованию белков является слишком резким и сильным и быстро приводит процесс разложения до таких конечных продуктов распада, как аминокислоты, целым рядом химиков, как, например, школой химика Вильштетера, применяется способ анализа белков путем изучения действия ферментов на белки.

Ферментами, или *энзимами*, называются особые вещества, также белковой природы, вырабатываемые организмами и действующие на

белковые и другие органические соединения так, что они вызывают их расщепление или соединение.

Преимущество способа расщепления белков действием ферментов заключается, во-первых, в том, что процесс расщепления в этом случае идет медленнее и можно получить все последовательные продукты расщепления белковой молекулы, в то время как при иных способах расщепления распад идет так быстро, что невозможно удержать процесс на какой-либо ступени, и в результате расщепление доходит до аминокислот. Во-вторых, действие каждого фермента очень специфично и вызывает переход сложного вещества в более простое, и, чтобы, например, довести распад белков до аминокислот, необходимо воздействовать на них последовательно целым рядом ферментов, причем действие каждого нового фермента уничтожает действие предыдущего, что дает возможность проследить все ступени процесса.

Таким образом, получая более простые белковые соединения действием ферментов на сложные белки, можно изучить их состав. Однако пока и этим способом анализа не удалось определить структуру белковых молекул. Очевидно, все эти способы недостаточны, и биохимикам приходится здесь искать новых путей исследования, иных, чем те, которые имеют место при изучении всех остальных химических тел.

Белки, входящие в состав клетки, разделяются на две группы: простые белки, состоящие только из белковых молекул, и сложные, у которых, кроме белковой молекулы, имеются еще и другие вещества, соединенные с белковой молекулой, как, например, углеводы, нуклеиновая кислота и красящие вещества. Сложные белки иначе называются *протеидами*. Протеиды рассматриваются как своеобразные соединения белка с другим веществом. Так как в состав нуклеиновой кислоты входит фосфор, то белки, содержащие в себе нуклеиновую кислоту, или *нуклеопротеиды*, являются фосфорсодержащими белками.

В состав плазмы входят и простые и сложные белки, в состав же ядра входят исключительно нуклеопротеиды (нуклеус — ядро).

Кроме способности образовывать крупные молекулы, нестойкости, способности к образованию изомеров, белки проявляют способность к свертыванию, т. е. выпадению в виде хлопьевидного осадка белого или бурого цвета под влиянием температуры выше 45° или под влиянием кислот, причем этот процесс необратим, т. е. при прекращении действия того или иного фактора, вызывающего свертывание, хлопья белка не могут вновь превратиться в слизистый прозрачный белок.

Так как вещество клетки в главной своей массе состоит из белков, то свойствами белков и определяются главным образом свойства содержимого клетки, а именно: большое разнообразие в качестве протоплазмы (как следствие изомерии), легкая способность к распаду и синтезу (процессы ассимиляции и диссимиляции), способность свертываться при повышенных температурах.

Наряду с белками, входящими в состав протоплазмы и ядра, в клетке встречаются белки в виде запасных питательных веществ, особенно



в растительных клетках семян, корней, а в животных организмах — в яйцевых клетках.

Кроме белков, в состав протоплазмы входят также углеводы, правда, в ничтожном количестве. Большая часть углеводов клетки является материалом, потребляющимся при процессах диссимиляции, так как они главным образом принимают участие в процессах дыхания и брожения, особенно в клетках растительных организмов. Наряду с этим углеводы имеют большое значение как запасы питательных веществ. Так, в клубнях (картофель, георгина), корнях (морковь, хрен), семенах многих растений запасные питательные вещества состоят главным образом из углеводов (крахмал и сахар).

Среди животных организмов углеводы как запасные питательные вещества встречаются только в виде гликогена, животного крахмала, который отлагается в клетках печени.

В состав углеводов входят три элемента: углерод, водород и кислород, причем число атомов углерода в простейших углеводах равно пяти или шести, отсюда и разделение углеводов на *пентозы*, или пятиатомные, и *гексозы*, или шестиатомные углеводы. Число атомов водорода и кислорода в таких углеводах находится в таком соотношении, в каком они находятся в воде, откуда и возникло название «углеводы», причем число атомов кислорода соответствует числу атомов углерода. Следовательно, общая формула пятиатомных углеводов — $C_5H_{10}O_5$ и шестиатомных — $C_6H_{12}O_6$ (хотя встречаются иногда и исключения из этого положения, так, например, рамнозы содержат $C_6H_{12}O_5$).

Пентозы очень редко встречаются в клетках организмов, наиболее обычны углеводы, которые главным образом относятся к группе гексоз. Так, из гексоз в клетках растительных организмов встречается виноградный и плодовый сахар, особенно в плодах; в животном же организме виноградный сахар встречается в крови и лимфе, у больных же диабетом — и в моче.

Такие простые углеводы с общей формулой $C_5H_{10}O_5$ и $C_6H_{12}O_6$ называются *моносахаридами*. Молекулы моносахарида способны соединяться и давать с выделением соответствующих количеств молекул воды более сложные молекулы ди-три- и полисахаридов.

Из дисахаридов, общая формула которых $C_{12}H_{22}O_{11}$ и которые возникают при соединении двух молекул моносахарида с потерей одной молекулы воды, важнейшими являются тростниковый сахар сахарной свеклы и сахарного тростника и молочный сахар молока.

Как моно-, так и дисахариды представляют собою бесцветные кристаллические тела, легко растворимые в воде. Они прекрасно изучены и могут быть получены в лаборатории синтетически.

Полисахариды образуются путем синтеза большого числа молекул моносахаридов, и поэтому их общая формула — $(C_6H_{10}O_5)_n$, где n обозначает неизвестное число молекул. Структурная формула молекул полисахаридов еще неизвестна, хотя большинство исследователей высказывается за циклическое строение. Полисахариды — аморфные тела, не растворяющиеся в воде.

К полисахаридам относится растительный крахмал, встречающийся в корнеплодах, клубнях растений; целлюлоза, или клетчатка,

образующая оболочки растительных клеток, и гликоген, или животный крахмал, встречающийся в клетках печени и мышц. Полисахариды в организмах под действием ферментов способны переходить в ди- и моносахариды, с другой стороны, моно- и дисахариды в клетках живых организмов способны синтезироваться и давать полисахариды. Эта способность углеводов легко переходить из одних в другие в живых организмах имеет очень большое значение в жизни клеток и организма.

Третью группу органических соединений, входящих в состав клетки, составляют жиры и жироподобные вещества. В химическом отношении жиры представляют собою довольно сложные соединения, а именно — продукт соединения жирных кислот и глицерина, причем характер жира определяется той жирной кислотой, которая входит в состав его.

Жиры в воде нерастворимы, поэтому при усвоении жира организмом очень большую роль играют ферменты. При действии кислот и щелочей на жиры последние расщепляются на глицерин и жирную кислоту или на их соли.

Жиры в организме главным образом играют роль запасных питательных веществ, в особенности в клетках животного организма, и принимают большое участие в процессах обмена веществ.

В состав же протоплазмы клетки входят лишь жироподобные вещества, или *липоиды*, которые представляют собою продукт соединения жиров с другими органическими, содержащими фосфор и азот, веществами и являются более сложными, чем жиры. Липоиды вместе с белками образуют протоплазматическую оболочку клетки на поверхности и на границе с вакуолями, а также входят в состав таких органоидов клетки, как, например, хондриозомы и аппарат Гольджи.

Живая протоплазма и белок
В состав протоплазмы входит больше всего белков и значительно меньше углеводов и жиров. Жизнь главным образом связана с белком. «Жизнь — форма существования белковых тел», — писал Энгельс. И действительно, жизни вне белка нет, она связана обязательно с белками. Тем важнее исследовать и изучить белок, так как это приближает нас к пониманию явлений жизни. Недалек тот день, когда, наконец, исследование белков и их синтез приведут к окончательному разрешению вопроса о строении белковой молекулы и дадут возможность синтетически получать белок в лабораториях.

Но этим самым еще далеко не решается вопрос получения в лаборатории живой протоплазмы, потому что последняя представляет собою не просто смесь самых разнообразных белков, углеводов и жиров, а имеет определенную структуру, которая сейчас совсем неизвестна. Постигнуть и разобраться в структуре и организации комплекса белков, жиров и углеводов при образовании живой протоплазмы представляет собою гораздо более трудную задачу, чем исследовать и выяснить структуру молекул сложнейших органических соединений, как белки и полисахариды.

Но мало синтезировать белок, нужно еще создать определенные условия его существования. Полученный синтетически сложный белок неизбежно будет разрушаться. Сложнейшая задача заключается в том, чтобы найти затем такой комплекс веществ, в котором белок будет ассимилировать, только тогда можно говорить о живой протоплазме.

Следовательно, белок и живая плазма не одно и то же, и хотя живое связано с белком, но белок не представляет еще собою живой протоплазмы.

*Неорганические
вещества клетки*

Кроме органических соединений, в состав клетки входят еще неорганические вещества: вода и минеральные соли.

Количество воды, встречающееся в разных организмах, различно. Так, в теле медузы содержание воды доходит до 95%, в клетках животного организма в среднем — до 59%, в клетках растений — до 76%. Но количество воды различно в различных тканях одного и того же организма. Меньше всего воды в клетках костной ткани, доходящее до 22%, наоборот, в мускульных клетках воды содержится до 75%, и особенно много воды в клетках почек, где содержание ее доходит до 89%. Среди растительных организмов большим содержанием воды, доходящим до 90%, отличаются плазмодии слизистых грибов.

В растительных организмах количество воды различно в зависимости от характера ткани. Так, в покровных тканях воды значительно меньше, чем в тканях мякоти листа.

В зависимости от внешних условий, а также в зависимости от возраста организма и стадии развития его количество воды меняется в одних и тех же организмах. Так, например, количество воды значительно выше в клетках зародыша, чем взрослого организма. Но для определенных стадий, для определенных организмов и для определенных тканей количество воды постоянно.

Часть воды в клетке является связанной с белком, остальная же вода свободна и является той средой, в которой совершаются биохимические процессы. И в этом отношении роль воды как растворителя является чрезвычайно важной для жизни клетки, так как всевозможные реакции, лежащие в основе жизненных явлений, протекают между веществами, находящимися только в растворенном состоянии. Наряду с этим особые свойства воды, а именно: большая теплоемкость, слабая теплопроводность, способность вызывать расщепление молекул солей на ионы, большое поверхностное натяжение, делают воду очень важной и необходимой частью живого вещества. Поэтому потеря больших количеств воды клеткой в большинстве случаев ведет не только к понижению жизненных процессов, но и к полному их прекращению и к смерти клетки.

Анализ содержимого клетки показывает, что в состав ее всегда входят различные соли и чаще всего соли калия, натрия, кальция, магния в виде фосфорнокислых, хлористых, сернистых, угольных и азотнокислых солей. Часть этих солей находится в растворенном состоянии, что доказывается электропроводностью живой клетки, а также большой способностью клетки вбирать в себя воду и вызывать тем самым высокое давление на стенки клетки.

Электропроводность раствора всякой соли зависит от того, что соли в растворе распадутся не только на молекулы под влиянием воды, но большая часть их диссоциируется (разделяется) на ионы, положительно и отрицательно заряженные частицы. Ион отличается от атома элемента тем, что он или присоединяет к себе один электрон другого элемента, его компонента, и из нейтрального делается отрицательно заряженным, или отдает один электрон своему компоненту и делается положительно заряженным. Положительно заряженными ионами в соли всегда являются металлы, а отрицательно заряженным является радикал кислоты.

Молекулы же воды являются дипольными, т. е. центры положительных и отрицательных зарядов каждой молекулы располагаются на некотором расстоянии друг от друга. Будучи дипольными, молекулы воды в солевом растворе не могут остаться

безразличными к заряженным ионам солевого раствора и располагаются вокруг них, повернув соответственно или один, или другой свой полюс в зависимости от заряда иона, и образуют защитную оболочку ионов, благодаря чему ионы в солевом растворе чрезвычайно устойчивы.

Благодаря наличию ионов в солевом растворе клетки, последние и проявляет электропроводность.

Но электропроводность живой клетки значительно ниже той, которую она должна была бы обнаружить по абсолютному количеству минеральных веществ, получаемых при анализе клетки.

Отсюда вывод, что не все минеральные вещества находятся в виде солевых растворов, часть их является связанными с теми или иными химическими соединениями клетки и главным образом с белками.

Присутствие солей как в виде раствора, так и в связанном с другими веществами виде играет очень большую роль в жизни клетки. Но эта роль и значение солей в жизни клетки тесно связаны с осмотическими свойствами ее, и потому необходимо ознакомиться с осмотическими и другими физико-химическими свойствами клетки.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КЛЕТКИ

Так как протоплазма клеток организма состоит из белков, липоидов и небольшого количества углеводов и так как белки, липоиды и полисахариды представляют собою с физической точки зрения вещества, находящиеся в состоянии *коллоидном*, то и плазма в целом представляет собою *коллоид*. С этим коллоидным состоянием плазмы связан целый ряд важнейших процессов в клетке, и поэтому необходимо ближе познакомиться с тем, что представляют собою коллоиды, какими свойствами они обладают и какие явления в жизни клетки зависят в основном от коллоидного состояния плазмы.

Коллоиды представляют собою вещества, состоящие из *дисперсионной* среды, твердой, жидкой или газообразной, в которой распределены частицы другого *дисперсного* вещества, жидкого или твердого, диссоциированного не на молекулы и ионы, как это имеет место в истинном растворе, а распределенного в виде более крупных частиц, величиною от 1 μ до 100 μ (миллимикрон)¹. Эти частицы представляют собою в большинстве случаев целые комплексы молекул. В случае же белковых коллоидов, благодаря большой величине белковых молекул, отдельные частицы дисперсного вещества представляют собою отдельные молекулы.

Дисперсионной средой жидких коллоидов, или коллоидных растворов, может быть какая угодно жидкость, в коллоидах же клетки такой средой является только вода, поэтому в дальнейшем мы будем иметь в виду только водные коллоиды.

О величине коллоидных частиц можно судить, рассматривая коллоидные растворы в микроскоп при боковом освещении. Если рассматривать коллоидные растворы в обыкновенный микроскоп, то они кажутся совершенно прозрачными ввиду того, что в микроскоп можно

¹ Миллимикрон — одна тысячная доля миллиметра.

видеть лишь частицы, диаметр которых не меньше половины длины световой волны. А так как самые короткие световые волны имеют длину в $0,4 \mu$, то самые мелкие частицы, видимые в микроскоп, не могут быть менее $0,2 \mu$, или 200μ , поэтому в обыкновенный микроскоп коллоиды и кажутся совершенно прозрачными, так как наибольшая величина их частиц — 100μ . Но если осветить коллоидный раствор конусовидным пучком света сбоку, то на темном фоне будут видны светящиеся частицы ввиду того, что каждая частица коллоида достаточно велика, чтобы отразить падающие на нее лучи света во все стороны и быть видимой. На этом принципе бокового освещения и устроен *ультрамикроскоп*, в котором получается не изображение отдельных частиц, но лишь заметен их блеск.

Подобное же явление блеска частиц благодаря отражению лучей получается при прохождении узкого пучка солнечных лучей сквозь щель в закрытом окне в темную комнату. В таком пучке лучей света видны двигающиеся во все стороны пылинки, незаметные при обычном освещении.

Если же в ультрамикроскоп рассматривать истинные растворы, то никаких блестящих точек не видно вследствие значительно меньшей величины частиц.

Если в дисперсионной среде распределено какое-либо вещество, причем частицы его по величине более 100μ , то тогда получается *суспензия*, или взвесь, частицы которой обнаруживаются при рассмотрении в обыкновенный микроскоп, а при достаточно большой величине их они видны простым глазом.

Следовательно, между истинным раствором, коллоидным раствором и суспензией, или взвесью, различие сводится к тому, что различна величина частиц, или степень дисперсности: в истинном растворе — наибольшая степень дисперсности и величина частиц до 1μ , в суспензии — наименьшая степень дисперсности при величине частиц от 100μ и больше. Отсюда следует, что можно одно и то же вещество получить и в виде истинного раствора, и в виде коллоида, и в виде суспензии, применяя те или иные методы.

Иногда коллоидное состояние и состояние истинного раствора вещества зависит от дисперсионной жидкости; так, танин дает с водою коллоид, а со спиртом — истинный раствор.

Многие органические и неорганические вещества дают и настоящие растворы и коллоидные растворы.

Способы получения коллоидов из растворов солей различны: так, например, их можно получить действием электролиза или действием одной соли на другую, при этом частицы укрупняются и ионов и молекул дают комплексы молекул.

В виду большой величины коллоидных частиц коллоиды неспособны диффундировать через полупроницаемые перегородки. На этом свойстве коллоидов основывается способ отделения растворов солей от коллоидов, так как растворы способны проходить через подобные перегородки. Подобный способ отделения называется *диализом*.

Далее, способность к *диффузии*, или способность распространяться в другой жидкости, у коллоидов крайне слабая, опять-таки ввиду большой величины коллоидных частиц.

Свойства коллоидов.

Диффузия

При рассматривании коллоидов в ультрамикроскоп можно обнаружить, что коллоидные частицы находятся в непрерывном броуновском движении, сущность которого та же, что и молекулярного движения, т. е. благодаря наличию энергии в молекулах и частицах небольших размеров они находятся в постоянном движении. Это движение имеет характер прямолинейного, но ввиду постоянного столкновения с другими движущимися частицами частицы движутся по крайне разнообразным линиям. Это броуновское движение частиц способствует диффузии их, и они в конце концов способны распределиться в другой жидкости, хотя и крайне медленно.

Поверхностная энергия коллоидных частиц

Ввиду того что коллоидные частицы достаточно крупны, они отделены определенными поверхностями от дисперсионной среды. Всякую такую систему веществ, в которой одно вещество отделяется от другого поверхностями, называют *гетерогенной* (неоднородной) системой, состоящей из двух фаз.

Из этого следует, что в коллоиде имеет место наличие двух фаз: одна — дисперсионная среда, другая — дисперсное вещество.

Благодаря своей большой величине коллоидные частицы имеют большие поверхности и обладают поэтому большой поверхностной энергией. Вода же обладает большим поверхностным натяжением, т. е. большим избытком свободной энергии на своей поверхности. Поэтому коллоидные частицы, которые располагаются на поверхности воды, обладая большой поверхностной энергией, уменьшают поверхностное натяжение воды и тем больше, чем больше коллоидных частиц соберется у ее поверхности. Поэтому в водном коллоиде коллоидные частицы распределяются неравномерно: у поверхности их гораздо больше, чем внутри жидкости. А так как от большого количества коллоидных частичек повышается концентрация коллоида на поверхности, то каждый коллоид, частицы которого понижают поверхностное натяжение воды, образует на поверхности пленки, отличающиеся более значительной густотой, чем остальная масса коллоида.

Адсорбция

Эта же поверхностная энергия коллоидных частиц определяет собою и другую особенность коллоидов, а именно явление *адсорбции*. Адсорбцией называется свойство тел, обладающих большой поверхностной энергией, притягивать и удерживать на своей поверхности частицы различных веществ. Так как коллоидные частицы обладают большой поверхностной энергией, то и способность к адсорбции у них очень велика, гораздо больше, чем у других жидкостей.

Но не все свойства коллоидов объясняются величиной частичек дисперсного вещества.

Электрические свойства коллоидных частиц. Мицеллы

Целый ряд особенностей коллоидов, да и самое существование их зависят от того, что каждая частица коллоида заряжена или положительно или отрицательно, и если понижать заряд этих частиц, то свойства коллоида меняются, а при полном лишении их заряда коллоид как таковой перестает существовать, благодаря склеиванию коллоидных частиц, и превращается в осадок, отделяющийся от дисперсионной жидкости.

Чем же вызывается заряд коллоидных частиц?

• Так как коллоидные частицы представляют собою молекулы или комплексы молекул, которые являются электронейтральными, то, следовательно, эти коллоидные частички сами по себе тоже нейтральны, и причину их заряда надо искать в чем-то ином.

Чтобы понять возникновение заряда коллоидных частиц, необходимо остановиться на следующем свойстве коллоидов: всякий коллоид содержит в растворе соль в виде ионов и чаще всего соль такого порядка, что один из ионов ее такой же, как и один из элементов коллоидной частицы. Если этого условия нет, то нет и самого коллоида. Следовательно, каждый коллоид состоит из трех компонентов: из дисперсионной среды, дисперсного вещества и раствора соли, или иначе электролита, т. е. вещества, проводящего ток, ибо все соединения, диссоциированные в воде на ионы, проводят электрический ток. Ввиду того, что коллоидные частицы обладают большой поверхностной энергией, они адсорбируют на своей поверхности ионы соли, которые очень плотно прилегают к коллоидной частице и составляют с ней

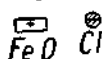
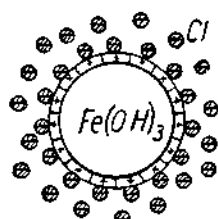


Рис. 16. Схема строения коллоидной мицеллы

одно целое. В силу действия ионов, окружающих частицу, на некотором расстоянии от них собираются ионы противоположного знака, и все это вместе называется *мицеллой* коллоида, сама же коллоидная частица дисперсного вещества без ионов называется *ядром мицеллы*. Этот двойной электрический слой, окружающий ядро мицеллы, является необходимой принадлежностью коллоидной частицы. Так как ионы двойного электрического слоя распределены неравномерно, то от этого и возникает заряд мицеллы (рис. 16). Химические свойства коллоида определяются свойствами ионов, окружающих коллоидную частицу.

Мицеллы коллоидов имеют кристаллическую структуру, чаще палочковидной или пластинчатой формы. Эту структуру можно обнаружить прежде всего по своеобразным явлениям отражения света, а именно по внезапным колебаниям яркости света. Еще лучше эта кристаллическая природа мицелл подтверждается явлениями двойного лучепреломления, которые обнаруживают мицеллы коллоидов. Применяя определенный метод исследования явлений двойного лучепреломления мицелл, удалось обнаружить, что мицеллы коллоидов живых организмов имеют кристаллическую природу.

Гидрофильные и гидрофобные коллоиды. Гели и золи

Коллоидные мицеллы способны адсорбировать вокруг себя молекулы воды, причем одни коллоиды адсорбируют большее количество воды на поверхности мицелл, прочно ее удерживают и обнаруживают большое сродство с нею. Такие коллоиды называются *гидрофильными*. Другие же коллоиды, называемые *гидрофобными*, адсорбируют воду на поверхности мицелл очень слабо (слабое сродство с водой) и часто даже совсем не адсорбируют, образуя только вокруг ядра мицеллы двойной электрический слой. Эта особенность влияет на целый ряд свойств, отличающих эти коллоиды друг от друга. Так, гидрофобные коллоиды, имеющие мицеллы только с двойным электри-

ческим слоем, являются очень пестойкими и при действии небольшого количества какого-либо вещества, например при прибавлении соли, кислоты, щелочи и под влиянием изменения температуры, мицеллы их лишаются зарядов вследствие разрушения двойной электрической оболочки, склеиваются в агрегаты большей или меньшей величины и выпадают в виде осадка, т. е. коллоид, как таковой перестает существовать. При возвращении к нормальным условиям коллоид не восстанавливается, и потому такие коллоиды называются *необратимыми*.

Гидрофильные же коллоиды, благодаря наличию двойной электрической оболочки вокруг ядра мицелл и еще водной, являются более устойчивыми, и вызвать образование осадка, или *коагуляцию* их, гораздо труднее. Коагуляцию гидрофильных коллоидов можно вызвать теми же способами, что и гидрофобных, но значительно усиливая концентрацию веществ, вызывающих коагуляцию. Но коагуляция здесь протекает совсем иначе, ввиду того что коллоидные частицы, лишенные заряда тем или иным способом, все-таки адсорбируют воду на своей поверхности, которая защищает их от слипания. Поэтому при коагуляции гидрофильных коллоидов коллоидные частицы только сближаются, но не слипаются, и между ними остается достаточно большое количество воды, и коагулирующий коллоид становится более густым, желатинообразным, откуда такое состояние коллоида называется *гелем*. Жидкое же состояние коллоида называется *золем*. При подобной коагуляции гидрофильные коллоиды не теряют способности вновь перейти из геля в золь при прекращении действия, вызвавшего коагуляцию, и потому называются *обратимыми* коллоидами.

Так как коллоиды клетки принадлежат исключительно к гидрофильным коллоидам, то для нас особенно интересны свойства этих коллоидов.

Повышение вязкости золь связано с повышением заряда мицелл, так как известно, что чем больше ионов электролита располагается вокруг коллоидной частицы, тем выше заряд ее, тем больше молекул воды адсорбируется на поверхности мицелл и тем меньше остается воды в качестве дисперсионной среды.

Вязкость зольей очень различна и может изменяться под влиянием различных причин. Так, например, если коллоид стоит некоторое время, он делается более густым, чем свежий коллоид. При высыхании при нормальной температуре коллоид, теряя воду, делается более густым благодаря повышению концентрации и переходит в студнеобразный коллоид, или гель. В этих случаях, очевидно, разряд мицелл не имеет места, как при коагуляции, но вследствие уменьшения количества воды мицеллы сближаются. Подобное же образование студней, или гелей, без разряда частиц очень часто наблюдается у гидрофильных коллоидов, причем причины, вызывающие это сближение мицелл, могут быть самые разнообразные: изменение количества воды коллоида, изменение температуры, встряхивание и целый ряд других причин.

В золе мицеллы распределяются беспорядочно, но при переходе в гель под влиянием тех или иных условий мицеллы все ориентируются в одном направлении, располагаясь параллельными рядами, так что различное состояние коллоида при одном и том же количестве воды объясняется различным распределением мицелл (рис. 17) в пространстве.

Гели обладают свойствами твердых тел и способны терять воду, переходя в еще более густое состояние, а при полной потере воды превращаются в твердое, сухое тело. Но это состояние является обратимым, т. е. при погружении в воду они снова впитывают ее, набухают и постепенно превращаются в гели.

При сгущении, или желатинировании, коллоиды сближающиеся мицеллы, располагающиеся параллельными рядами, отделены тончайшими прослойками воды и даже иногда тесно сближены, почти до полного склеивания. Дисперсионная вода почти вся превращена тогда в интермицеллярную.

Но эти структуры геля и золя не могут быть обнаружены при помощи микроскопа. Если же частицы коллоида собираются большими массами и склеиваются, то при известной толщине такие структуры обнаруживаются при помощи микроскопа и становятся видимыми.

Если к высушенному коллоиду прибавить воды, он, набухая, впитывает в себя воду и вновь переходит в гель.

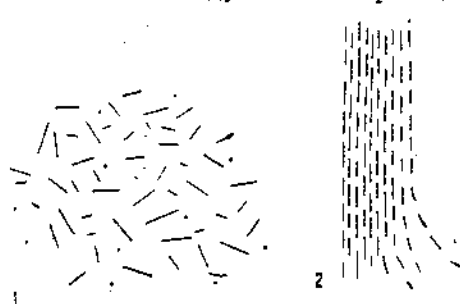


Рис. 17. Схема распределения мицелл в золе и геле

1 — мицеллы в золе; 2 — мицеллы в геле

Но дальнейший переход геля в золь требует повышения температуры, например клей, крахмал, желатин. Другие же коллоиды, как, например, агар-агар, гумми-арабик, впитывая воду, набухают и превращаются в гели, а при дальнейшем впитывании воды переходят в золи. К таким коллоидам относятся коллоиды плазмы; поэтому переход геля в золь в плазме происходит главным образом в зависимости от количества воды. Уменьшение количества воды, вызывая повы-

шение концентрации коллоида, ведет к образованию геля, а увеличение количества воды ведет к образованию золя.

В чем заключается действие причин, вызывающих образование студней, или гелей, еще неизвестно, хотя многие биохимики предложили целый ряд теорий, однако, недостаточно обоснованных. Одно верно, что склеивание мицелл может происходить только при ослаблении их защитных оболочек, но в чем выражается это ослабление и почему оно происходит, — это еще мало исследовано.

Наряду с обратимыми явлениями коагуляции гидрофильных коллоидов можно вызвать и необратимую коагуляцию, лишая мицеллу коллоида не только ее заряда, но и водной оболочки. Такое явление имеет место, например, при нагревании белка, когда, как показали исследования Гарди, действие температуры вызывает разрушение защитной водной оболочки и белковая мицелла приобретает свойства гидрофобных коллоидов, которые осаждаются в виде хлопьевидного осадка находящимися в белке электролитами, благодаря утрате заряда белковыми мицеллами. Такое явление носит название *свертывания* белка и необратимо. Если подобное явление будет иметь место в живой клетке, то подобная коагуляция ведет к смерти клетки, так

как коллоидное состояние плазмы, с которым связана жизнь, нарушено и не может быть восстановлено.

Если коллоидные частицы полностью лишены заряда, то такое состояние коллоида называется *изоэлектрическим* состоянием. В этом состоянии коллоиды очень неустойчивы.

Белки как коллоиды Что касается белковых коллоидов, которые являются самыми интересными для биолога, то они несколько отличаются от других гидрофильных коллоидов тем, что они оказываются амфолитными соединениями, т. е. соединениями, обладающими и кислотными и щелочными свойствами. В коллоидном растворе они наряду с нейтральными молекулами содержат и ионы как положительно, так и отрицательно заряженные (ввиду того, что кислоты и щелочи в воде диссоциируются на ионы), причем ионы — различного порядка в зависимости от того, какие свойства, кислотные или щелочные, проявляет белок. Для коллоидного состояния белковых тел не обязательно присутствие электролита, третьего компонента коллоида, как это необходимо для иных коллоидов, ибо белковые ионы, адсорбируя на своей поверхности ионы противоположного знака и большое количество молекул воды, что очень увеличивает их объем, ведут себя как коллоидные мицеллы. Белковые коллоиды обнаруживают слабую электропроводность, так как большинство частиц представлено нейтральными молекулами, адсорбирующими на своей поверхности большое количество молекул воды, и потому является сохраняющим свою дисперсность и не склеивается между собою. С другой стороны, ввиду слабой электропроводности, белковые коллоиды близки к изоэлектрической точке, поэтому легко переходят при изменении каких-либо условий из состояния золя в состояние геля и обратно.

При прибавлении небольшого количества кислоты или щелочи к белковым коллоидам происходит реакция образования белковых солей, которые диссоциируются на ионы, поэтому в этих случаях повышается заряд коллоида, а в связи с этим и его вязкость. Но дальнейшее прибавление кислоты или щелочи не может повышать ионизации белков вследствие адсорбции противоположных белковыми ионами, которая тем выше, чем больше прибавляем кислоты. Это в конце концов вызовет лишение заряда белковой мицеллы. В связи с этим идет и процесс дегидратации, т. е. число молекул водной оболочки, окружающей белковый ион, все больше и больше уменьшается. В результате всех этих процессов, т. е. вследствие потери заряда белковыми мицеллами и уменьшения водной защитной оболочки, белок начинает коагулировать, т. е. выпадать в виде осадка благодаря агрегации (склеиванию) частиц.

В плазме белки обнаруживают слабую электропроводность, что является очень важным, так как дает возможность проявлять белкам различные свойства, сохранять свою специфичность, которая неминуемо теряется при повышении заряда.

Точно так же различные структуры плазмы могут быть объяснены различной степенью заряда коллоида, а возникновение скелетных нитей и других состоящих из геля образований связано с потерей заряда белковыми коллоидными частицами (рис. 18).

Итак, главнейшие свойства гидрофильных коллоидов следующие: неспособность к диализу, слабая способность к диффузии, образование пленок на поверхности, адсорбционная способность, способность переходить из золя в гель и обратно, способность высыхать и восстанавливаться при наличии воды, набухать при впитывании воды сухим коллоидом. Целый ряд явлений в жизни клетки объясняется этими свойствами коллоидов. Так, например, плазма на поверхности и на границе вакуолей образует пленки вследствие способности коллоидов образовывать поверхностные пленки на границе двух сред. Явления адсорбции имеют чрезвычайно большое значение в жизни клеток.

Так, например, красные кровяные шарики адсорбируют на своей поверхности питательные вещества, а именно аминокислоты; также при процессах пищеварения частицы ферментов адсорбируют вещества на своей поверхности, чем создаются благоприятные условия для различных реакций. Каждая клетка, отделяющаяся от внешней среды поверхностями, проявляет свою адсорбционную способность, например, при прохождении питательных веществ в клетку и т. п.

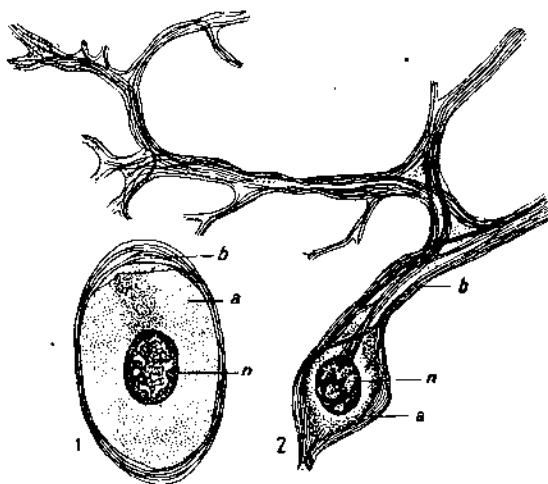


Рис. 18. Скелетные фибриллы в клетках

1 — эритроцит амфибии с обручем скелетных нитей; 2 — нервная клетка с отростками. *a* — протоплазма, *n* — ядро, *b* — скелетные фибриллы

Наличие в живой клетке коллоидов в виде зольей и гелей и переход их из одного состояния в другое часто наблюдаются в клетке. Этой же способностью перехода золя в гель и обратно объясняется большая изменчивость вязкости плазмы клетки, зависящая как от внешних условий, так и от состояния самой клетки.

При образовании геля, благодаря склеиванию большого количества мицелл, в клетке образуются различные видимые структуры волокнистого характера. При образовании таких структур мицеллы коллоида склеены более прочно по длинной оси и значительно слабее в поперечном направлении. Поэтому такие волокна сравнительно легко расщепляются на тончайшие фибриллы, как это, например, мы видим при препарировке поперечнополосатых мышц. Такие волокнистые структуры свойственны многим животным клеткам и при отсутствии прочной оболочки играют очень большую роль в жизни клетки, — роль скелетных образований, дающих возможность клетке сохранять определенную форму, как это мы видим у сперматозоидов (мужская половая клетка), в нервных клетках (рис. 18) и др. То, что эти волокнистые

структуры в клетке играют роль скелетных образований, а не сократительных, как думали раньше, было показано Кольцовым на сперматозоидах. При перенесении в дистиллированную воду сперматозоиды набухают, впитывая воду, причем наружная протоплазматическая оболочка отделяется от внутреннего скелета, который легко тогда заметен (рис. 19). При перенесении же сперматозоида в какой-либо раствор соли, в нем благодаря удалению воды резко выступают эти скелетные образования.

Подобные структуры необратимого характера мы имеем в хромосомах, клеточных волосках, в межклеточном веществе соединительной ткани и т. п. Но наряду с этим в клетке наблюдаются волокнистые структуры обратимого характера, как, например, нити веретена при делении клетки, и т. п.

Наконец, явления высыхания одноклеточных при образовании цист или образовании спор у растительных организмов без потери жизнеспособности и впитывание воды с соответствующими набуханием и возвращением к прежнему состоянию и проявлению жизненных свойств возможны только потому, что коллоид при значительной потере воды не теряет способности к восстановлению своего нормального состояния.

Описанные выше структуры из гелей легко различимы под микроскопом вследствие различного отношения зольей и гелей к краскам, употребляющимся в микроскопии. Структуры из геля интенсивнее окрашиваются основными красками, тогда как золи лучше окрашиваются кислыми красками.

Мицеллярная же структура золя или геля недоступна для исследования в микроскоп. Поэтому можно с уверенностью сказать, что протоплазма никакой, видимой в микроскоп, постоянной структуры не имеет.

Видимые же в микроскоп структуры плазмы, когда в однородной слизистой жидкости располагаются более сгущенные части ее или в виде нитей, придающих плазме сетчатое строение, или в виде ячеек или зернышек, легко переходящих в иные формы, представляют собою образования, существование которых объясняется состоянием

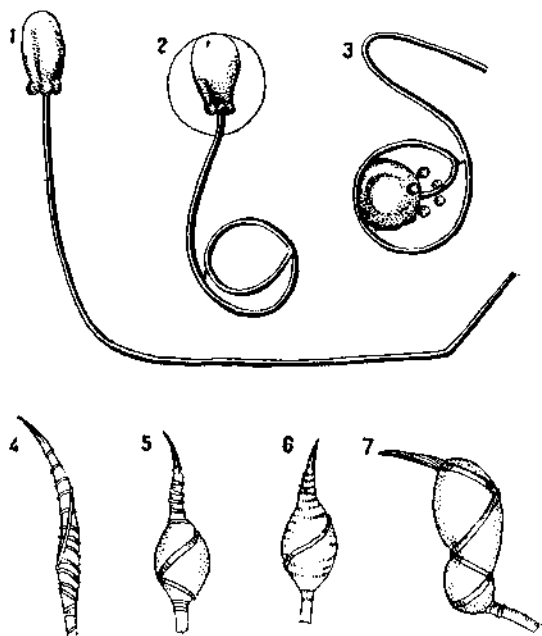


Рис. 19. Скелетные образования в головках спермиев

1 — 3 — спермии беззубки, разбухающие в дистиллированной воде;
4 — 7 — спермии *Corodella austriaca* с едва заметными скелетными нитями

коллоидов плазмы (превращение золя в гель) и изменениями вязкости плазмы в связи с тем или иным физиологическим состоянием клетки.

Следовательно, видимые структуры плазмы, благодаря изменениям коллоидных свойств ее, не остаются неизменными, и, в зависимости от условий, в каждый данный момент протоплазма одной и той же клетки обнаруживает различную структуру.

В прошлом изучению структуры плазмы придавали большое значение, так как предполагали, что жизненные свойства клетки зависят от определенной морфологической структуры, общей для всех клеток. Таким образом были созданы теории о фибриллярном, или сетчатом, строении плазмы (Флемминг), о ячеистом, или пенистом, строении (Бюкли) и о гранулярном, или зернистом, строении плазмы (Альтман). В настоящее время все эти исследования представляют собою лишь исторический интерес. То, что видели в плазме Бюкли, Флемминг, Альтман и др., представляло собою явления коагуляции коллоидного вещества, перехода золя в гель, или явления свертывания под влиянием фиксирующих жадкостей.

*Осмотические
свойства клетки*

Из других физико-химических свойств клетки, играющих очень важную роль в жизненных процессах, необходимо рассмотреть осмотические явления в клетке.

При изучении химического состава клетки было выяснено, что в состав ее входят наряду с другими соединениями различные соли в виде растворов. Это наличие солей создает определенную зависимость клетки от внешней для нее среды, представляющей собою обычно тоже жидкость определенной концентрации. Такой внешней средой по отношению к клетке, помимо соседних клеток, у животных является кровь, у водных же животных, кроме крови, и водная среда. Для растительных организмов внешней средой является почва с растворенными в ней веществами, клетки луба и древесины и т. д.

Из физики известно, что если две смешивающиеся жидкости различной концентрации, например вода и раствор медного купороса, помещены в одном сосуде одна над другой, то эти жидкости стремятся распространяться одна в другую до тех пор, пока жидкость не станет одной концентрации. Это явление называется *диффузией*. Если же между этими двумя жидкостями помещена перепонка, то стремление жидкостей распространяться друг в друга заставит эти жидкости проходить через перепонку, и такого рода диффузия называется *осмосом*. Если перепонка одинаково проницаема и для растворителя и для растворенного вещества (например перегородка из пористой глины), то такого рода осмос по существу не отличается от диффузии. Но если перегородка такого строения, что она более проницаема для растворителя, но непроницаема или малопроницаема для растворенного вещества, то явление осмоса усложняется. Такие именно условия и создаются в клетке, содержащей растворы и имеющей протоплазматическую оболочку, проницаемую для воды и непроницаемую для растворенных веществ. Такие перепонки называются полупроницаемыми. И если по обе стороны полупроницаемой клеточной перегородки имеет место наличие растворов разной концентрации, то ввиду полупроницаемости клеточной перепонки через нее будет проходить

вода в сторону большей концентрации раствора. Внешне получается впечатление, что клетка притягивает к себе воду, происходит осмотическое всасывание воды, которое тем больше, чем выше концентрация раствора клетки. Проникновение в клетку воды создает внутри клетки давление на поверхностную оболочку, которое останавливает дальнейшее проникновение частиц воды. Это давление называется *осмотическим давлением* и измеряется высотой ртутного столба манометра. Впервые осмотическое давление было наблюдаемо ботаником Пфёффером. Позднее было выяснено, что осмотическое давление зависит от природы раствора (раствор соли, молекулярный раствор или коллоидный раствор), затем от концентрации раствора и от температуры. Наибольшим осмотическим давлением обладают солевые растворы и наиболее слабым — коллоиды. Но при повышении концентрации одного и того же рода раствора осмотическое давление повышается, также повышается оно и при повышении температуры. Такая зависимость осмотического давления от природы раствора может быть объяснена следующим: в одном и том же объеме равноценной концентрации солевого, молекулярного и коллоидного растворов число частичек растворенного вещества различно: их больше всего в солевом растворе (молекулы и ионы), меньше в молекулярном растворе (только молекулы — сахар) и еще меньше в коллоидных растворах (комплекс молекул). Так как фактически осмотическое давление зависит от силы, с какой растворенное вещество стремится проникнуть в раствор через полупроницаемую перепонку, но не имеет возможности проникнуть, так как этому препятствует перепонка, то эта сила проявляется в ударах частиц растворенного вещества о полупроницаемую перепонку, и, чем больше число частиц растворителя в единице объема (солевые растворы), тем больше ударов, тем больше осмотическое давление. Эта же теория вполне согласуется с явлениями повышения осмотического давления при повышении концентрации, так как этим самым повышается количество частиц, а значит, и больше число ударов. При повышении температуры усиливается быстрота движения частиц, удары чаще и осмотическое давление выше.

Но это только одна из многих теорий, объясняющих явления осмотического давления, и в последнее время наиболее приемлемой, по мнению физико-химиков, считается молекулярно-кинетическая теория. По этой теории проникновение воды через перегородку объясняется тем, что в более концентрированном растворе на единицу поверхности перепонки приходится молекул воды меньше, чем в менее концентрированном, и вода проходит через перегородку со стороны раствора меньшей концентрации в сторону большей, пока не наступит равновесие числа молекул воды по обеим сторонам перегородки. С этой точки зрения *осмотическое давление есть то давление, которое нужно прибавить к более концентрированному раствору, чтобы создать равновесие между ним и менее концентрированным раствором.*

*Осмотические
свойства раститель-
ных клеток*

Концентрация растворов растительных клеток очень высока, соответственно с этим в растительных клетках осмотическое давление значительно выше, чем в окружающей среде.

Но в действительности осмотическое давление растительных клеток ниже того, которое должно было бы быть соответственно концен-

традии растворов клетки. Это объясняется тем, что растительная клетчаточная оболочка оказывает сопротивление этому повышению осмотического давления и находится в чрезвычайно натянутом состоянии, которое называется *тургором*. Явления тургора растительных клеток играют очень важную роль в жизни растений, так как благодаря тургору органы растений обладают упругостью, твердостью. С другой стороны, отмечено, что целый ряд процессов, как, например, питание, рост, деление клетки, теснейшим образом связан с тургором,

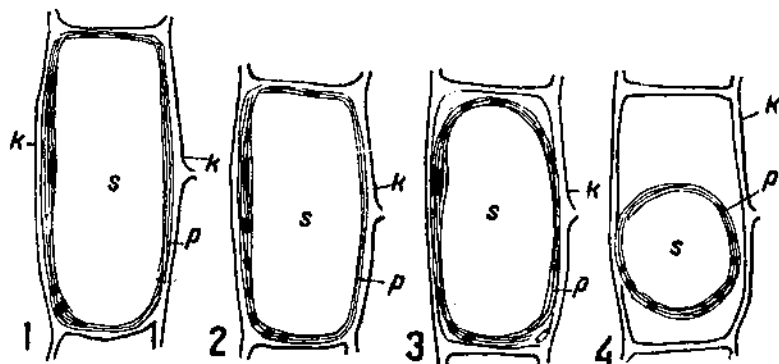


Рис. 20. Плазмолиз растительной клетки

1 — клетка в состоянии полного тургора; протоплазма клетки плотно прилегает к оболочке; 2 — клетка помещена в раствор соли, и клетка стала меньше — тургор уменьшился; 3 — протоплазма сжимается и отстает от оболочки; 4 — сжатие плазмы стало еще больше. *k* — оболочка, *s* — вакуоль с клеточным соком, *p* — протоплазма

определяющим собою одну из тех условий, при которых осуществляются те или иные процессы.

Явление плазмолиза

Силу осмотического давления можно измерить, пользуясь явлением *плазмолиза*. Впервые применил этот метод де-Фриз. Он состоит в том, что если растительные клетки, находящиеся в состоянии тургора, поместить в раствор какого-либо вещества, концентрация которого больше концентрации раствора клетки, то этот раствор начнет вытягивать воду из клетки, уменьшая соответственно этому общий объем плазмы клетки. Надо иметь в виду, что в растительной клетке роль полупроницаемой оболочки играет не клетчаточная оболочка, а более густой наружный слой протоплазмы, прилегающий к оболочке. Поэтому при уменьшении количества воды в клетке протоплазма клетки отстает от клетчаточной оболочки и сжимается тем больше, чем больше воды уйдет под действием раствора, окружающего клетку. Тургор оболочки ослабевает, но форма клетки сохраняется прежней ввиду твердости клетчаточной оболочки (рис. 20). Это отставание от оболочки и сжатие плазмы и называется *плазмолизом*. Если плазмолизированную клетку поместить в чистую воду, то ввиду обратных условий вода входит в клетку, и плазма вновь расправляется и распространяется до клетчаточной оболочки.

Пользуясь явлением плазмолиза, можно определить осмотическое давление клетки, подбирая растворы различной концентрации, и найти раствор такой концентрации, в которой не проявляется ни плаз-

молиза, ни обратного явления набухания. Тогда концентрация раствора, окружающего клетку, будет одинакова с концентрацией растворов в самой клетке. По концентрации этого раствора и определяют осмотическое давление. Растворы одинаковой концентрации называются *изотоническими*, более высокой концентрации, чем данный, называются *гипертоническими* и менее высокой концентрации — *гипотоническими*.

Осмотическое давление в клетках растений в среднем равняется 5—20 атмосферам, а у некоторых растений и значительно больше, но различным организмам свойственно определенное постоянное давление. Так, например, в клетках хвои сосны давление колеблется от 11 до 12 атм., в листьях папоротника давление равно 7,5 атм. Но различные части одного и того же растения обнаруживают различную величину осмотического давления. Так, клетки корней сирени имеют осмотическое давление 5 с лишним атм., а листья — до 20 атм. Но осмотическое давление у растений очень тесно связано с изменением внешних условий: температуры, влажности воздуха, хода процесса ассимиляции. Для нормальной жизни растительного организма клетки его должны содержать гипертонический раствор по отношению к внешней среде в связи со значением тургора в жизни клеток, с одной стороны, и процессами питания — с другой. При изменении внешних условий растительные клетки уравнивают необходимое соотношение или путем изменения концентрации своего раствора за счет перевода питательных запасов в раствор (повышение давления), или путем усиленного процесса диссимиляции (понижение давления), следовательно, осмотическое давление растительных клеток тесно связано с процессами обмена веществ, с одной стороны, и с внешней средой — с другой.

*Осмотические
свойства животных
клеток*

Что касается осмотического давления клеток животных организмов, то величина его тесно связана с осмотическим давлением (внутренней среды) крови, несколько превышая его. У беспозвоночных водных животных кровь изотонична морской воде, и поэтому осмотическое давление в крови таких животных определяется концентрацией раствора морской воды, в среднем доходя до 28 атм., и при изменении концентрации морской воды изменяется и концентрация крови благодаря проникновению путем всасывания растворов из внешней среды во внутреннюю и обратно. Давление в клетках таких организмов немного выше давления крови.

Позвоночные животные обладают постоянным осмотическим давлением крови, не зависящим от внешней среды. Так, для млекопитающих осмотическое давление крови равно 7—8 атм. Осмотическое давление клеток этих животных лишь немного выше. И это постоянство величины осмотического давления является чрезвычайно важным для жизни клетки, так как все остальные жизненные процессы связаны с определенным осмотическим давлением. Для поддержания постоянного осмотического давления крови организмы позвоночных также обладают различными регуляционными приспособлениями. Прежде всего осмотическое давление крови регулируется путем перераспределения воды между кровью и тканями организма, особенно соединительной тканью, межклеточное вещество которой обладает свойством удержи-

вать большие запасы воды благодаря коллоидному состоянию и также легко отдавать ее крови. Так же точно регулируется осмотическое давление в клетках организма путем отдачи воды в случае понижения осмотического давления по сравнению с нормальным, или путем поглощения воды в случае повышения давления.

Животные клетки, помещенные в растворы различной концентрации, обнаруживают также осмотические свойства, подобно растительным клеткам. Но ввиду того, что в животных клетках отсутствует клетчатковая оболочка, это происходит несколько иначе. Так, например, сперматозоид, помещенный в дистиллированную воду, усиленно впитывает ее и набухает, при перенесении же в солевой концентрированный раствор отдает воду в окружающую среду, сжимается (плазмолиз), и в этом случае очень ясно выступают скелетные части его (рис. 19).

Роль солей в клетке В связи с изучением осмотического давления в клетках живого организма выясняется и роль минеральных солей. Наличие солей в растворе создает условия для поддержания определенного осмотического давления и его регуляции, причем для нормальной жизни клетки нужна не только определенная концентрация солей, но и определенный подбор их. Как показали исследования многих биологов, замена солевого раствора клетки раствором какой-либо соли такой же концентрации оказывает часто ядовитое действие на клетку. Таким образом, клетке нужен определенный солевой раствор определенной концентрации, где ядовитое действие ионов одной соли нейтрализуется действием ионов другой. Например, в состав физиологического раствора, близкого к раствору крови животных, должен входить целый ряд солей, а именно: хлористый натрий (NaCl), хлористый калий (KCl), хлористый кальций (CaCl_2), углекислый натрий (Na_2CO_3) и фосфорно-кислый натрий (Na_2PO_3).

Проницаемость клетки и состав оболочки Осмотические свойства клетки тесно связаны со свойством клеточных перегородок. На основании свойства коллоида понижать поверхностное натяжение воды, можно сделать вывод, что на границе поверхности в клетках образуется более плотная пленка. Наблюдение и опыты над проницаемостью различных веществ через эту пленку убеждают нас в том, что они являются полупроницаемыми, так как степень проницаемости воды и различных веществ через эту пленку является различной. На основании опытов известно, что молекулы солей проникают лучше их ионов, одни ионы солей проникают лучше других. Неполярные тела (у которых в молекуле центр положительных зарядов совпадает с центром отрицательных зарядов, так что молекулы являются нейтральными) проникают быстрее полярных (где в молекуле центры противоположных зарядов не совпадают и расположены в разных частях молекулы). И чем выше полярность вещества, тем медленнее и труднее они проникают в клетку. При проникновении ионов быстрота проникновения связана с валентностью: чем выше валентность иона, тем медленнее проникают они в клетку. Вещества, растворимые в липоидах, очень быстро проникают в клетку.

С другой стороны, выяснено, что степень проникновения веществ в клетку тесно связана с физиологическим состоянием клетки.

В объяснении всех этих явлений проницаемости, ввиду совершенной невозможности увидеть структуру клеточной пленки, существуют различные взгляды. Предложены две теории строения оболочки: *теория липоидной оболочки* и *теория фильтрации*. Согласно первой теории решающим фактором в проницаемости оболочки является растворимость веществ в ней. Целый ряд исследований показал, что вещества, являющиеся ядовитыми для клетки и убивающие ее, в то же время очень легко проникают в клетку, как, например, хлороформ, фенол, скипидар и др. А так как эти вещества растворяются в липоидах, то на основании этого Овертон и делает предположение, что оболочка клетки состоит из липоидов.

Теория фильтрации

Но дальнейшие исследования показали, что целый ряд веществ, не растворимых в липоидах, как вода и другие вещества, легко проникает в клетку. С другой стороны, наличие липоидной оболочки никак не может объяснить изменения степени проницаемости в зависимости от функционального состояния клетки. Поэтому выдвинута была другая теория — теория фильтрации, основанная на допущении, что поверхностная полупроницаемая оболочка клетки состоит из белковых веществ.

Согласно этой теории степень проницаемости прежде всего зависит от величины пор белковой оболочки. Так как оболочка клетки представляет собою гель, в котором коллоидные частицы сильно обложены и в промежутке между ними располагаются тонкие пленки воды, вероятно, целиком адсорбированные мицеллами коллоида, то промежутки между мицеллами очень малы, и естественно, что, чем больше молекулы вещества, проникающего через такую оболочку, тем труднее им проходить. Но степень проникновения зависит не только от величины молекул, но и от способности молекул вещества адсорбироваться водной мицеллярной оболочкой клеточной перепонки. Действительно, на основании опытов можно было убедиться, что вещества, адсорбируемые водой, легко проникают в клетку. Поэтому очень часто вещество с более крупными молекулами проникает легче вещества с более мелкими молекулами, потому что первые легко адсорбируются водой, а вторые не адсорбируются, и потому, несмотря на малую величину, не могут проникнуть через оболочку.

Наконец, степень проникновения вещества через коллоидную оболочку зависит от заряда частиц растворенного вещества. Одноименно заряженные ионы солей или мицеллы коллоида с мицеллами клеточной перепонки отталкиваются последними и потому не проникают в клетку, а ионы противоположного заряда проникают легко. Наряду с этим степень проникновения ионов тесно связана с их величиной. А так как ионы разных растворов различны по величине, то степень проникновения разных растворов в зависимости от этого различна. Величина же ионов разных растворов зависит от величины водной молекулярной оболочки, окружающей ион, и тесно связана с его валентностью: чем больше валентность, а следовательно, и заряд иона, тем большая водная молекулярная оболочка образуется вокруг иона. Отсюда ясно, почему степень проникновения ионов через перепонку уменьшается с повышением валентности. Степень проникновения коллоидов также тесно связана с величиной мицелл.

Так как с изменением функционального состояния клетки меняются и величина пор оболочки, адсорбционная способность мипелл, а также их заряд, то естественно, что в зависимости от состояния клетки степень проникновения одного и того же вещества будет различной.

Всякое разбухание клеточной оболочки связано с увеличением ее пор, поэтому все те факторы, которые вызывают ее разбухание, повышают и проницаемость клеточной оболочки.

Каждая из этих двух теорий в отдельности не объясняет всех случаев проницаемости клеточной перепонки, и только при объединении их в одну становится возможным объяснить более или менее все явления проницаемости.

Отсюда ясно, что степень проникновения веществ через клеточную перепонку зависит от способности их растворяться в липоидах. Не растворимые же в липоидах вещества проникают в зависимости от величины их молекул или ионов, заряда их и способности их к адсорбции водой. На основании этих данных определяется состав клеточной оболочки (речь идет не о клетчаточной оболочке, которая вообще проницаема, а о протоплазматической). В состав ее обязательно входят липонды, располагающиеся не сплошным слоем, как предполагал Овертон, а, очевидно, в виде мозаики, с белковыми участками, через которые проникают вода и вещества, не растворимые в липоидах. Присутствием белковых участков и объясняют изменение проницаемости в зависимости от функционального состояния клетки.

*Живое и неживое.
Виталистическое
понимание жизни*

Изучение физико-химических свойств клетки свидетельствует о том, что жизненные процессы тесно с ними связаны. В решении вопроса о том, что такое жизнь, чем живое отличается от тел неживой природы, существуют два направления: *виталистическое* и *материалистическое*. Сторонники виталистического воззрения все особенности, отличающие живое от неживого, объясняют существованием особой автономной целедействующей жизненной силы нематериального порядка, существующей вне материи, но руководящей этой материей и сообщающей ей жизненные свойства. Совершенно очевидно ненаучный и реакционный характер такого взгляда на жизнь.

*Механистическое
понимание жизни*

Сторонники материалистического взгляда на жизнь не признают жизненной силы и все особенности живого связывают с особенностями материи. При этом одни из биологов, считающие себя материалистами, все жизненные процессы сводят исключительно к физико-химическим процессам, считая, что живое отличается лишь большей сложностью этих процессов, следовательно, по мнению таких материалистов, никакого качественного отличия между живым и неживым нет. Такое простое перенесение законов физики и химии, законов неживой природы на органическую жизнь, сведение жизни только к физическим и химическим процессам, является *механистическим*, упрощенческим и не дает возможности понять своеобразия органической жизни.

*Диалектико-материалистическое
понимание жизни*

Правильное, *диалектико-материалистическое*, понимание жизни приводит, однако, к убеждению, что физико-химические процессы играют большую роль в жизни клетки, но что эти процессы связаны в одно целое так, что в результате появляется особое качественное

своеобразие, которого нет в неживой природе (диалектический скачок). Энгельс по этому поводу говорит следующее: «Организм есть высшее единство, связывающее в себе в одно целое механику, физику и химию, так, что эту тройцу нельзя больше разделить».

И действительно: мы наблюдаем целый ряд процессов одного и того же порядка и в живой и неживой природе, причем они протекают качественно differently в живом организме и в неживой природе.

Так, например, явление осмоса в неживой природе исключительно объясняется свойствами перегородки, которая его изменять не может. В живых же клетках осмос также объясняется свойствами перегородки, но эти свойства изменяются в зависимости от функционального состояния клетки, и мы не можем приготовить искусственно такой перегородки, чтобы она осуществляла все возможности осмоса оболочки живой клетки и изменяла свою проницаемость. Искусственно приготовленная перегородка осуществляет лишь одну какую-либо форму осмоса живой клетки, а не все возможные комбинации их, наблюдаемые в живой клетке.

Явления обмена веществ наблюдаются не только в живой клетке, но и в неживой природе. Однако, хотя в основе обмена веществ клетки лежат также физико-химические процессы, обмен веществ в живом качественно отличается от подобных процессов в неживой природе.

Действительно, при обмене веществ в клетке наряду с разрушением, диссимиляцией, идет одновременно процесс синтеза белковых веществ, обновление живой протоплазмы, — процесс, саморегулируемый клеткой, что совершенно не имеет места при обмене веществ в неживой природе. Так, например, при горении какого-либо топливного материала в машине, никогда не происходит восстановления частей самой машины, а только лишь их изнашивание.

Также неправильны взгляды тех биологов, которые полагают, что достаточно изучить все те химические соединения, которые входят в состав протоплазмы, и взять их в тех количественных сочетаниях, в каких они находятся в клетке, чтобы получить живое. Опять-таки в живой протоплазме белки, жиры и углеводы представляют собою не механическое их сочетание, а обуславливают новое, особое качество. По этому поводу Энгельс писал: «Жизнь есть форма существования белковых тел, и эта форма существования заключается по существу в постоянном самообновлении химических составных частей этих тел. Белковое тело берется здесь в смысле современной химии; этим названием охватываются все тела, аналогичные по составу с обыкновенным белком и называемые еще иначе протеиновыми веществами. *Название это неудачно*, ибо обыкновенный белок представляется наименее живым, наиболее пассивным из всех веществ».

ЛИТЕРАТУРА

Рубинштейн, Д. Д. Физико-химические основы биологии, изд. 1932 г.

ГЛАВА III

РАЗМНОЖЕНИЕ КЛЕТОК

СОДЕРЖАНИЕ. Способы размножения клеток. Строение ядра. Митотическое деление животной клетки. Постоянство числа хромозом. Индивидуальность и парность хромозом. Митотическое деление растительной клетки. Роль ядрышка и центриолей при митозе. Причины деления клеток. Амитотическое деление клеток.

Способы размножения клеток

Клетки организма размножаются делением. Обычно в делении принимают участие и ядро и плазма, причем деление ядра предшествует делению плазмы. В большинстве случаев при делении клетки ядро, прежде чем разделиться, претерпевает целый ряд изменений, и такое деление клетки называется *митозом*, или *кариокinesis*, или *непрямым делением*.

В исключительных случаях, однако, при делении клетки ядро не изменяет своей структуры, делится, вытягиваясь и принимая бисквитообразную форму, на два ядра, вслед за чем идет деление плазмы клетки. Подобное деление клетки называется *амитозом*, или *прямым делением*.

Амитоз встречается очень редко, а по новейшим исследованиям возможность существования его совсем отвергается, и все картины наблюдаемого амитоза считают за скрытый митоз.

Прежде чем перейти к рассмотрению изменений ядра при митотическом делении клетки, необходимо познакомиться подробнее со строением ядра покоящейся, неделящейся клетки.

Строение ядра

Не нужно думать, что период жизни клетки между двумя делениями действительно представляет полный покой клетки, наоборот, в это время процессы обмена веществ протекают в клетке гораздо интенсивнее, чем во время деления ее, и непрерывная смена процессов обмена чрезвычайно характерна для этого момента жизни клетки. Заварзин даже предлагает заменить термин «покоящееся ядро» термином «активное ядро», подчеркивая именно интенсивность жизненных процессов клетки в этот период времени. Во всяком случае, употребляя термин «покоящееся ядро», надо помнить, что здесь говорится об ядре, не находящемся в периоде деления.

Покоящееся ядро отделяется от плазмы оболочкой различной толщины, но для большинства ядер настолько тонкой, что ее трудно обнаружить.

Внутри ядра помещается ядерный сок, или ядерная плазма, в которой располагается более сгущенная часть ядра в виде нитей и зерен. Нити ядра, переплетаясь, образуют сеть его. Так как эти нити плохо окрашиваются употребляемыми в микроскопии ядерными красками или даже совсем не окрашиваются, то они называются *ахроматиновыми*¹ нитями. Они состоят из особого вещества — *ахроматина*, или *ликина*. Зерна ядра, наоборот, очень сильно красятся красками и потому называются *хроматиновыми* зернами (рис. 21). Как ахроматиновые нити, так и хроматиновые зерна представляют собой белковые образования, находящиеся в состоянии геля, в то время как ядерный сок представляет собой тоже белковое вещество, но в состоянии золя. Большая степень окрашивания хроматиновых зерен объясняется большим содержанием в этих зернах нуклеиновой кислоты.

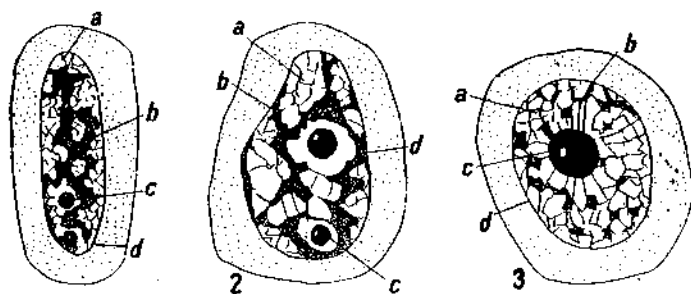


Рис. 21. Строение ядра

1 и 2 узловато-ячеистые ядра; 3 — сетчатое ядро. *d* — оболочка, *c* — ядрышко, *b* — хроматин, *a* — нити

Кроме этого, в каждом ядре еще можно увидеть одно или несколько более крупных зернышек, называемых *ядрышками*. Ядрышки окрашиваются красками так же сильно, как и хроматиновые зерна.

Если сравнить структуру различных ядер между собою, то можно убедиться в большом сходстве этих структур. Наличие в ядре ахроматина, хроматина, ядерного сока, ядрышек и оболочки всегда имеет место, и различие между структурами ядер заключается только в количестве и величине хроматиновых зерен, в их расположении, густоте и характере ахроматиновой сети.

Вопрос об определенной структуре покоящегося ядра долго считался неразрешенным, и в то время как одни из биологов были убеждены в наличии постоянной структуры ядра, другие ее отрицали и видимые структуры при обработке объектов и окрашивании объясняли как результат этой обработки. Но так как во многих случаях удается видеть одинаковые структуры и на свежих и на фиксированных объектах, то следует считать эти структуры действительно существующими.

Одна и та же картина строения ядра, получающаяся при различных способах фиксации и окрашивания одних и тех же объектов, тоже свидетельствует об определенной структуре покоящегося ядра.

¹ Ахроматин — неокрашиваемое вещество.

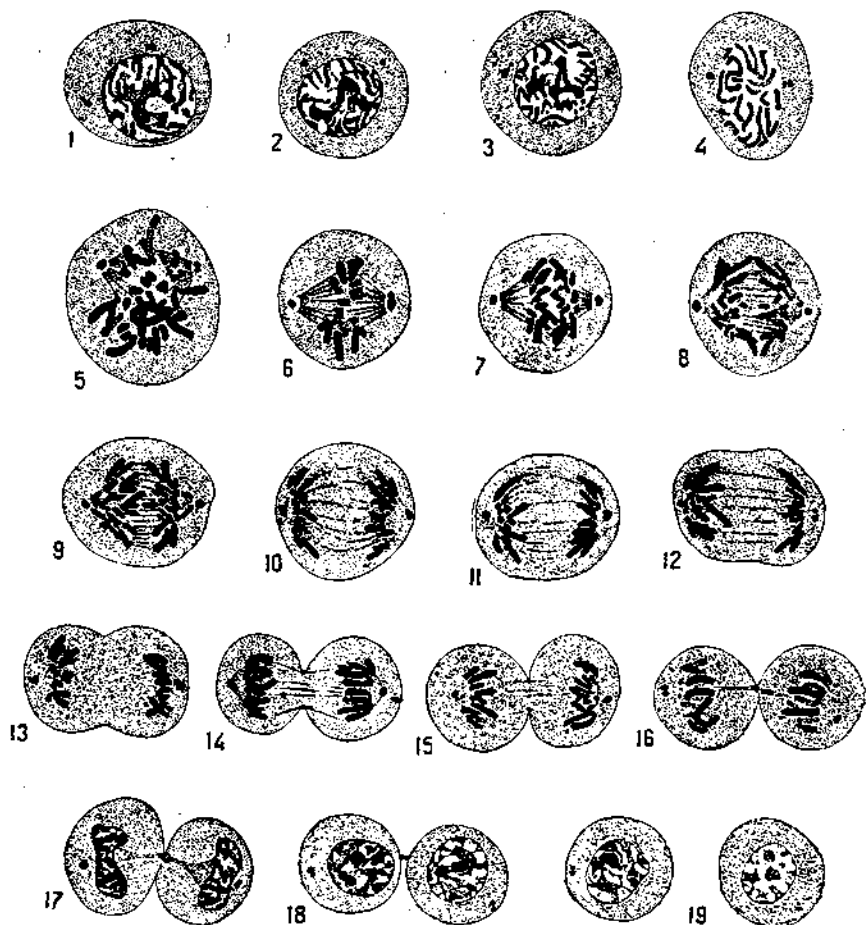


Рис. 22. Стадии деления красной кровяной клетки зародыша утки

1 — покоящаяся клетка, в которой ясно видна центрозома; 2 — момент набухания ядра; 3 — сгущение хроматина и появление закрученных полос — стадия клубка (плотного); 4 — стадия рыхлого клубка; 5 — хромосомы переходят к экватору клетки; 6 — стадия одной звезды; 7 — момент расхождения хромосом; 8 — 12 — стадия двух звезд; 13 — начало деления плазмы; 14 — 15 — дальнейшее деление плазмы; 16—17 — стадия двух клубков; 18—19 — стадия двух клеток (вновь покоящихся)

Митотическое деление животной клетки

Изучая процесс деления клетки на делящихся красных кровяных клетках зародыша утки, можно отметить следующие последовательные изменения (рис. 22). Прежде всего в клетке возле ядра появляется центрозома, которая у большинства клеток, находящихся в состоянии покоя, незаметна. Оболочка ядра утончается, само же ядро в это время набухает, увеличивается и принимает шарообразную форму. Далее хроматин покрывает продольные линиовые нити ядра, образуя хроматиновый футляр вокруг них. Вследствие этих изменений в ядре ясно обозначаются длинные полосы, настолько перепутанные,

что кажутся одной сильно закрученной нитью в виде клубка, почему этот момент и называется стадией *плотного* клубка. Но несколько позже удастся заметить, что клубок фактически состоит из отдельных, сильно перепутанных отрезков нитей, называемых *хромосомами*, концы которых становятся заметными благодаря постепенному укорачиванию самих хромозом. Таким образом, каждая хромосома состоит из участка линииковой нити, покрытой хроматиновым футляром.

Еще не так давно предполагали, что в ядре сначала образуется одна сплошная хроматиновая нить, которая потом распадается на отдельные участки — хромозомы. Но более глубокие исследования последнего времени показали, что хромозомы всегда существуют в клетке, но при делении ее выделяются более четко благодаря образованию хроматинového футляра. Дальнейшее укорачивание и утолщение хромозом приводят клетку к стадии *рыхлого клубка*.

К моменту выявления хромозом оболочка ядра совсем рассасывается, так же как рассасывается и ядрышко, хотя в некоторых случаях последнее наблюдается и на более поздних стадиях деления клетки. В результате всех этих изменений от ядра остаются только хромозомы, которые оказываются лежащими непосредственно в плазме клетки. К этому моменту центрозома, состоящая из двух центриолей, вследствие расхождения этих центриолей образует две центрозоны с лучистостью в виде нитей вокруг каждой из них. Центрозоны соединены друг с другом этими нитями плазмы в виде веретена. Этим заканчивается ряд изменений, которые все вместе составляют *профазу* митотического, или сложного, деления клетки (рис. 22).

Затем начинается *метафаза*. Центрозоны, удаляясь друг от друга все больше и больше, располагаются на полюсах веретена, образовавшегося между ними и состоящего из отдельных нитей. Хромозомы к этому моменту перемещаются к середине веретена и все располагаются в одной экваториальной по отношению к полюсам плоскости, почему эта стадия и называется стадией *экваториальной пластинки*. Если рассматривать клетку на этой стадии с полюсов, то окажется, что хромозомы располагаются в экваториальной плоскости звездообразно, почему эта стадия называется еще стадией *материнской звезды*, или *одной звезды* (*monaster*) (рис. 22). К каждой хромозоме в определенном месте ее прикрепляются виты веретена, идущие от одного полюса к другому.

Этим заканчивается метафаза, и деление клетки переходит в *анафазу*. Последняя начинается тем, что каждая хромосома благодаря появлению в середине ее вакуолей, число которых растет все больше и больше, расщепляется продольно на две равные половинки. Последние расходятся и передвигаются в разные стороны к полюсам веретена вслед за сокращением его нитей, которые прикреплены к хромосомам. Наряду с этим в плазме между половинками расщепившихся хромозом образуются центральные виты веретена, которые растут и заставляют отходить расщепившиеся половинки хромозом еще более друг от друга. Моментом расхождения хромозом начинается стадия *двух звезд* (*diaster*), или стадия дочерних звезд. По мере перемещения к полюсам, хромозомы укорачиваются и утолщаются и вновь образуют рыхлый клубок у каждого полюса. Этим начинается последняя фаза сложного деления клетки, или *телофаза*.

К моменту образования двух клубков, посредине клетки, от ее краев к центру, начинает образовываться перегородка, и, когда каждый клубок переформируется в ядро, перегородка разделяет плазму клетки на две части. Переход ядра в покоящееся состояние состоит в том, что хромозомы как бы сливаются в одну нить, в них появляются вакуоли, хроматин вновь обособляется, лининовая нить оказывается не покрытой хроматином, появляется ядрышко, а на поверхности ядра образуется вновь оболочка.

Каждая из двух центрозов, разделившись в стадии двух клубков на две центриоли, остающиеся пока вместе, постепенно становится невидимой. Этим заканчивается деление клетки, которая переходит в стадию покоя, а иногда сейчас же приступает к новому делению.

Интересно отметить, что все хромозомы в стадии экваториальной пластинки располагаются в одной плоскости. Эта стадия поэтому очень удобна для изучения хромозом. Прежде всего оказывается, что число хромозом

является, как правило, постоянным в клетках определенного вида организмов, за исключением некоторых клеток, о которых речь будет особо. Так, в клетках рогатого скота при их делении всегда обнаруживается 60 хромозом, в клетках свиньи — 40, в

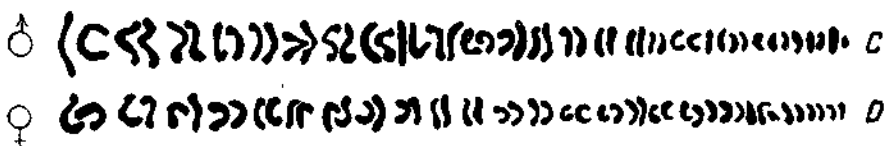


Рис. 23. Индивидуальность и парность хромозом

А — диплоидный и В — гаплоидный набор хромозом *Najas majus*; гомологичные, парные хромозомы обозначены одинаковыми цифрами. С — хромозомные комплексы мужчины и женщины

клетках человека — 48, в клетках аскариды — 4, мухи-дрозофилы — 8, пшеницы — 14, кукурузы — 20 и т. д. Это обстоятельство тем более важно, что хромозомы являются носителями наследственных свойств организма.

Индивидуальность и парность хромозом

Второй замечательный факт заключается в том, что в различных клетках организмов одного и того же вида всегда имеются одинаковые по форме хромозомы, причем у одних видов организмов все хромозомы клетки по форме одинаковы между собой, а у других видов — хромозомы клетки по форме различны. Между прочим форма хромозом связана с местом прикрепления нити веретена к хромозоме. Если нить веретена прикрепляется посередине хромозомы, то хромосома имеет вид подковы, если же ближе к одному из концов, то она имеет форму буквы J, и если нить прикрепляется к концу хромозомы, она имеет форму палочки. Но как бы ни были разнообразны хромозомы в клетке данного организма, во всех клетках этого организма заключается одинаковый набор хромозом, причем каждого сорта хромозом в каждой

клетке вмеется по две, т. е. хромозомы парны, в чем можно убедиться на прилагаемых рисунках (рис. 23).

Митотическое деление растительной клетки

Изучение митотического деления клеток корешка лука показывает, что у растений в основном процесс деления клетки происходит сходно с описанным выше делением животной клетки, за исключением некоторых особенностей, на которых мы и остановим наше внимание.

Прежде всего, при делении клеток корешка лука, как и других цветковых растений, центрозомы отсутствуют, а вместо них на полюсах клетки образуются особые сгущения плазмы, или *полярные шапочки*, которые соединены нитями веретена (рис. 24). Затем в стадии рыхлого клубка уже каждая хромосома является расщепленной. Правда, в стадии экваториальной пластинки, вследствие укорочения хромозом и их утолщения, щель между расщепившимися хромосомами исчезает, но вскоре вновь появляется, когда стадия экваториальной пластинки переходит в стадию двойной звезды. При образовании двух клубков в делящейся клетке корешка лука начинает образовываться в плазме перегородка деления, возникающая в середине клетки в виде отдельных зернышек, сливающихся постепенно и растущих отсюда к краям. На этой же стадии, прежде чем стадия клубка перейдет в стадию покоящегося ядра, каждая хромосома расщепляется, как бы готовясь к следующему делению. Поэтому, когда при делении клетки покоящееся ядро переходит в стадию клубка, хромозомы появляются уже расщепившимися. Этот факт свидетельствует о том, что хромозомы не исчезают при переходе клетки в покоящееся состояние и не образуются вновь при новом делении, а существуют всегда и в покоящемся ядре видоизменяются и становятся незаметными благодаря тому, что с них сходит хроматиновый футляр.

Доказательством того, что в покоящемся ядре хромозомы сохраняют свою индивидуальность, является тот факт, что у некоторых форм каждая хромосома при переходе клетки в покоящееся состояние образует отдельный пузырек. Отдельные пузырьки образуют сложное ядро, но в конце концов они сливаются в одно простое ядро. Такого рода явление наблюдается, например, при дроблении яйца морского ежа. В некоторых случаях повышением температуры удается задержать сливание пузырьков в одно ядро до нового митоза, и тогда можно видеть, что каждый пузырек вновь формируется в отдельную и такую же хромозому.

Наконец, закон постоянства числа хромозом и их индивидуальность также свидетельствуют о том, что хромозомы всегда существуют в клетке и только меняют свое строение и становятся невидимыми в покоящихся клетках.

В отличие от цветковых у всех споровых растений при митотическом делении клетки всегда обнаруживаются центрозомы, которые ведут себя так, как и центрозомы животных клеток.

Роль ядрышка и центрозомы при митозе

Роль ядрышка при делении клетки нельзя считать выясненной. Возможно, что во время митоза ядрышко принимает участие в образовании хроматинового футляра, покрывающего лининовую часть каждой хромозомы. Когда же лининовые нити освобождаются от хроматинового футляра в стадии двух клубков, то ядрышко вновь появ-

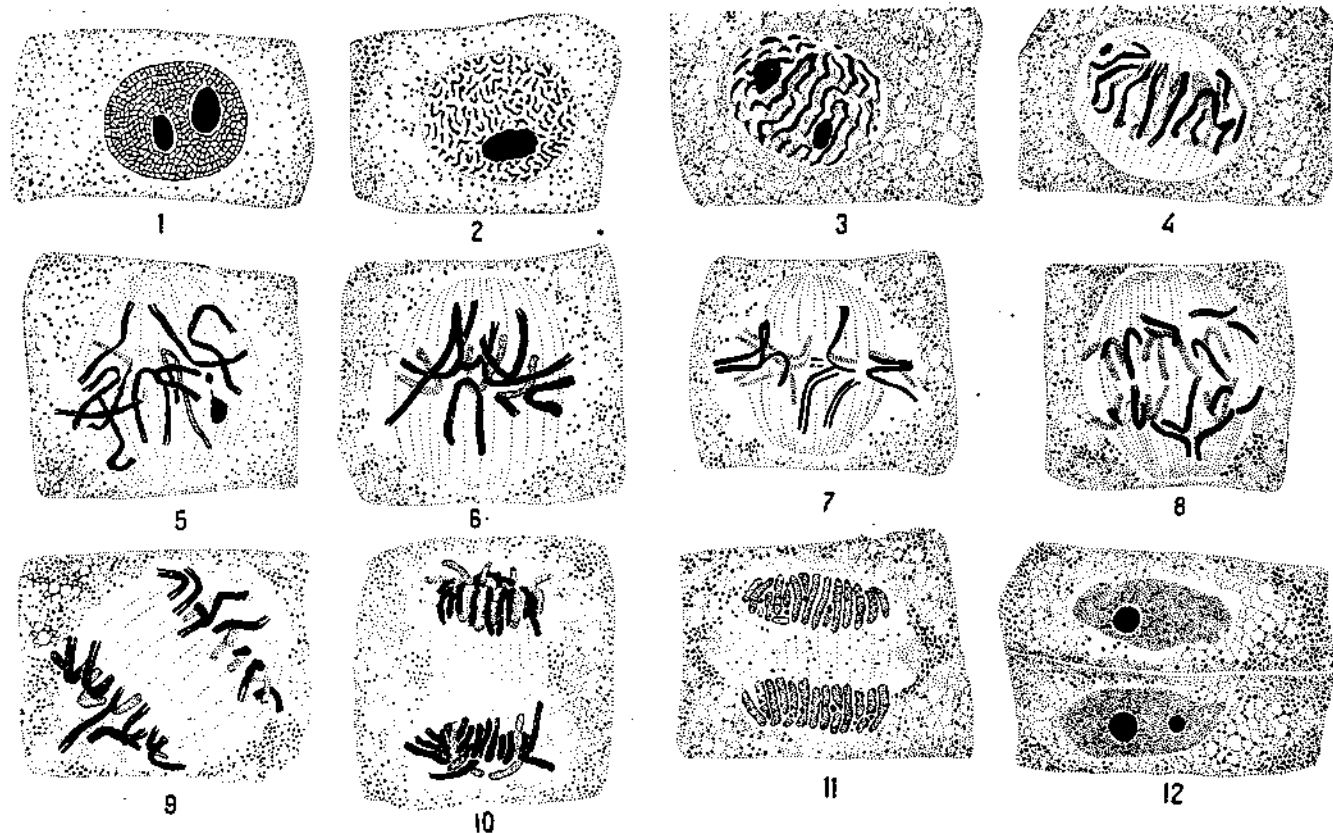


Рис. 24. Стадии деления растительной клетки (корешка лука)

1 — покоящееся ядро; 2, 3 — профаза; 4 — переход к метафазе; 5 — ранняя и 6 — поздняя метафаза; 7, 8, 9 — анафаза; 10, 11, 12 — телофаза

ляется. Факт наличия ядрышка в покоящейся клетке говорит о том, что оно играет какую-то роль в жизни ядра в покоящемся состоянии.

Подводя итоги всему сказанному о митотическом делении клетки, следует отметить, что сущность его сводится в основном к преобразованию хромозом, их расщеплению и распределению по дочерним клеткам тех же хромозом, в тех же количествах, что и в материнской клетке. Центрозомы при делении играют очень важную роль, как бы направляя передвижение хромозом, так как последние перемещаются по нитям веретена к центрозомам. В образовании веретена принимает участие плазма клетки, а иногда и содержимое ядра. Если веретено образовано плазмой клетки, тогда хромозомы в стадии экваториальной пластинки располагаются по поверхности веретена в виде звезды. Если же в образовании веретена принимает участие ядерная плазма, то тогда хромозомы располагаются внутри веретена, сплошь заполняя экваториальную плоскость.

Впервые деление клетки животных организмов наблюдал Рейхерт в 1844 г. и растительных организмов — Гофмейстер в 1849 г. Но эти первые наблюдения вследствие слабого увеличения микроскопа были не совсем правильны, и только ботаником Страсбургером в 1870 г. и зоологом Флеммингом в 1879 г. было дано впервые в основном правильное описание всех процессов сложного деления клетки.

В настоящее время благодаря высокой микроскопической технике и усовершенствованию микроскопа весь процесс деления клетки детально изучен. Наряду с исследованиями фиксированных объектов, в последнее время при помощи микрокинографии удалось проследить весь процесс деления на живых объектах и выяснить, что картина деления клеток на живых объектах соответствует тем картинам, которые наблюдаются и на фиксированных объектах.

Период времени, в течение которого проходит весь процесс кариокинетического деления, различен для разных клеток и продолжается от 15 мин. до 5 час., но продолжительность процесса может изменяться в зависимости от внешних условий; так, например, температура оказывает большое влияние на деление, увеличивая его скорость. Из общего количества времени, которое клетка тратит на деление, больше всего идет на профазу и телофазу, метафаза и анафаза проходят чрезвычайно быстро. Так, при делении эритробластов тритона при температуре 20° С профазу продолжает 55 мин. 6 сек., метафаза — 22 мин. 36 сек., анафаза — 3 мин. 42 сек. и телофаза — 44 мин. 38 сек., а весь процесс деления длится более 5 час.

*Причины деления
клеток*

Относительно причин деления клетки в настоящее время в биологии существуют три теории: *объемная теория, теория раневых гормонов и теория*

митогенетических лучей.

Сторонники *объемной* теории причиной деления считают нарушение объемного соотношения между ядром и плазмой благодаря росту клетки. Так как при росте клетки объем плазмы увеличивается значительно больше, чем объем ядра, то этим самым нарушается соотношение между объемом их, и восстановление этого соотношения достигается делением клетки.

Согласно другой теории, *теории раневых гормонов*, причиной деле-

ния является присутствие особых веществ в организме, образующихся в пораненных и умирающих клетках.

Эта теория разработана немецким ботаником Габерландтом, который доказывает наличие этих веществ, или гормонов, целым рядом опытов. Так, при разрезании клубня картофеля обнаруживается, что около пораненных мест через некоторое время возникают многочисленные митозы. Если же срез предварительно тщательно промыть, то митозы совсем не образуются. Если же на такой промытый кусочек положить кашицу из натертого картофеля, то в кусочке появляются многочисленные митозы. Габерландт проводил подобные опыты с кольраби, причем опыты проводились в том же направлении, т. е. рассматривались кусочки разрезанные, но не промытые, затем разрезанные и тщательно промытые и, наконец, промытые, на которые накладывалась кашица из размельченной кольраби. Результаты были получены те же, что и в опытах с картофелем, т. е. в промытых кусочках совсем не было картин деления, в не промытых же и в кусочках с кашцей наблюдались многочисленные митозы.

Эта теория раневых гормонов как будто подтверждается целым рядом исследований других биологов. Так, в 1921 г. было обнаружено особое вещество — *глутатион*, под влиянием которого происходит деление клеток. Этот глутатион содержится во многих тканях позвоночных животных и человека, в плазме (в ядре его нет), в хондриозомах, за исключением плазмы крови и соединительной ткани. Особенно много его в печени и в мышцах. Присутствие глутатиона обнаружено и в растительных тканях, особенно в растущих точках растительных организмов. Глутатион представляет собой продукт распада белка и образуется потому в больших количествах при повреждениях, следовательно, связь его с раневыми гормонами Габерландта несомненна.

Количество глутатиона непостоянно в тканях и тесно связано с окислительными процессами, а именно при повышении окислительных процессов повышается и количество глутатиона. Эта связь вполне логична, так как с повышением обмена веществ повышается и количество продуктов распада белков, а следовательно, и глутатиона. Так как стимулирующим клеточное деление в глутатионе является сульфогидрильная группа SH , то ясно, что различные вещества, содержащие эту группу, будут действовать так же, как и глутатион, и действительно, сероводород, тиокрезол, тиоглюкоза и другие, содержащие группу SH , своим присутствием вызывают клеточное деление, что доказано целым рядом опытов, например, эти вещества вызывают быстрое заживление очень застарелых ран.

Но наряду с образованием глутатиона при распаде белков в тканях образуются лучи, относящиеся к ультрафиолетовым лучам короткой длины волны, которые тоже стимулируют деление клеток, как показали исследования С. Г. Гурвича, открывшего эти лучи. Но эти лучи выделяются и нормальными тканями растительных и животных организмов и названы *митогенетическими лучами*.

Последние были обнаружены С. Г. Гурвичем на растущих корешках лука. При рассмотрении в микроскоп нормальных корешков лука можно обнаружить, что посредине корешка проходит несколько рядов крупных прямоугольной формы клеток, а по обе стороны распо-

лагаются более мелкие клетки с многочисленными митозами, причем число митозов обеих сторон совпадает. Но если этот корешок подвергнуть одностороннему влиянию кончика другого растущего корешка, то количество митозов на стороне, подвергшейся влиянию, значительно повысится по сравнению с количеством митозов другой стороны. Этот опыт ставится следующим образом: у луковицы с растущими корешками отрезаются все корешки, кроме одного. Последний устанавливается вертикально, пропускается его в стеклянную трубку, которая прерывается на месте точки роста корешка (рис. 25). Вот эту-то обнаженную часть и подвергают влиянию другого корешка, который устанавливают перпендикулярно первому, пропуская его также через стеклянную трубку. Расстояние между корешками равно нескольким миллиметрам. По истечении двух-трех часов опыт прерывается, а затем еще спустя некоторое время (необходимое для осуществления митозов) корешок, подвергшийся влиянию, исследуется. Оказывается, что у последнего на стороне, подвергшейся действию горизонтально расположенного корешка, число митозов превышает на 25—100% число митозов другой стороны, подвергшейся меньшему влиянию (рис. 25).

Позже присутствие митогенетических лучей было обнаружено в целом ряде растительных и животных тканей.

Причиной возникновения этих лучей в тканях считаются, во-первых, окислительные процессы, затем распад углеводов, например, при работе мышц, и, наконец, самопереваривание тканей. Последнее имеет место как при нормальном развитии организма, особенно при метаморфозе земноводных, так и в случаях насильственного удаления органов и тканей.

Все перечисленные источники возникновения митогенетических лучей являются одновременно и источниками образования глютафина в тканях, в связь образования последнего с возникновением митогенетических лучей несомненна.

Каковы бы ни были факторы, влияющие на деление клетки, неправильно было бы думать, что эти факторы являются основной причиной этого деления. Такую ошибку делает Гурвич, считаящий деление клетки «случайным» и всецело зависящим от воздействия митогенетических лучей. Ложная позиция Гурвича определяется его виталистическим пониманием жизни. Размножение клеток является свойством самой живой протоплазмы, одним из необходимых условий самого существования клетки. Оно осуществляется во взаимодействии с внешней средой, в которой известную роль играют глютафин, митогенетические лучи и другие факторы.

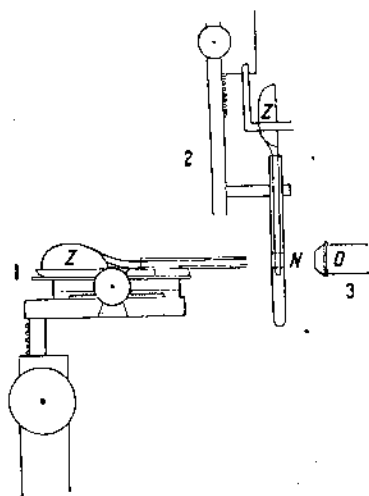


Рис. 25. Схема опыта Гурвича

1 — установка с помещающейся на ней луковицей Z с индуцирующим корешком; 2 — установка с индуцируемым корешком; 3 — объектив горизонтального микроскопа

Для правильного понимания процесса деления клеток необходим исторический подход. При возникновении клеток на заре органической жизни клетки должны были обладать способностью делиться, иначе их существование было бы невозможно. У многоклеточных же в процессе эволюции выработались различные приспособления, регулирующие процесс деления клеток.

*Амитотическое
деление клеток*

Долгое время биологи были убеждены в том, что многие клетки размножаются простым делением, при котором никаких изменений ядра, подобных вышеописанным, не наблюдается, а ядро просто вытягивается все больше и больше, принимает бисквитообразную форму и разделяется затем на два ядра. Вслед за делением ядра идет деление плазмы. Такое деление описывалось у многих одноклеточных организмов, например, у амёбы, затем у многоклеточных животных, особенно при патологических изменениях в тканях. Но в последнее время многие исследователи отрицают возможность амитоза, указывая, что при более детальном исследовании выявилось, что многие случаи амитоза оказались скрытыми митозами. Им удалось наблюдать изменение частей ядра и поведение хромозом, подобно поведению их при митотическом делении, с той только разницей, что все стадии митоза здесь проходят внутри ядра, так как оболочка не рассасывается, и кроме того ядро покрывается тонкой оболочкой, скрывающей все картины деления.

ЛИТЕРАТУРА

1. Заварзин, А. А. Гистология, ч. I, изд. 1932 г.
 2. Токин, В. П. Митогенетические лучи, изд. 1934 г.
 3. Гартман, М. Общая биология, ч. II, изд. 1931 г.
 4. Гурсич, С. Г. Митогенетическое излучение, изд. 1932 г.
-

ГЛАВА IV

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ И МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

СОДЕРЖАНИЕ. Одноклеточные организмы. Одноклеточные с недифференцированной плазмой. Амеба. Одноклеточные с дифференцированной плазмой. Инфузории. Микроманипулятор. Одноклеточные, соединяющие в себе признаки животных и растений. Особенности одноклеточных. Многоклеточные организмы, их ткани и происхождение. Особенности многоклеточных организмов и строение гидры. Ткани многоклеточных. Эпителиальная ткань. Соединительная ткань. Кровь. Рыхлая соединительная ткань. Плотная соединительная ткань. Хрящ и кость. Мышечная ткань. Нервная ткань. Происхождение многоклеточных.

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

Тело одноклеточных состоит только из одной клетки. Но эта клетка отличается от клетки многоклеточных прежде всего тем, что в первом случае одна клетка выполняет все функции живого организма, в то время как клетки даже самых низших многоклеточных организмов различны и приспособлены каждая к определенной роли в организме. Так, клетка одноклеточного способна к движению, воспринимает пищу из окружающей среды, переваривает ее и выбрасывает непереваренные остатки ее, выделяет продукты обмена веществ, воспринимает раздражения из окружающей среды. В многоклеточном же организме между клетками имеет место разделение функций. Так, если клетка принимает участие в переваривании пищи или же воспринимает раздражение, то она неспособна выполнять многие другие функции. То-есть, иными словами, в многоклеточном организме клетки специализированы в одном каком-либо направлении каждая и тем в большей степени, чем более сложен организм многоклеточного.

*Одноклеточные
с недифференциро-
ванной плазмой*

У различных одноклеточных наблюдаются различные степени сложности строения клетки.

У одних из одноклеточных плазма недифференцирована, и все функции живого организма может выполнять каждый участок плазмы. У других из них плазма дифференцирована в высокой степени, так, что каждый определенный участок плазмы выполняет всегда только одну какую-либо функцию.

Амеба

Амеба протей (*Amoeba proteus*) представляет собой такое одноклеточное, плазма которого мало дифференцирована (рис. 26). Амеба живет в пресных водоемах с слабо

проточной водой. Плазма ее разделяется на два слоя: паружный слой, или *эктоплазму*, более густой и прозрачный, и внутренний слой, или *эндоплазму*, более жидкий, содержащий зернистости. В эндоплазме амебы помещается ядро. Так как амeba представляет собой голый

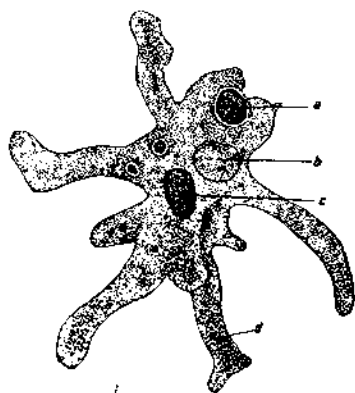


Рис. 26. Амeba протей (*Amoeba proteus*)

с — ядро, б — сократительная вакуоль,
а — пищеварительная вакуоль с частями
пищи, д — псевдоподии

комочек плазмы, не имеющий особой оболочки, то она способна менять форму тела, перемещаясь в пространстве при помощи псевдоподий, или ложноножек. Последние представляют собой протоплазматические выросты, которые могут образоваться в любом участке тела и имеют в обычных нормальных условиях характерную для данного вида амeбы форму, по которой всегда можно узнать амeбу протей. У других видов амeб форма псевдоподий иная (рис. 27).

При образовании псевдоподий плазма амeбы переливается в сторону псевдоподии и таким образом амeba перемещается. Для захватывания пищи у амeбы нет специальных приспособлений, и оно совершается при помощи тех же псевдоподий в любом участке тела амeбы. Вследствие того что амeba двигается

крайне медленно, она может питаться исключительно растительной пищей или остатками животных.

Выдвигая в сторону водоросли псевдоподии, амeba обволакивает ими эту водоросль так, что в конце концов последняя оказывается внутри плазмы амeбы, в ее эндоплазме (рис. 26—а). Тогда вокруг захваченного комочка пищи образуется пищевая вакуоль, или пузырек, наполненный жидкостью, влияющей на пищевой комочек. Ввиду того что эндоплазма амeбы находится в постоянном движении, пищевая

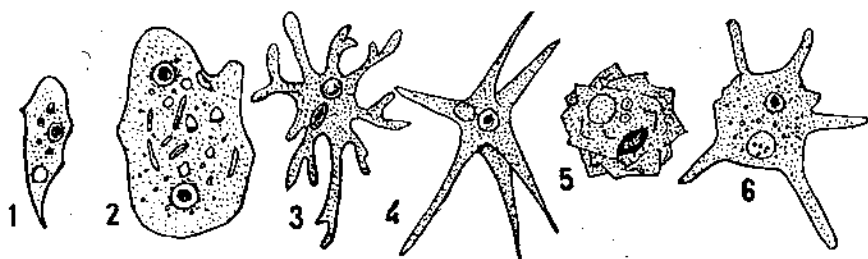


Рис. 27. Различные виды амeб

1 — *A. limax*; 2 — *Pelomyxa binucleata*; 3 — *A. proteus*; 4 — *A. radiosa*; 5 — *A. verrucosa*; 6 — *A. polipodia*

вакуоль также перемещается. Таких пищевых вакуолей в эндоплазме амeбы может быть довольно много. По мере переваривания пищевой комочек уменьшается, так как идет усвоение плазмой питательных веществ, и когда останутся части, негодные к перевариванию и усвоению, то эти остатки, благодаря сокращению плазмы, выбрасываются

из вакуоли наружу. Как принятие пищи, так и выбрасывание ее может происходить в любой точке поверхности тела амебы.

Дышит амеба также всей поверхностью тела, т. е. кислород воздуха проникает через поверхность амебы, точно так же, как и углекислый газ выделяется всюю поверхностью тела.

Что же касается жидких продуктов, образующихся при диссимиляции, то они собираются в особый пузырек, *выделительную*, или *сократительную, вакуоль* (рис. 26—b), которая образуется по мере накопления жидкости в любом месте эктоплазмы амебы. При достаточном наполнении сократительной вакуоли жидкостью, вследствие сокращения плазмы, пузырек лопается, и содержимое выливается наружу.

Плазма амебы раздражима; на всякое раздражение извне на любую часть ее тела амеба отвечает движением в ту или другую сторону. Так, амеба уходит от слишком яркого света; она чувствительна к изменениям температуры, к различным растворенным в воде веществам. Из этого краткого знакомства с различными сторонами жизни амебы ясно видно отсутствие особенной дифференцировки плазмы ее (помимо разделения на экто- и эндоплазму), так как один и тот же участок способен воспринимать пищу, переваривать ее и выделять непереваренные остатки, образовывать псевдоподии и сократительные вакуоли и реагировать на раздражения.

Но наряду с такими одноклеточными, как амеба, есть мно-

Одноклеточные
с дифференцированной
плазмой. Инфузории

го и таких, у которых плазма достигла высшей степени дифференцировки, например, у ресничных одноклеточных, или *инфузорий*. Инфузории — одноклеточные организмы, на поверхности тела которых имеется тонкая оболочка, или пелликула, вследствие чего все инфузории имеют определенную форму тела (рис. 29). У всех инфузорий передний конец тела ясно отличим от заднего, так же как у многих из них брюшная сторона отличима от спинной. В определенном месте тела инфузорий в плазме заметно небольшое углубление, это — ротовое отверстие, ведущее в глотку. Плазма инфузорий также разделяется на два слоя: наружный — эктоплазму и внутренний — эндоплазму. По поверхности инфузории расположены многочисленные реснички. Эти реснички, представляющие собой протоплазматические выросты, или сплошь покрывают тело животного, или только одну какую-либо часть его и могут быть все одинаковой величины или в разных частях тела различны. Реснички являются органеллами движения инфузорий. *Органеллами*, или *органоидами*, у простейших называют те или иные части клетки, выполняющие определенные функции.

В эктоплазме располагаются особые палочкообразные тельца, или *трихоцисты*, которые при раздражении выбрасывают нить,

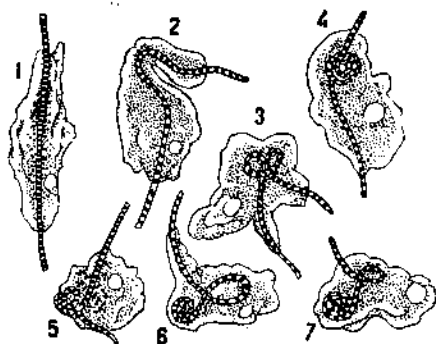


Рис. 28. Постепенное заглатывание водоросли амёбой

служащую средством защиты. Если слегка коснуться иголкой тела инфузории, то сейчас же в этом месте выбрасываются многочисленные трихописты, если же вблизи инфузории проплывает какое-либо микроскопическое животное, задевающее ее, инфузория, выбрасывая нити из трихопист, парализует его. В эктоплазме помещаются сократительные или выделительные вакуоли; их всегда две; они расположены в определенных местах — одна на переднем конце тела, другая — на заднем. В эндоплазме расположены ядра инфузорий. У многих инфузорий наблюдается несколько ядер, у некоторых — два ядра. Так, у парамеция, или туфельки (*Paramecium caudatum*), наблюдается два

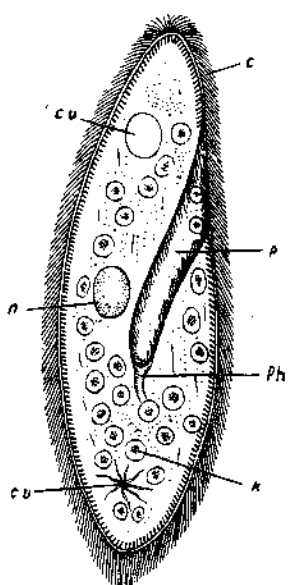


Рис. 29. Инфузория *Paramecium caudatum*:

n — ядро, *c* — реснички, *cv* — сократительная вакуоль, *k* — пищеварительная вакуоль с комочком пищи, *p* — перистом, *ph* — глотка

ядра: одно малое, или *микронуклеус*, округлой формы, играющее большую роль в половом процессе (см. гл. VIII) парамеция и поэтому называющееся *генеративным* ядром, другое же ядро большое, или *макронуклеус*, повидному, играющее роль в процессах обмена веществ инфузории. У других инфузорий при наличии нескольких ядер может быть несколько микро- и несколько макронуклеусов.

Пища у инфузорий попадает в ротовое отверстие, или *перистом*, благодаря движению околоротовых ресничек. Причем инфузория никакого активного участия в принятии пищи не принимает, и если в воду, где живут инфузории, поместить какую-либо нерастворяющуюся в воде порошкообразную краску, например кармин, то оказывается, что зерна кармина попадают через рот внутрь тела парамеция благодаря тому, что их загоняют туда реснички вместе с водой. Пища через глотку, также снабженную ресничками, попадает в эндоплазму, где вокруг пищевого комочка образуется пищевая вакуоль. Пищевая вакуоль передвигается по *определенному* пути, и когда все возможное будет извлечено из пищевого комочка, тогда непереваренные остатки выбрасываются в определенном

месте тела инфузории в окружающую среду. Это место, своего рода анальное отверстие, у некоторых инфузорий всегда заметно, у других же, как, например, у парамеция, его можно заметить только в момент выбрасывания непереваренных остатков пищи.

Наконец, в эктоплазме многих инфузорий имеются тонкие сократительные волокна, дающие возможность инфузориям изменять несколько форму тела. У некоторых инфузорий от различных частей тельца идут чувствительные волокна плазмы к центральному участку, помещающемуся в передней части тельца, который воспринимает раздражение; отсюда, в свою очередь, идут волокна плазмы ко всем частям тельца одноклеточного, передающие эти раздражения и заставляющие инфузорию реагировать на раздражение так или иначе.

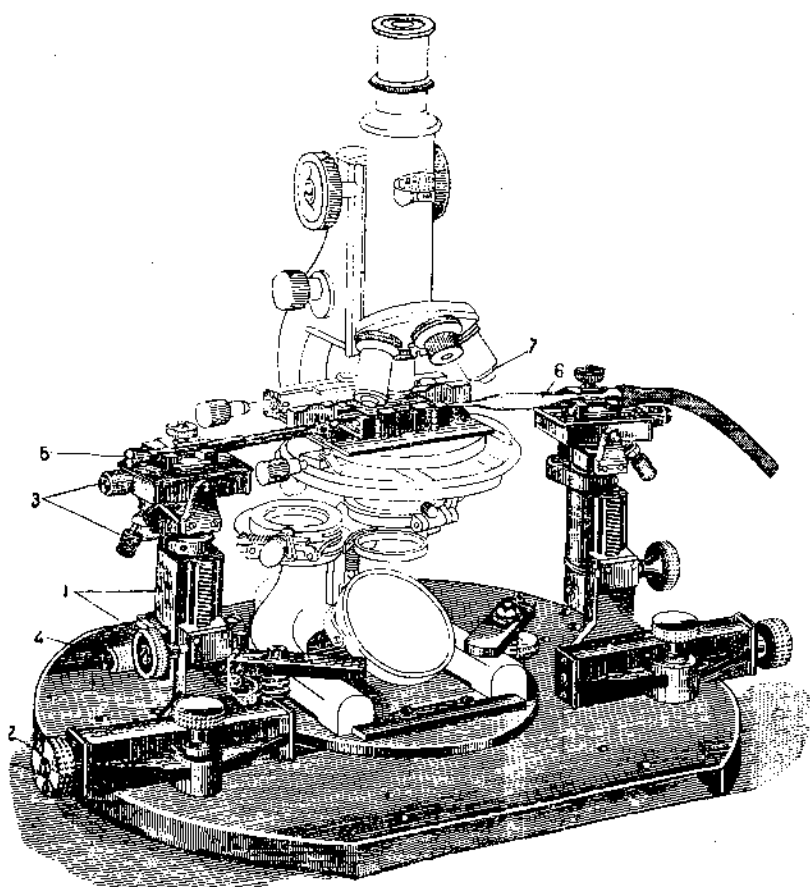


Рис. 30. Микроманипулятор Петерфи.

1 — винт и колонка для грубой вертикальной установки; 2 — винт для грубого бокового движения; 3 и 4 — кремальеры для тонких движений; 5 — подвижная рукоятка иглодержателя; 6 — микропистетка; 7 — объектив микроскопа

Если эти волокна перерезать, то определенные участки плазмы перестают реагировать на раздражение.

Эти опыты, равно как и другие операции внутри клетки и ядра, производят при помощи особого прибора — микроманипулятора (рис. 30). Этот сложный и интересный прибор состоит из столика с колонками, на которых помещаются прикрепленные к ним в особых держателях многочисленные микроинструменты — иглы, пинцеты, ланцеты, лопаточки и т. п., которые движутся с помощью передач винтов с очень тонкими парезками. Этими инструментами, поворачивая соответствующий винт, можно производить операции только под микроскопом над объектом, находящимся в висячей капле на нижней стороне покровного стекла влажной камеры. Высота столика микромани-

пулятора должна соответствовать высоте столика микроскопа и высоте колонок, и тогда, передвигая микроманипулятор к микроскопу, можно производить соответствующие микроскопические операции над объектом.

Одноклеточные, соединяющие в себе признаки животных и растений

Интересную группу одноклеточных представляют собой *жгутиковые* одноклеточные, или *биченосцы*, называемые так по присутствию одного или нескольких *жгутиков*, или *бичей*, на передней, а иногда и на задней части тела. Они интересны тем, что многие из них соединяют в себе признаки животных и растений. Так, например, эвглена (*Euglena viridis*) представляет собой одноклеточный организм овальной формы, покрытый тонкой оболочкой на поверхности (рис. 31). На переднем конце тельца находится один жгутик, при помощи которого эвглена передвигается в воде. Внутри плазмы, ближе к заднему концу тела, помещается ядро, ближе к переднему располагается сократительная вакуоль. Недалеко от основания жгута лежат маленькое красенное светочувствительное зернышко, или глазок. Далее внутри плазмы располагаются хроматофоры зеленого цвета, дающие возможность питаться эвглене, подобно зеленым растениям, усваивая углерод (см. гл. V).

Кроме того, эвглена может питаться и готовыми органическими веществами, которые она всасывает всей поверхностью тела.

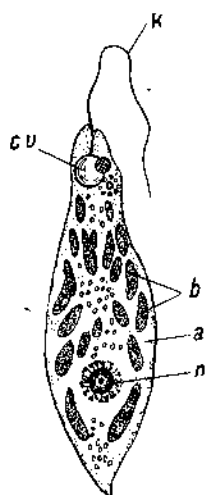


Рис. 31. Эвглена (*Euglena viridis*)

я — ядро, а — протоплазма, б — хроматофоры, п — сократительная вакуоль, к — жгутик

Особенности одноклеточных

Все одноклеточные животные составляют один тип простейших (Protozoa), называемых пре-

жжими биологами так потому, что их тельце состоит только из одной клетки. Впоследствии, когда выяснилось, что среди одноклеточных, хотя они и состоят из одной клетки, имеются чрезвычайно сложные организмы, отличающиеся высокой

степенью дифференцировки их плазмы, стало ясно, что название «простейшие» далеко не отвечает содержанию. Но оно все же сохранилось как условное, несмотря на то, что среди простейших есть формы с различной степенью сложности их организации.

Тип простейших характеризуется разделением плазмы на экто- и эндоплазму, присутствием в эндоплазме одного или нескольких ядер и присутствием целого ряда органелл, — определенных участков плазмы, выполняющих определенную функцию, причем у одних из одноклеточных эти органеллы постоянны и располагаются в определенных местах клетки, как, например, реснички, вакуоли и трихоцисты инфузорий, у других они могут возникать по мере надобности в какой угодно части тела.

Размножение одноклеточных происходит путем деления, подобно делению клетки многоклеточного организма. Наряду с таким размножением среди одноклеточных распространен и половой процесс.

Одноклеточные живут в морской и пресной воде, некоторые ведут паразитический образ жизни, живя в различных органах животных. При неблагоприятных условиях, например, при наступлении холода, высыхании водоемов и др., одноклеточные, теряя воду, принимают шарообразную форму и покрываются толстой оболочкой — цистой, или инцистируются. В инцистированном состоянии у одноклеточных жизненные процессы настолько замедлены, что их невозможно обнаружить. В таком состоянии одноклеточные могут переносить неблагоприятные условия в течение достаточно долгого периода. При наступлении вновь благоприятных условий циста вбирает в себя воду, набухает, оболочка лопается, и одноклеточный организм, освобождаясь от оболочки, начинает нормально питаться и размножаться.

МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, ИХ ТКАНИ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ

Особенности много-
клеточных организ-
мов и строение
гидры

Многоклеточные организмы, в отличие от одноклеточных, состоят из многих клеток более или менее дифференцированных в различных направлениях в связи с теми функциями, которые ими выполняются. Между клетками многоклеточного организма существует разделение функций и полная зависимость каждой группы клеток определенной функции от всех других клеток, от всего организма в целом.

Примером наиболее простого многоклеточного организма, но с ясно выраженной дифференцировкой клеток, может служить гидра (*Hydra fusca*), из кишечнополостных животных.

Тело гидры представляет собой мешочек, открытый на переднем конце (рот) и состоящий из двух слоев клеток (рис. 32). Эти слой клеток отличаются друг от друга. Внутренний слой клеток называется *энтодермой*, наружный — *эктодермой*. Между ними залегает бесструктурная перепонка, достаточно плотная, играющая роль опорной пластинки. Более крупные клетки энтодермы с большим количеством вакуолей снабжены жгутиками. Жгутики эти могут втягиваться внутрь клетки; наряду с этим клетки энтодермы могут образовывать псевдоподии, которыми захватывают пищу, *переваривающуюся внутри клеток*. Таким образом, клетки энтодермы являются пищеварительными клетками. Каждая клетка энтодермы у основания образует отросток, идущий поперек тела гидры, который снабжен мускульными волокнами, способными к сокращению. Передний конец тела гидры образует бугорок — *гипостом*, на котором помещается ротовое отверстие, ведущее в пищеварительную полость гидры. Так как анального отверстия у гидры нет, то непереваренные остатки пищи выбрасываются через это же ротовое отверстие. Вокруг гипостома располагаются длинные щупальцы, причем полость гидры продолжается в эти последние, так же как и слой энтодермы и эктодермы. Что касается эктодермы, то ее более мелкие клетки имеют призматическую форму и плотно прилегают друг к другу. На внешней поверхности эти клетки образуют плотную оболочку, или *хитинулу*, а у основания — мускульные отростки, которые вместе образуют продольно идущий мышечный слой гидры, в то время как мускульные отростки энтодермы обра-

зуют кольцевые слои мышц. Благодаря наличию мышечных отростков тело гидры способно сжиматься и вытягиваться. Но клетки эктодермы не все одинаковы: в то время как одни из них играют роль защитного покровного слоя (кожно-мышечные клетки), другие выполняют иные функции. Таковы, например, *стрекательные* клетки. Каждая такая клетка представляет собой пузырек, в основании которого расположена плазма с ядром, а всю остальную часть клетки занимает капсуль со спирально закрученной нитью. Каждая клетка снабжена шпиком, прикосновение к которому вызывает выбрасывание нити. Последняя представляет собою тонкую трубочку, которая вывертывается при выбрасывании. А так как стенки ее смочены ядовитой жидкостью, то проплывающие мимо мелкие животные при прикосновении к этой нити могут быть парализованы. Особенно много стрекательных клеток в эктодерме щупалец.

В эктодерме же можно обнаружить особые чувствительные, воспринимающие раздражения внешней среды клетки, которые на поверхности снабжены шпиками, а у основания — тонкими разветвляющимися отростками. Наконец, под слоем эктодермы залегают нервные клетки, так же как и чувствительные, развившиеся из эктодермы и образующие протоплазматические нервные отростки. Эти клетки воспри-

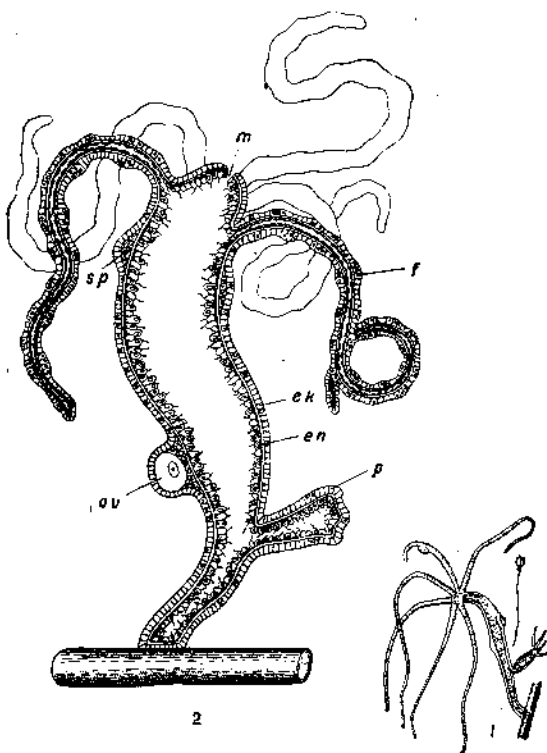


Рис. 32. Гидра (*Hydra fusca*)

1 — общий вид гидры; 2 — схематический разрез тела гидры: *m* — рот, *f* — щупальце, *ek* — эктодерма, *ep* — энтодерма, *p* — растущая почка, *ov* — яичник с яйцом, *sp* — семенник со сперматозоидами

мают раздражения, идущие от чувствительных клеток, при помощи отростков и передают эти раздражения по другим отросткам в мышечные части гидры, которые реагируют на это раздражение сокращением. Нервные клетки гидры рассеяны среди клеток эктодермы, не образуя особой нервной ткани.

Ткани много-
клеточных

Тканью многоклеточных организмов называется комплекс клеток и их производных, имеющих определенное строение, выполняющих одну и ту же функцию и возникающих из определенных частей зародыша.

При определении той или иной ткани необходимо учитывать и морфологические особенности ткани, ее функцию и происхождение, но в основу определения кладется функция ткани.

Ткани животных разделяются на 4 группы: эпителиальная, соединительная, мускульная и нервная.

*Эпителиальная
ткань*

Эпителиальная, или покровная, ткань представляет собой комплекс клеток, плотно прилегающих друг к другу, и потому функционирующая как сплошной пласт, который располагается на границе между внутренней средой организма и внешней средой, играя роль покровной, защитной ткани.

Эпителий относится к группе камбиальных¹ тканей, т. е. тканей, сохраняющих способность к размножению в течение всей жизни организма. Правда, как мы увидим это ниже, не все клетки какого-либо эпителия сохраняют эту способность к размножению.

Ввиду камбиального характера эпителиальной ткани способность к регенерации у нее чрезвычайно велика.

Эпителий всегда располагается на соединительной ткани, и тогда на границе этих двух тканей лежит так называемая «базальная мембрана», в образовании которой принимают участие и эпителий и соединительная ткань, но в различной степени, в зависимости от типа эпителиальной ткани.

Почти все виды эпителия развиваются из паружного (эктодермального) или внутреннего (энтодермального) зародышевого листка, и только некоторые, как эпителий полости тела и выделительных органов, — из среднего (мезодермального).

Эпителий по количеству слоев клеток, образующих его, разделяется на однослойный и многослойный и по форме клеток — на плоский, цилиндрический и кубический, причем клетки всех видов эпителия способны размножаться.

Однослойный плоский эпителий состоит из одного слоя клеток, очень плоских и прилегающих плотно друг к другу так, что межклеточные пространства совершенно незаметны. Но при особой обработке удается обнаружить, что здесь, как и во всяком эпителии, имеются межклеточные пространства, и клетки часто соединяются друг с другом при помощи протоплазматических мостиков. Однослойный плоский эпителий покрывает полость тела млекопитающих и других животных и хорошо заметен на брыжейке их (рис. 33).

Этот вид эпителия развивается из мезодермального слоя клеток зародыша.

Однослойный цилиндрический эпителий, клетки которого имеют цилиндрическую форму, может быть *каемчатым*, когда на наружной поверхности своей клетки образуют толстую оболочку — кутикулу, или *ресничным*, когда на свободной поверхности клетки образуются маленькие выросты — реснички. Каемчатый цилиндрический эпителий образует наружные покровы беспозвоночных, где кутикула, разрастаясь, достигает большой величины и в некоторых случаях образует хитиновые покровы. Каемчатый эпителий выстилает кишечную полость

¹ Камбием у растений называются слои недифференцированных клеток, лежащие между древесиной и дубом и сохраняющие способность к делению в течение всей жизни растения.

высших животных, причем каемка клеток здесь пронизана тонкими канальцами для прохождения жидких веществ (рис. 33).

Цилиндрический мерцательный эпителий отличается тем, что его клетки на свободной поверхности покрыты ресничками, при колебательном движении которых перемещается содержимое в полости, граничащей с этим эпителием. Мерцательный эпителий покрывает дыхательные пути позвоночных животных и кишечную полость некоторых беспозвоночных животных.

Все виды однослойного цилиндрического эпителия происходят из энтодермы.

Выводные мочевые канальцы позвоночных выстланы обыкновенно кубической формы клетками, почему подобный эпителий носит название *кубического*. Этот эпителий может быть однорядным у низших

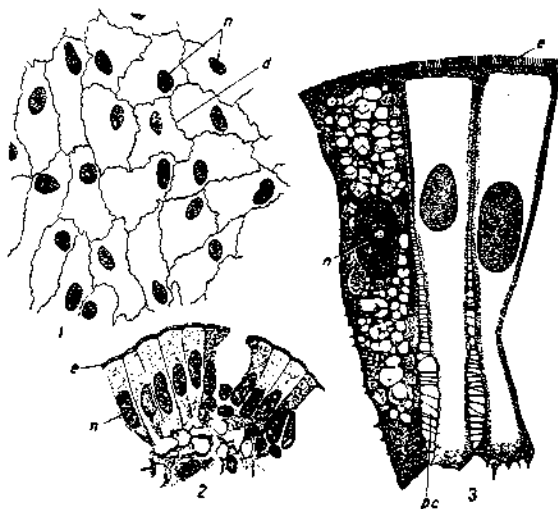


Рис. 33. Различные типы однослойного эпителия

1 — однослойный плоский эпителий брюшине лягушки; 2 — кутикулярный цилиндрический эпителий тонкой кишки человека; 3 — кутикулярный цилиндрический эпителий кишки саламандры; видны протоплазматические мостики (рс), соединяющие соседние клетки; п — ядро; д — границы клеток; е — кутикула

животных и многорядным у высших животных. На свободной поверхности клетки кубического эпителия образуют каемку, состоящую из большого количества палочек. Кубический эпителий мочевых канальцев развивается из мезодермального слоя клеток зародыша.

Многослойный эпителий чаще образуется на частях тела, которые непосредственно соприкасаются с внешней средой. Так, кожа позвоночных животных покрыта таким многослойным эпителием, называемым *плоским*, так как наружные верхние слои его состоят из уплотненных клеток (рис. 34). Число рядов клеток довольно велико, особенно у млекопитающих животных, причем клетки самых нижних слоев этого эпителия имеют цилиндрическую форму, следующие слои имеют кубическую форму и, наконец, самые наружные слои состоят из плоских клеток. Одновременно с уплотнением верхние слои клеток пропитываются кератином, ороговевают и образуют, наслаиваясь

большими толщами, рога, копыта, когти, ногти и верхние роговые слои кожи. Цилиндрические клетки нижних слоев способны к размножению (митотическому делению), в то время как все другие слои способность к размножению потеряли. По мере ороговения верхних слоев клеток последние сплываются и заменяются глубже лежащими клетками, и поставщиком новых клеток, следовательно, являются клетки цилиндрического слоя.

В многослойном эпителии, так же как и в однослойном, при известной обработке можно обнаружить часто неплотное соединение клеток и наличие связующих мостиков.

Все виды многослойного эпителия развиваются из эктодермы.

Наконец, все железы, как одноклеточные, так и многоклеточные, эпителиального происхождения. Железами называются органы животного, вырабатывающие ту или иную жидкость, называемую секретом. В одних случаях секрет, вырабатываемый железой, просачивается через стенки клеток, например в одноклеточных железах кишечника, в других случаях клетка разрушается, и, таким образом, ее содержимое превращается в секрет, а взамен ее образуются новые клетки путем деления оставшихся клеток.

Многоклеточные железы могут быть *трубчатыми* и *пузырчатыми*, или *альвеолярными*. Если трубка железы не разветвляется, то тогда железа называется простой. Подобные простые трубчатые железы наблюдаются в эпителии дна желудка.

В других случаях трубка железы разветвляется и дает сложную трубчатую железу. К последним относятся потовые железы человека и млекопитающих.

Альвеолярная железа тоже может быть простой, когда на конце трубки образуется пузырек, или альвеола, как, например, кожные железы лягушки, или может быть сложной благодаря образованию многих трубочек, оканчивающихся многочисленными пузырьками. Такими сложными альвеолярными железами являются сальные железы человека и млекопитающих.

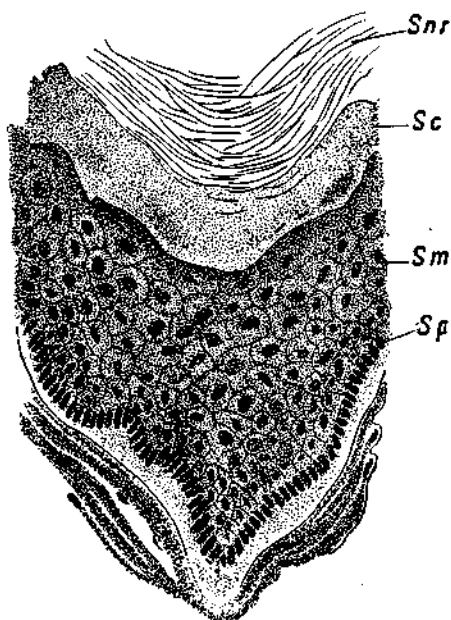


Рис 34. Многослойный эпителий кожи подошвы человека

Sp и *Sc* — роговой слой; *Sm* — кубические клетки; *Sp* — цилиндрический слой клеток, способных к размножению

Соединительная
ткань

Соединительная ткань заполняет промежутки между всеми органами тела и состоит из комплекса клеток и большого количества межклеточного основного вещества. Соединительная ткань чрезвычайно разнообразна

по своему строению и включает, кроме крови, лимфы и типичной соединительной ткани, еще хрящ и кость.

Наиболее примитивной соединительной тканью является соединительная ткань низших беспозвоночных животных: кишечнополостных, иглокожих, круглых и плоских червей и др. Здесь эта соединительная ткань представляет собою типичную мезенхиму (рис. 36) синцитиального характера, звездообразные клетки которой связываются своими отростками друг с другом и образуют сеть. В промежутках сети находится тканевая жидкость.

У позвоночных животных подобная ткань встречается только у зародышей на ранних стадиях развития (рис. 36). Позже у них из блуждающих клеток, которые имеются здесь в большом количестве, развиваются другие виды соединительной ткани, причем первой развивается кровь, белые кровяные клетки которой сохраняют способность к движению в течение всей жизни организма позвоночных. Из блуждающих клеток мезенхимы развиваются первичные кровяные клетки, из других, окружающих первые, развиваются стенки кровеносных сосудов.

Кровь

Кровь представляет собою своеобразную соединительную ткань, состоящую из жидкой кровяной плазмы, содержащей белковое вещество, минеральные соли и различные пищевые вещества, и плавающих в ней двух типов клеток: красных кровяных клеток, или *эритроцитов*, и бесцветных кровяных клеток, или *лейкоцитов* (рис. 35).

Эритроциты человека и млекопитающих животных представляют собою специализированные безъядерные клетки округлой формы, переносящие главным образом кислород от легких к тканям, окрашенные в желтый цвет благодаря содержанию гемоглобина.

В массе гемоглобин дает красный цвет, и потому эритроциты в большом количестве дают впечатление красного цвета.

Безъядерные эритроциты крови в организме существуют только четыре недели, после чего погибают, а взамен их образуются новые, из особых, имеющих ядра, клеток костного мозга, который, следовательно, является местом возникновения эритроцитов. У других позвоночных животных, например у лягушки, эритроциты содержат ядро, но к размножению не способны. Новые эритроциты возникают только от деления клеток в костном мозгу.

В одном кубическом миллиметре крови человека содержится до 5 с лишним миллионов эритроцитов.

Лейкоциты представляют собою бесцветные клетки, содержащие ядра самой разнообразной формы.

Количество лейкоцитов значительно меньше количества эритроцитов: так, в кубическом миллиметре их содержится до 9 тысяч, т. е. на один лейкоцит приходится 500—700 эритроцитов. Лейкоциты, хотя и содержат ядро, но способность к делению потеряли, новые же лейкоциты образуются в лимфатических железах или в костном мозгу. Лейкоциты способны самостоятельно двигаться, выпуская псевдоподии, подобно амебе, выползать совсем из кровеносных сосудов и двигаться среди различных тканей. Такая способность к движению тесно связана с их функцией, так как они, с одной стороны, имеют значение в борьбе с болезнетворными бактериями, пожирая их и переваривая

внутри своей плазмы, с другой — они подбирают остатки погибших клеток, очищая таким образом организм от клеточных трупов. Выполняя различные функции, лейкоциты в связи с этим отличаются между собою целым рядом морфологических признаков.

Кроме эритроцитов и лейкоцитов, в крови животных находятся еще *тромбоциты*, или кровяные пластинки. Эти образования в свежей крови имеют вид бесцветных телец небольших размеров и самой разнообразной формы, быстро склеивающихся, вероятно, под действием воздуха. При особой обработке препаратов крови удается сохранить тромбоциты в живом виде достаточно долгое время, и тогда можно

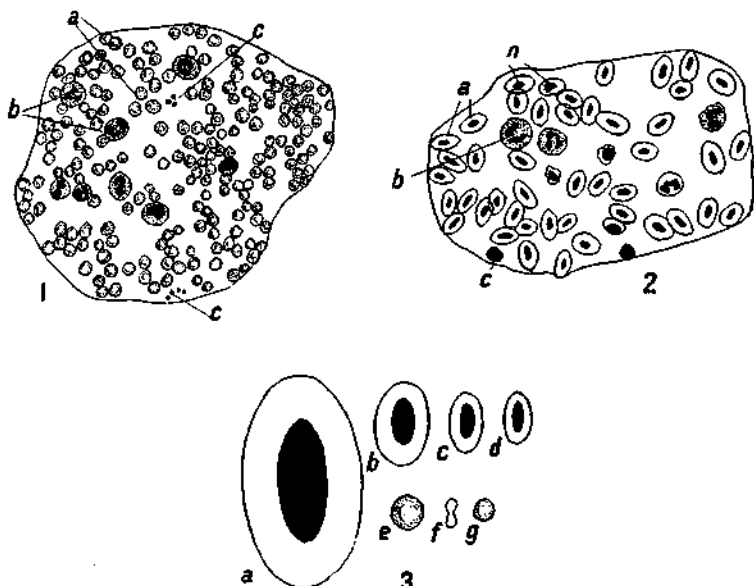


Рис. 35.

1 — Кровь человека

a — эритроциты; b — лейкоциты; c — тромбоциты

2 — Кровь лягушки

a — эритроциты; n — ядро; b — лейкоциты; c — тромбоциты

3 — Различные типы эритроцитов

a — протея; b — лягушки; c — черепахи; d — волка; e, f, g — человека

обнаружить, что они состоят из центральной, более плотной, части, в которой лежат зернышки, и светлой, прозрачной, окружающей эту центральную часть. Сначала предполагали, что тромбоциты представляют собою настоящие клетки, но в последнее время большинство гистологов считает их за обломки других клеточных элементов крови.

Кровяная плазма на воздухе и от разных условий внутри организма способна свертываться, благодаря преобразованию находящегося в ней жидкого фибриногена в телеобразный фибрин в виде волокнистых сгустков. Это свойство кровяной плазмы является очень важным, так как при ранениях и разрывах у вскрытых концов сосудов происходит образование сгустков, которые закупоривают в виде пробки сосуды

и не дают возможности крови вытекать из разрезанных сосудов. При разрывах сосудов внутри организма также происходит образование сгустков. Из кровяной плазмы можно удалить фибрин, и тогда она носит название кровяной сыворотки и остается всегда жидкой.

При наличии в крови чужеродных веществ, или токсинов, кровь образует антитела, паходящиеся в растворенном виде в кровяной плазме, которые нейтрализуют вредное действие токсинов. Полагают, что антитела образуются в плазме крови в результате взаимодействия всех элементов крови, а возможно и других тканевых элементов. На этом свойстве крови и основан способ получения различных сывороток.

Типичная соединительная ткань разделяется на две группы. Первая — *студенистая соединительная ткань*, как было уже указано,

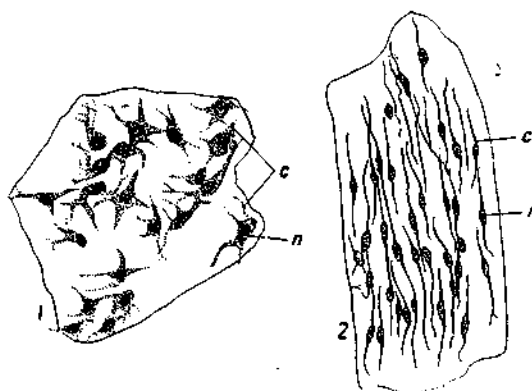


Рис. 36.

Студенистая соединительная ткань

1 — хрящевых губки; 2 — эмбриональная соединительная ткань свинного зародыша; с — клетки; я — ядро.

состоит из бесструктурного основного вещества и лежащих в нем клеток, имеющих веретеновидную или звездчатую форму (рис. 36). Такая ткань встречается у высших животных только в зародышевом состоянии, у низших — во взрослом состоянии, образуя, например, промежуточный слой гидродных полипов между энто- и эктодермой.

Вторая группа основной соединительной ткани — это *волокнистая ткань*, состоящая из основного вещества с большим количеством

волокон и разбросанных далеко друг от друга небольших клеток различной формы. Волокна сначала образуются самими клетками, но впоследствии они растут и размножаются продольным расщеплением. Среди клеток этого вида соединительной ткани сохраняются недифференцированные клетки, способные к размножению, благодаря чему эти ткани носят камбиальный характер.

Рыхлая соединительная ткань

Волокнистая ткань может быть *рыхлой, плотной и жировой*. В рыхлой соединительной ткани волокна лежат в беспорядке, перекрещиваясь во всех направлениях. Клетки здесь прилегают к волокнам в виде пластинок (рис. 37). Эта ткань имеет широкое распространение, и ее можно найти всюду в организме, так как именно она заполняет все промежутки между тканями и органами. За счет этой же ткани образуются все соединительные оболочки.

Волокна рыхлой соединительной ткани бывают двух родов: одни — утолщенные, извивающиеся, называются *коллагеновыми*, или *клеящими*, так как при выварке дают клей, другие — тонкие, блестящие,

более прямые, называются *эластическими*. Камбальный характер этой ткани объясняется наличием блуждающих недифференцированных клеток.

Особой разновидностью рыхлой соединительной ткани является *сетчатая*, или *ретикулярная, соединительная ткань*.

Эта ткань состоит из переплетающихся волокон в виде сети и прилегающих к этим волокнам звездчатых клеток. В петлях сети располагаются многочисленные лейкоциты (рис. 37). Такая ткань встречается в лимфатических узлах.

Часто среди клеток соединительной ткани располагаются жировые клетки, которые включают в себя капельки жира. Иногда таких

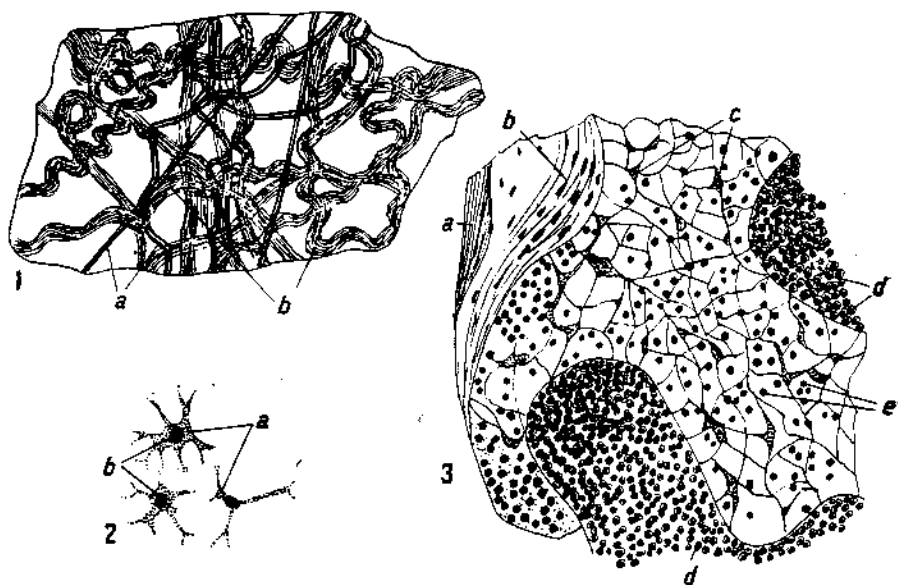


Рис. 37. Рыхлая соединительная ткань

1 — подкожная клетчатка: а — эластические волокна; б — клейдающие волокна. 2 — клетки подкожной клетчатки: а — протоплазма; б — ядро. 3 — ретикулярная ткань лимфатического узла кошки: а — кровеносный сосуд; б — клетки соединительной ткани; в — лейкоциты; д — лимфатические шнуры

клеток немного, но в других случаях соединительная ткань состоит из большого количества жировых клеток, и тогда такая ткань называется *жировой*.

Плотная соединительная ткань.
Хрящ и кость

Если волокна соединительной ткани располагаются рядами, то образуется плотная соединительная ткань, которая дает сухожилия и связки. В одних случаях это — клейдающие волокна, в других случаях — эластические волокна. В плотных волокнистых тканях клетки располагаются рядами в виде пластинок (рис. 38). Клетки сухожилий и связок способны к размножению потеряти.

Хрящ также состоит из волокон соединительной ткани, образующих основное вещество хряща, которое пропитано к тому же хондрином, благодаря чему хрящ является таким плотным. Хрящ может быть трех родов: *гиалиновый* хрящ, в котором основное вещество бес-

структурно и состоит из клейдающих волокон; *волокнистый*, когда клейдающие волокна переплетаются в основном веществе, и *эластический*, где, кроме клейдающих волокон, образующих основное вещество хряща, в массе проходят эластические волокна (рис. 39).

Гиалиновый, или стекловидный, хрящ, молочнобелого цвета, покрывает суставные поверхности костей. Волокна в нем неразличимы, так как склеены веществом такого же показателя преломления, что и сами волокна. Эластический хрящ образует ушную раковину, хрящ носа человека и млекопитающих.

Хрящевые клетки, располагаясь в плотном основании вещества хряща, не теряют способности к размножению, но разойтись не мо-

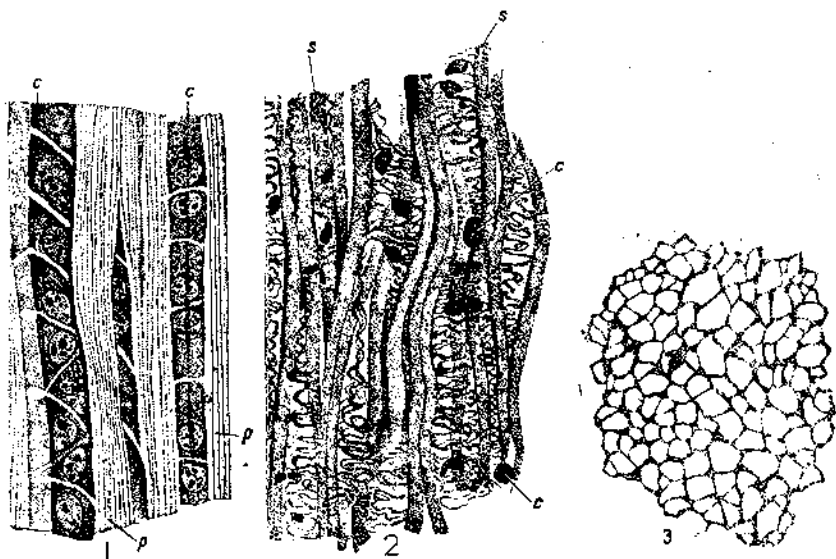


Рис. 38. Плотная соединительная ткань

1 — сухожилие хвоста крысы: с — клетки; р — волокна. 2 — выйная связка быка (продольный разрез); с — клетки; s — волокна. 3 — выйная связка в поперечном разрезе

гут, так как этому мешает плотное вещество, и потому в одной ячейке основного вещества, или капсуле хряща, можно увидеть две, три или четыре клетки, которые имеют различную форму. Хрящ обыкновенно покрыт соединительнотканной оболочкой, или надхрящницей, за счет которой образуются новые клетки хряща, отлагающие новые слои основного вещества. Точно так же питание хряща идет только через надхрящницу, так как кровеносных сосудов в хряще нет.

Костная ткань отличается от хряща тем, что в основном веществе ее, состоящем также из клейдающих волокон, отлагается большое количество минеральных солей, главным образом солей кальция. Костные клетки снабжены отростками, причем отростки так тонки, что их не всегда можно обнаружить (рис. 40). Так как основное вещество кости твердое, то в тех местах его, где лежат клетки, остаются полости, называемые *костными ячейками*, целиком отвечающие форме клеток. Отростки костных клеток соединяются друг с другом, и

вследствие этого клетки получают питание друг от друга. Питание всей кости возможно благодаря кровеносным сосудам, проходящим в кости; полости, в которых помещаются сосуды, называются *гаверсовыми каналами*. Вокруг кровеносного сосуда concentрически располагаются клетки кости.

Основное вещество кости состоит из отдельных пластинок, располагающихся тоже concentрическими кругами, образуя систему гаверсовых пластинок. Кроме этих гаверсовых пластинок, в кости имеются еще системы вставочных пластинок, располагающихся между системами гаверсовых. Клетки кости не способны к делению, поэтому новые слои образуются надкостницей — особой соединительнотканной оболочкой, где клетки размножаются и преобразуются в костеобразователей, отлагающих основное вещество кости, которое пропитывается солями извести, приносимыми кровью.

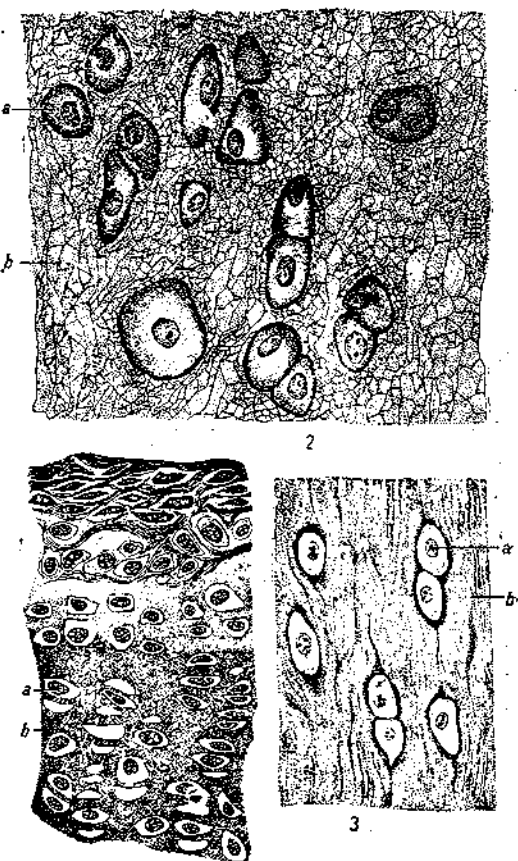


Рис. 39. Различные виды хрящей

1 — гиалиновый хрящ; 2 — эластический хрящ; 3 — волокнистый хрящ. а — клетки; б — межклеточное вещество

Кости образуются в организме в процессе развития его или на месте хряща, причем хрящ разрушается, и взамен его образуется кость, или за счет первичной зародышевой соединительной ткани. Так, кости черепа млекопитающих и человека частично образованы из соединительной ткани, кости же туловища и конечностей — из хряща.

Мышечная ткань Мышечная ткань состоит из клеток в виде волокон, способных к сокращению, и тем самым является двигательной тканью. В мышечных клетках около ядра располагается небольшой участок зернистой плазмы, остальная же часть клетки заполнена тонкими фибриллами (волоконцами), от сокращения которых зависит сокращение всей клетки, становящейся при этом короче и толще. При выпрямлении же фибрилл клетки удлиняются и делаются тоньше.

Мышечная ткань бывает двух родов. В одних случаях ее удлиненные клетки, величиною от 60 μ до 100 μ в среднем, являются за-

остренными на концах и расширенными посередине, так что имеют форму веретена. В средней, расширенной части помещается одно ядро. Такие клетки называются *гладкими* мускульными клетками. Гладкие мускульные волокна встречаются у многих беспозвоночных животных, у позвоночных животных они располагаются только во внутренних органах (рис. 41).

В других случаях мускульная ткань состоит из волокон чрезвычайно длинных (у человека до 12,5 см), цилиндрической формы. Каждое волокно содержит очень много ядер и потому представляет собою

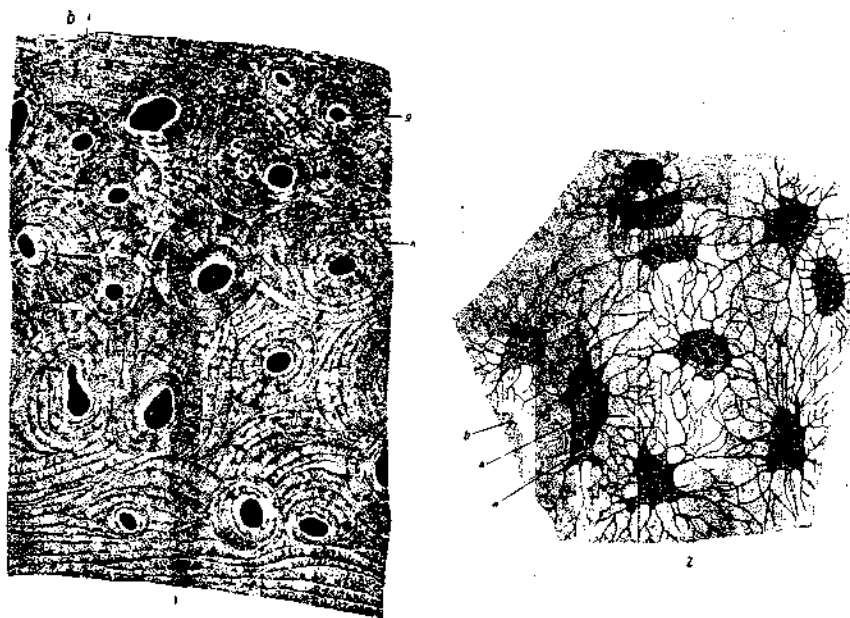


Рис. 40. 1 — поперечный шлиф кости

к — костные тельца; *б* — межклеточное вещество; *г* — гаверсов канал

2 — часть косточки из решетчатой кости белой мыши

а — клетка; *п* — ядро; *б* — межклеточное вещество

синцитий. Плазма такого волокна состоит из гомогенной жидкой массы, или саркоплазмы, и фибрилл, которые, располагаясь параллельными рядами, заполняют всю клетку. С поверхности мышечное волокно одето бесструктурной прозрачной оболочкой — *сарколеммой* (рис. 41).

Ввиду того что каждая фибрилла не однородна, а состоит из участков различной преломляемости, светлых и темных, а в каждом темном имеется посередине еще светлый небольшой диск, а в каждом светлом — темный диск, и так как эти участки всех фибрилл волокон совпадают, то и все мышечное волокно состоит из поперечных полосок, светлых и темных, отчего и эти волокна названы поперечнополосатыми. *Поперечнополосатые волокна* встречаются у некоторых беспоз-

авоночных, например у членистоногих, и у всех позвоночных животных, образуя скелетные мышцы.

Необходимо отметить особенность строения сердечной мышцы позвоночных. Мышечные волокна этой мышцы анастомозируют между собой, образуя синцитий волокон, не покрытых сарколеммой, причем многочисленные ядра расположены в центральной части волокон.

Мускульная ткань, кроме мышечных волокон, включает в себя и соединительную ткань, так как отдельные пучки этих волокон покрываются общей оболочкой и дают мелкие пучки, которые по группам, покрытые соединительнотканной оболочкой, образуют пучки второго порядка и более высших порядков. Оба вида мускульной ткани развиваются из мезенхимы и мезодермы. У позвоночных животных как гладкие мускульные клетки, так и поперечнополосатые мускульные волокна потеряли способность к размножению, и потому мышечная ткань у них, как правило, не регенерирует. У беспозвоночных мускульная ткань частично сохранила способность к регенерации.

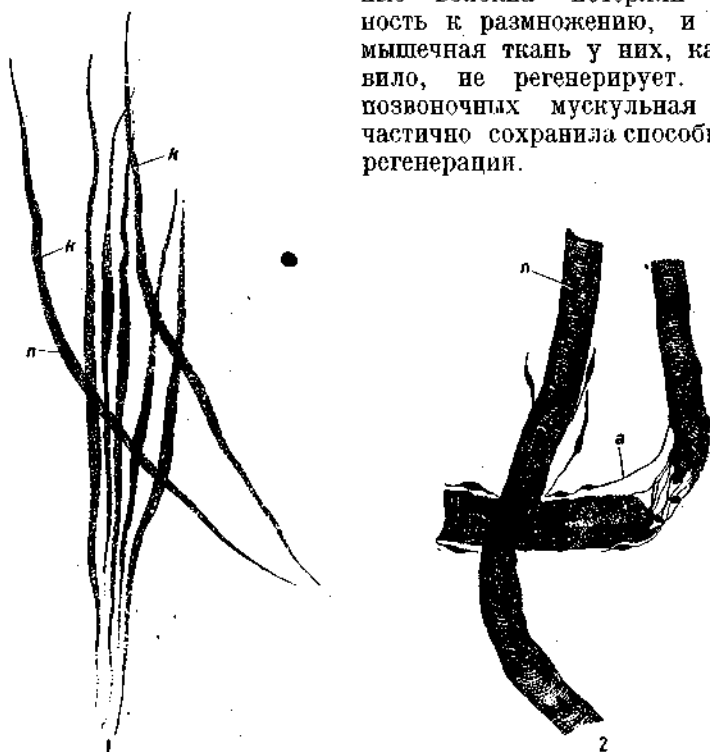


Рис. 41. Мускульная ткань

1 — изохроанные гладкие мышечные клетки желудка курицы: к — плазма; я — ядро. 2 — поперечнополосатые мышечные волокна человека: а — сарколемма; я — ядро

Нервная ткань

Нервная ткань состоит из клеток и нервных волокон и служит для проведения различных раздражений и передачи их в определенные органы.

Нервные клетки образуют различное число отростков, причем один из этих отростков, называемый *нейритом*, достигает часто боль-

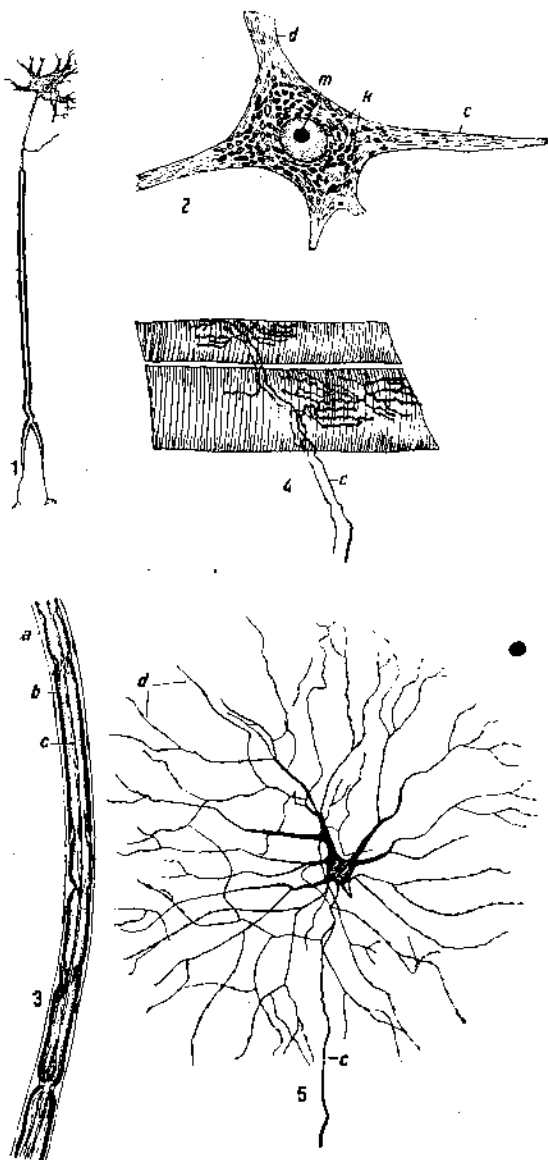


Рис. 42. Нервная ткань

1 — нейрон. 2 — нервная клетка: *m* — ядро; *k* — глибки (запасы пищи); *c* — нейрит; *d* — дендриты. 3 — нейрит по выходе из клетки: *c* — осевой цилиндр; *b* — миелиновая оболочка; *a* — шванновская оболочка. 4 — нервные окончания в поперечнополосатых мышцах лягушки: *c* — нейрит. 5 — нервная клетка с отростками из сетчатки глаза лошади: *c* — нейрит; *d* — дендриты

белкового характера. Нервная клетка со всеми своими отростками называется *нейроном*.

Нейриты по выходе из клетки покрыты оболочками (нейрократиновой, сетчатой, жировой миелиновой и тонкой шванновской)

шой длины, участвует в образовании нерва и служит для связи определенного органа с нервной клеткой; другие же, короткие отростки, называются *дендритами*, и при их помощи осуществляется контакт нервных клеток друг с другом (рис. 42).

Нервная клетка образует обыкновенно много дендритов, которые не покрываются оболочками. Дендриты одной клетки обычно не образуют постоянной синцитиальной связи с дендритами других нервных клеток, и только при передаче раздражения от клетки к клетке временный контакт между последними осуществляется при помощи дендритов, которые являются сократимыми.

Однако имеются данные, что в некоторых случаях нервные клетки могут быть в синцитиальной связи между собою, когда дендрит одной клетки непрерывно связан с дендритом другой. Такие картины наблюдаются, например, у ганглиозных клеток сетчатки.

Нервные клетки имеют одно достаточно крупное ядро, в котором очень хорошо видно ядрышко, в плазме же можно встретить особые глибки — запасы пищи

и, группируясь по несколько вместе, образуют нерв, причем в образовании нерва и здесь принимает участие соединительнотканная оболочка, образуя нервные пучки первого, второго и других порядков. Когда нерв подходит к органу, он терлет оболочки, разветвляется и образует целую сеть (рис. 42).

Нервы разделяются на *чувствительные*, которые проводят раздражение от органов чувств и передают его нервной клетке, и на *двигательные*, по которым передается раздражение от нервной клетки в соответствующие органы.

У всех животных организмов нервные клетки собраны в органы нервной системы: нервные узлы у беспозвоночных животных и нервную трубку с соответствующим разделением на головной и спинной мозг у позвоночных животных.

Нервные клетки, так же как и мускульные, в связи с большой дифференцировкой их, потеряли способность к размножению. При росте организмов увеличение объема нервной ткани происходит за счет

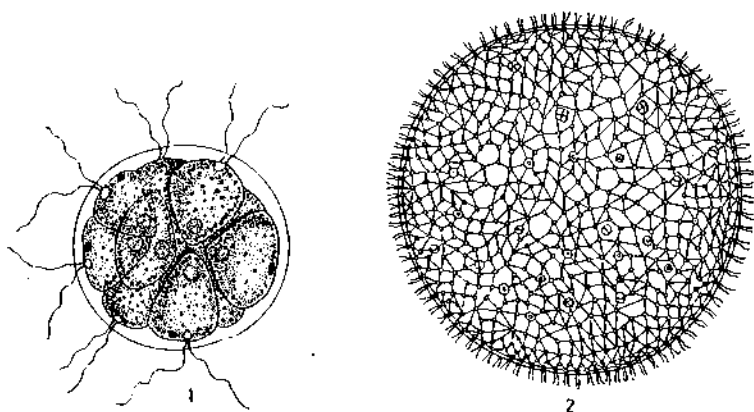


Рис. 43. Колониальные организмы
1 — *Pandorina morum*; 2 — *Volvox globator*

роста самих клеток, но не увеличения их количества. Нервная система, а именно — спинной и головной мозг позвоночных и нервные узлы позвоночника, образуется при развитии зародыша из клеток наружного слоя — эктодермы.

Происхождение
многоклеточных

Вопрос о происхождении многоклеточных далеко еще не разрешен, и по этому поводу существуют среди биологов различные точки зрения.

Из различных теорий заслуживают внимания две, наиболее интересные. Согласно одной многоклеточные организмы возникли от одноклеточных путем образования колониальных форм. В качестве доказательства этой теории приводятся различные колониальные формы, ныне существующие.

К наиболее примитивным колониальным формам относится пандорина (*Pandorina*). Эта последняя состоит из шестнадцати клеток, сходных с одноклеточными жгутиковыми и имеющих каждая по два жгута на переднем конце тела. Все эти клетки при образовании коло-

нии одеты общей слизистой оболочкой (рис. 43). Все клетки колонии равноценны и каждая из них выполняет все жизненные функции, следовательно, никакого разделения функций между клетками здесь нет. Возможно, — говорят сторонники этой теории, — что развитие от одноклеточных к многоклеточным происходило через подобные колониальные формы, у которых не было разделения функций между клетками.

Но среди колониальных форм есть и такие, у которых наблюдается некоторое разделение функций между клетками, некоторая дифференцировка их. Таким колониальным организмом является вольвокс (*Volvox globator*) (рис. 43). Вольвокс представляет собою колонию, состоящую из десятков тысяч отдельных клеток, снабженных жгутиками. Отдельные клетки соединяются между собою протоплазматическими отростками, образуя сетчатую оболочку колонии, так что вся колония имеет форму шара, причем внутри полости и на поверхности шара располагается слизистая масса (рис. 43). Благодаря палинию протоплазматических отростков пища из одной клетки распределяется и между ближайшими соседними. Дифференци-

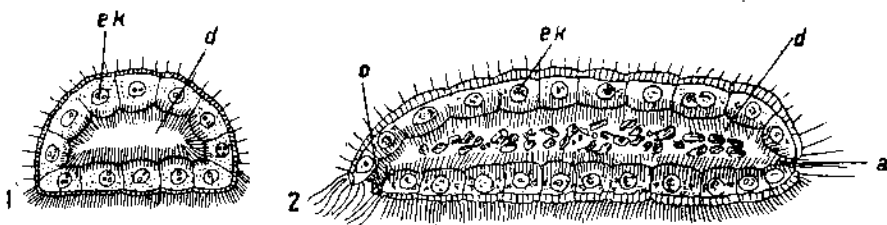


Рис. 44. *Salinella*

1 — в поперечном разрезе; 2 — в продольном разрезе; ек — слой клеток, d — внутренняя полость, о — ротовое отверстие, а — анальное отверстие

ровка клеток слабая и выражена только в одном направлении. В то время как одни клетки, дифференцируясь, потеряли способность к воспроизведению нового организма и составляют сому¹ самого вольвокса, другие эту способность сохранили и способны путем деления давать новые организмы.

При дальнейшей дифференцировке подобных форм, которые, конечно, не сохранились, могли возникнуть и многоклеточные организмы, у которых уже было налицо разделение функций и более глубокая дифференцировка клеток.

Согласно другой теории, многоклеточные формы могли возникнуть от одноклеточных организмов путем многократного деления и образования многоклеточной формы, у которой сразу же имело место разделение функций между клетками.

В качестве доказательства правильности этой теории приводят пример развития салинеллы (*Salinella*). Последняя представляет собою мешок, состоящий из одного слоя клеток, и полости, открывающейся ротовым и анальным отверстиями на переднем и заднем концах тела (рис. 44). Все тело ее покрыто ресничками, как снаружи,

¹ Сомы — телесные клетки организма.

так и внутри. Каждая клетка разделяется на два слоя — наружный прозрачный слой — эктоплазму и внутренний зернистый слой — эндоплазму. Удалось проследить развитие этой особи от одной клетки. Оказывается, что в определенный период жизни, после копуляции¹ двух салинелл, тело такой особи распадается на отдельные клетки, которые по форме очень похожи на взрослую салинеллу и отличаются от нее лишь тем, что каждая состоит из одной только клетки. Хотя дальнейшее развитие не прослежено, но предполагают, что ряд последовательных делений этой одноклеточной формы привел ее к многоклеточной взрослой форме.

Многие инфузории, размножаясь путем деления и не отделяясь одна от другой, образуют цепочки, что тоже как будто указывает на возможность образования многоклеточного путем деления одноклеточного, тем более что среди известных нам организмов имеются чрезвычайно примитивные формы, представляющие собою многоклеточную пластинку, в которой или совсем отсутствует дифференцировка, или, если и есть, то очень слабая.

Так, например, у самок ропалюры (*Rhopalura*) все тело состоит лишь из одного слоя клеток снаружи и большой массы яичевых клеток внутри.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шимкевич, В. М. Биологические основы зоологии, ч. I, изд. 1925 г.
2. Холодовский, Н. А. Зоология, изд. 1933 г.
3. Заварзин, А. А. Гистология, ч. I, 1933 г.
4. Максимов, Основы гистологии, ч. I и II, изд. 1925 г.

¹ Копуляция — слияние клеток (см. гл. VII).

ГЛАВА V

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ У РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ. РАЗДРАЖИМОСТЬ

СОДЕРЖАНИЕ. Обмен веществ. Аутотрофные и гетеротрофные организмы. Фотосинтез у зеленых растений. Методы обнаружения фотосинтеза. Накопление растением солнечной энергии. Хлорофилл и продукты фотосинтеза. Условия, влияющие на фотосинтез. Строение листа зеленого растения. Поглощение растением воды и минеральных солей. Усвоение азота и роль бобовых растений. Метод водных культур. Строение корня и стебля. Превращения веществ в растении. Роль ферментов. Хемосинтез у бактерий. Гетеротрофные растения. Процессы диссимилиации. Дыхание. Анаэробное дыхание и брожение. Обмен веществ у животных. Круговорот веществ и энергии в природе. Раздражимость организмов. Особенности явления раздражения. Тропизмы у растений. Таксисы у простейших и многоклеточных. Раздражимость у многоклеточных. Безусловные рефлексы. Условные рефлексы. Неполная теория возбуждения.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

В предыдущих главах в связи с изучением клетки рассматривались основные особенности живых организмов, отличающие их от неживых тел природы. Основу жизненных процессов составляет, как нам известно, процесс обмена веществ и энергии в организме.

Без процесса обмена веществ не может быть жизни, и все другие явления жизни — раздражимость, рост, размножение, развитие — основаны на происходящем в организме процессе обмена веществ и энергии.

Обмен веществ складывается из двух процессов, противоположных друг другу, — ассимиляции и диссимилиации. Процесс ассимиляции заключается в усвоении различных веществ и построении из них сложных органических соединений: белков, жиров, углеводов, из которых строится самое тело организма, частью же эти вещества откладываются в виде запасных веществ и используются в процессе окисления. Но для синтеза этих сложных соединений, обладающих большим запасом потенциальной энергии, нужен не только материал в виде тех или иных веществ, получаемых извне, но еще необходима энергия. Откуда же организм получает эту энергию? Главным образом — благодаря процессу диссимилиации. Диссимилиация представляет собою процесс распада, или окисления, сложных органических соединений, сопровождающийся освобождением энергии. Образующиеся при этом вещества — продукты распада — выделяются из орга-

низма. Таким образом, ассимиляция немислима без диссимиляции, а диссимиляция — без ассимиляции. Эти два противоположных процесса связаны неразрывно в одно целое, и, таким образом, обмен веществ, лежащий в основе жизни, представляет собою диалектическое единство противоположностей.

*Автотрофные
и гетеротрофные
организмы*

Процесс обмена веществ, представляющий значительное единство в органическом мире, происходит, однако, несколько различно у различных групп организмов. Так, процесс ассимиляции у зеленых растений протекает иначе, чем у растений, лишенных хлорофила, и у всех животных. Зеленые растения питаются неорганическими веществами, получая из воздуха углерод, а из почвы — воду и минеральные соли. Из этих неорганических веществ они синтезируют сложные органические соединения: сначала углеводы, а затем жиры и белки. Большая же часть незеленых, бесхлорофильных растений и все животные должны питаться органическими веществами. Почему же зеленое растение может синтезировать органические вещества из неорганических? Зеленые растения благодаря присутствию хлорофила могут использовать солнечную энергию для построения органических веществ, а именно: углеводов из воды и углерода. Животные углеводов из минеральных веществ строить не могут, так как не в состоянии использовать энергию солнечных лучей, и поэтому должны питаться сложными органическими веществами. Таким образом, источником органических веществ для питания всех животных организмов и большей части бесхлорофильных растений (бактерий, грибов) являются зеленые растения.

Без зеленых растений не могла бы существовать жизнь на земле в современных формах.

Итак, все организмы можно разделить на две группы по способу питания:

1) организмы, способные синтезировать органические вещества из неорганических; к этой группе относятся все зеленые растения и некоторые бактерии, о которых будет подробно сказано ниже; это так называемые *автотрофные* организмы;

2) организмы, использующие готовые, более или менее сложные органические вещества. К этой группе относятся все животные и большая часть незеленых растений — это *гетеротрофные* организмы.

Основным процессом, отличающим обмен веществ у зеленых растений, как уже было указано, является их способность синтезировать углеводы из неорганических соединений при помощи солнечного света и хлорофила. Этот процесс получил название *фотосинтеза*.

Знаменитый английский химик Джозеф Пристлей (в XVIII в.) обратил внимание на то, что животные своим дыханием «портят» воздух, и сделал вывод, что в природе должны происходить обратные процессы, «исправляющие» его. Сначала он думал, что воздух исправляется над поверхностью воды, но наблюдения не подтвердили этого мнения. Тогда он произвел опыты с растениями. Один из этих опытов состоял в следующем: под стеклянный колокол помещалась мышь, которая испортила там воздух настолько, что не могла в нем дышать. Свеча, введенная под колокол, гасла. Тогда он ввел под колокол пучок мяты,

и через несколько дней воздух очистился так, что им можно было дышать, и он мог поддерживать горение. Но Пристлей не уяснил причины этого явления и не мог привести возражений против выводов другого химика Шееле, который доказал, что растения так же «портят» воздух, как и животные.

Решили этот спор исследования голландского ученого Яна Ингенгауза (1730—1799). Он доказал в ряде работ, что только зеленые части растений и только на свету очищают воздух, а в темноте они портят его так же, как животные. Он дал также объяснение этому факту, установив, что растения на свету берут из воздуха питательное вещество, связанное с кислородом, а именно углерод из углекислого газа, а кислород возвращается в атмосферу.

В дальнейшем более точные представления о питании растений дали работы ученых Соссюра и Буссенго.

В настоящее время окончательно доказано, что зеленое растение на свету берет из воздуха углекислый газ CO_2 , расщепляет его на C и O_2 . Углерод C усваивается растением, а кислород O_2 выделяется в атмосферу.

Методы обнаружения фотосинтеза

Выделение кислорода растением можно наблюдать на следующем простом опыте: в сосуд, наполненный водой,

помещают несколько веточек водных растений, лучше всего элодеи. Элодею накрывают стеклянной воронкой, на трубочку которой надевается пробирка, также наполненная водой (рис. 45). Для того чтобы получился большой эффект, лучше воду предварительно насытить углекислым газом. Если весь прибор выставить на свет, то сейчас же замечается выделение пузырьков газа, который скопится в пробирке. Внеся в этот газ тлеющую спичку или лучинку, можно обнаружить, что это — кислород, хотя, конечно, не чистый,

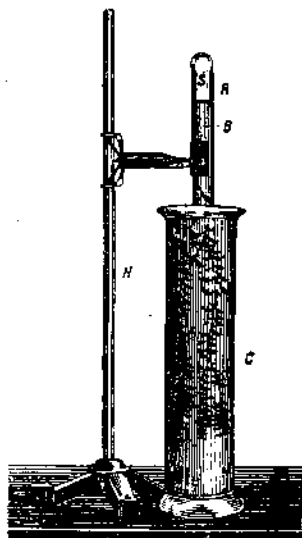


Рис. 45. Выделение кислорода элодеи на свету

C — наполненный водой стеклянный цилиндр с веточкой элодеи, *B* — пузырьки выделяющегося газа, *R* — пробирка, *S* — собранный газ, *H* — штатив

так как к нему примешивается воздух, выходящий из межклеточных пространств.

Достаточно точными опытами было обнаружено, что объем выделяющегося кислорода равен объему поглощенного углекислого газа.

Другой метод, употребляющийся для обнаружения процесса фотосинтеза, — это метод бактериальный. Некоторые бактерии приобретают способность к движению только в присутствии кислорода, причем движутся они по направлению к нему (положительный хемотаксис). Если в каплю с бактериями на предметном стекле поместить питательную водоросль, например спирогиру, то бактерии собираются около нее (рис. 46).

На этом же опыте можно также выяснить, какая часть клетки спи-

рогиры выделяет кислород. Хлорофил в клетках спирогиры заключен в лентовидном хроматофоре, имеющем спиральную форму (рис. 46). Если направить два луча света так, чтобы один падал на хроматофор, а другой на бесцветную протоплазму, то бактерии собираются только к освещенному месту хроматофора. Из этого опыта ясно, что только хроматофор способен к фотосинтезу. Если хроматофор выделить из клетки, то он сохраняет эту способность на некоторое время.

Накопление растением солнечной энергии

Фотосинтез — процесс, сопровождающийся накоплением в растении солнечной энергии. Большое количество энергии в природе рассеивается, и фотосинтез является процессом, компенсирующим ее потенциал за счет энергии солнца. При фотосинтезе солнечная энергия поглощается хлорофиллом растения и при образовании сложных химических соединений переходит в потенциальную химическую энергию последних. Эта энергия может сохраняться долгое время, до

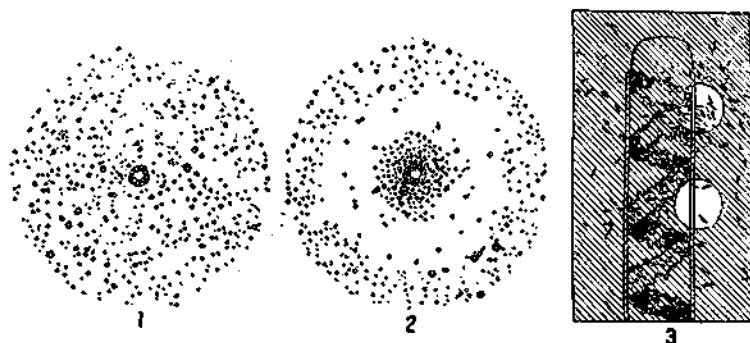


Рис. 46. Бактериальный метод обнаружения фотосинтеза

1 — круглая зеленая водоросль, окруженная равномерно расположенными бактериями, в темноте (увеличение в 150 раз); 2 — тот же препарат после кратковременного освещения — бактерии сконцентрировались вокруг водоросли; 3 — клетка спирогиры, освещенная двумя кружками света — бактерии собираются только около освещенного хлоропласта.

распада этих соединений. Энергия горящего каменного угля, представляющего собой остатки бывших растений, — это накопленная растениями миллионы лет назад энергия солнца. Та же энергия, полученная от солнца, проявляется и во всех жизненных явлениях как у растений, так у животных и человека. В работе всех органов мы пользуемся солнечной энергией, накопленной зелеными растениями, а затем превращающейся в другие виды энергии.

Хлорофилл и продукты фотосинтеза

Для процесса фотосинтеза необходим хлорофилл. Как уже известно из предыдущей главы, хлорофилл заключен в растительных клетках, в особых тельцах — хлоропластах (см. стр. 32). Каждый хлоропласт состоит из бесцветной основы и пропитывающего эту основу пигмента хлорофилла. Хлорофилл может быть выделен из хлоропластов, так как он растворим в спирту: его добывают, опуская лист в горячий спирт.

Хлорофил представляет сложное белковое соединение, причем в листьях обнаружено два, несколько отличающихся друг от друга химических соединения: хлорофил «а» — $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ и хлорофил «в» — $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$.

При исследовании 200 различных видов растений у них был обнаружен совершенно одинаковый по химическому составу хлорофил. Таким образом, это вещество не отличается видовой специфичностью.

Кроме хлорофила в хлоропластах встречается еще два желтых пигмента — ксантофил и каротин, которые, повидимому, в процессе фотосинтеза участия не принимают. Значение их окончательно не выяснено.

Неспособны к фотосинтезу также окрашенные в оранжевый цвет хромопласты и бесцветные лейкопласты.

Интересно, что для образования хлорофила необходимы свет и присутствие железа, иначе растения оказываются почти белыми.

Какие вещества образуются в растениях в процессе фотосинтеза?

Первым веществом, которое легко обнаружить, является крахмал. Образование крахмала на свету хорошо иллюстрируется опытом Сакса.

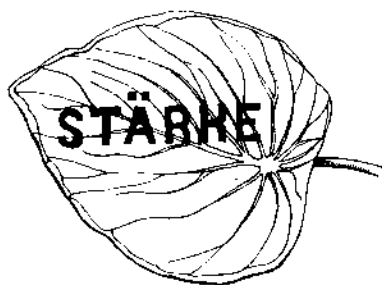


Рис. 47. Опыт Сакса

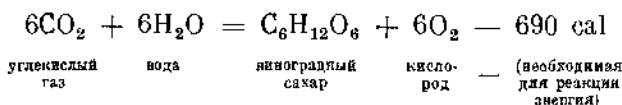
После обработки йодом на листе обнаруживаются места, не затененные станиолой. Видно слово Stärke — крахмал

Предварительно растение ставится на некоторое время в темноту, затем часть листа затеняется станиолой или темной бумагой, и растение выставляется на свет. Через несколько часов лист срывают, хлорофил вытягивается спиртом, и на обесцвеченный лист действуют раствором йода. Посинение листа на местах, которые не были затенены, указывает на образование крахмала (рис. 47).

Крахмал, однако, не является первым продуктом фотосинтеза. В виде крахмала, являющегося твердым телом, откладываются лишь избытки

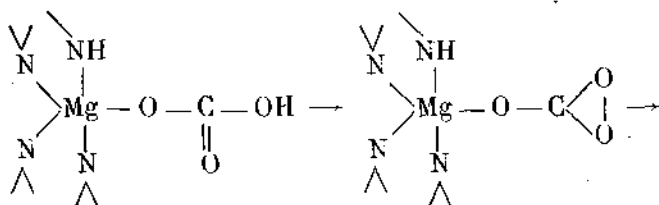
усвоенного вещества, раньше же образуется в клетках растворимый сахар.

Реакцию, происходящую при фотосинтезе, изображают обычно так:



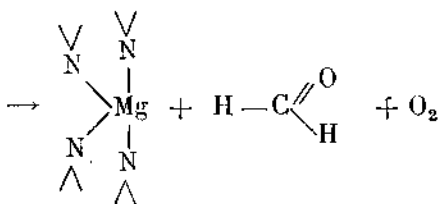
Но и виноградный сахар не является, повидимому, первоначальным продуктом фотосинтеза. Надо сказать, что химические реакции, происходящие при этом, нельзя считать окончательно выясненными. Однако, согласно некоторым исследованиям Вильштетера, процесс идет следующим образом: CO_2 образует гидрат — H_2CO_3 , который дает нестойкое соединение с хлорофиллом. Потом под влиянием солнечной энергии поглощенная углекислота перестраивается в перекись му-

равниного альдегида, а затем уже расщепляется, причем при этом выделяется кислород, а в листе остается как первый продукт фотосинтеза — муравьиный альдегид, имеющий строение H_2CO .



Соединение углекислоты с хлорофиллом

Соединение перекиси муравьиного альдегида с хлорофиллом



Хлорофен

Муравьиный Кислород
альдегид

При соединении нескольких молекул муравьиного альдегида образуется сахар: $\text{H}_2\text{CO} \times 6 = \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$. В дальнейшем несколько молекул виноградного сахара (моносахарид) соединяются, причем каждая молекула сахара отдает по молекуле воды; так образуется крахмал — полисахарид, формула которого: $n\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5$. Образование крахмала происходит обычно в лейкопластах.

Доказать присутствие муравьиного альдегида в листьях до сих пор химическим путем не удалось, может быть, потому, что он образуется в очень малых дозах и сейчас же переходит в сахар.

Условия, влияющие на фотосинтез

Условия, влияющие на фотосинтез

Кроме света, на фотосинтез оказывает также влияние температура. Повышение ее до известного предела увеличивает скорость реакции.

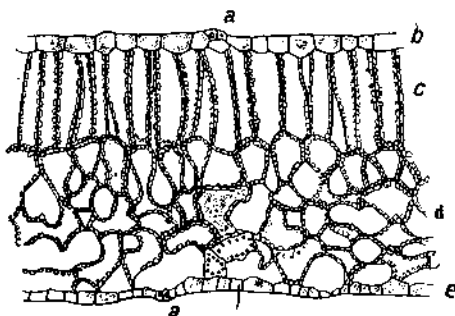


Рис. 48. Поперечный разрез листа огурца
а — устьица в разрезе, б и е — клетки кожицы,
с — клетки палисадной паренхимы, д — клетки губ-
чатой паренхимы

Фотосинтез идет в пределах от 0 до 35°, а затем скорость его резко падает и при 40—50° совершенно прекращается. Но особенно важным обстоятельством, оказывающим влияние на фотосинтез, является количество углекислоты в воздухе. Ее обычно очень мало (0,03%), и увеличение процента CO_2 в воздухе сильно повышает интенсивность фотосинтеза.

*Строение листа
зеленого растения*

Фотосинтез происходит у высших растений главным образом в листьях. По своему строению лист является достаточно приспособленным для процесса ассимиляции (рис. 48). Лист наземного растения покрыт сверху кожицей, не содержащей хлоропластов. Под кожицей на верхней

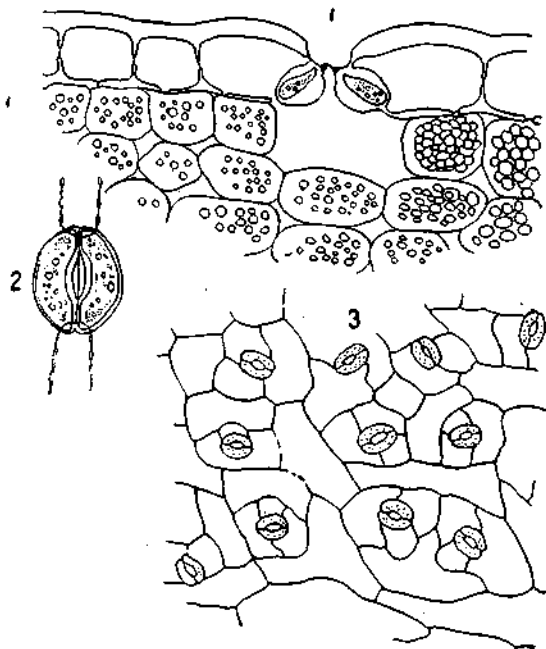


Рис. 49. Устьица

1 — устьице листа прина в разрезе; 2 — вид устьица с поверхности; 3 — общий вид кожицы листа капюшты с устьицами

поверхности листа располагается слой удлиненных в вертикальном направлении клеток с большим количеством хлорофилловых зерен — это так называемая *палисадная* ткань. Ниже лежит несколько слоев рыхло расположенных клеток с меньшим количеством хлорофилловых зерен — *губчатая* ткань. Кожица листа наземных растений покрыта плотной кутикулой, которая для газов мало проницаема. Газы проникают в лист через особые отверстия — устьица. Устьице представляет собою щель между двумя клетками особой формы, в которых также имеются хлорофилловые зерна (рис. 49). Устьица могут открываться и закрываться. Углекислый газ

проникает в лист только через устьица. Если на части листа замазать устьица вазелином и выставить такой лист на свет, то крахмал образуется только в тех участках, где устьица были открыты. Несмотря на то, что отверстия устьиц очень мелкие и поверхность всех устьиц составляет не более 1% всей площади листа, для проникновения в них углекислоты условия очень благоприятны благодаря большому количеству устьиц.

CO_2 поступает в лист в газообразном состоянии, но в листе встречается с водой, подающейся из корней, и в виде гидрата проходит в клетки палисадной ткани, где главным образом и происходит фотосинтез. Водные растения устьиц не имеют. Газы в растворенном состоянии проходят внутрь их листьев через тонкую кожицу.

Поглощение расте-
нием воды и мине-
ральных солей.
Усвоение азота
и роль бобовых
растений

Для синтеза углеводов в листе, кроме углерода, необходимы кислород и водород. Эти элементы поступают в клетки с молекулами воды. Вода же получается растением из почвы. Кроме воды, из почвы поступают в растение и другие, необходимые для его жизни, элементы, среди которых очень важное

место занимает азот. Азот необходим для построения белков. В настоящее время можно считать окончательно доказанным, что азот воздуха зелеными растениями совершенно не усваивается. Небольшое количество азота может усваиваться в виде газообразного аммиака, но это не имеет большого значения в азотистом обмене растений. Основное количество азота растения получают из почвы в виде азотнокислых солей и отчасти в виде солей аммиачных. Аммиачные соли уступают азотнокислым в своем значении потому, что они с сильными минеральными кислотами создают кислую реакцию среды, которая вредно действует на многие растения. Те растения, которые хорошо переносят кислую среду, могут одинаково питаться как азотнокислыми, так и аммонийными солями.

Но тех и других солей в почве очень небольшое количество, и растения испытывают обычно нужду в азоте. Соли, содержащие азот, выбирают растениями из почвы, и поэтому она должна все время снова обогащаться азотом. Существует группа растений, которая может усваивать азот воздуха, — это бобовые растения. На корнях бобовых растений имеются особые клубеньки (рис. 50). Оказалось, что клубеньки эти образуются под влиянием особых бактерий — *Bacterium radicicola*. Клетки клубеньков густо заполнены бактериями (рис. 50). Они попадают в корень

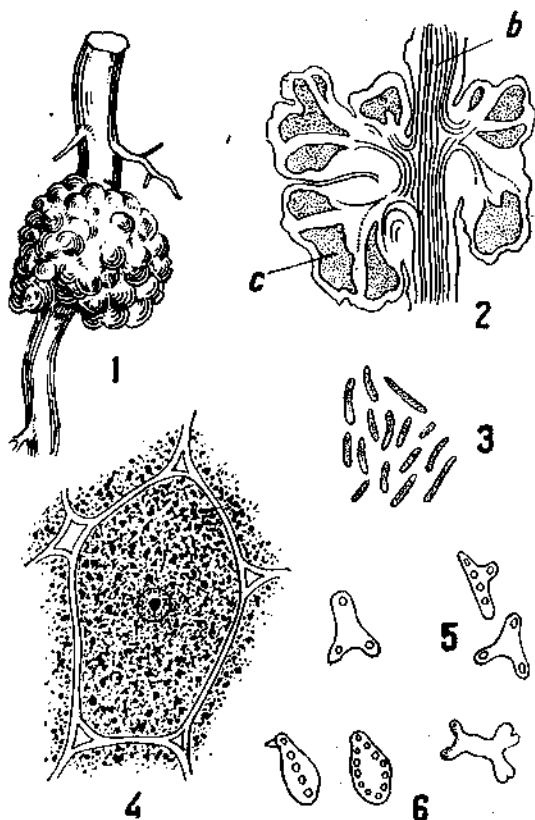


Рис. 50. Клубеньки на корнях бобовых

1 — общий вид клубеньков на корнях люпина; 2 — продольный разрез через них: б — сосудистый пучок, с — бактериальная ткань; 3 — бактерия люпина; 4 — клетка люпина, наполненная бактериями; 5 — бактериоиды *Vicia villosa*; 6 — бактериоиды *Lupinus albus* (3, 5, 6 — увеличено в 2500 раз)

из почвы и вначале питаются за счет хозяина, затем растение-хозяин начинает поглощать азотистые соединения, вырабатываемые бактериями, а иногда, повидимому, переваривает и самих бактерий, форма которых в это время сильно изменяется. При распаде клубеньков бактерии попадают опять в почву. Отношения между бобовыми растениями и бактериями являются как бы примером *симбиоза*, где растение получает от бактерий вещества, содержащие азот, а бактерии пользуются углеводами, изготовляемыми бобовыми растениями.

Благодаря клубеньковым бактериям бобовые растения обогащают почву азотом, и поэтому они имеют большое значение в севообороте.

Метод водных культур



Рис. 51. Водные культуры гречихи

1 — растение, получившее в растворе все необходимые элементы; 2 — лишнее калия

Кроме азота, растение получает из почвы и другие элементы, входящие в состав белка: серу (S) и фосфор (P), также в виде солей. Кроме того, доказано, что для нормального развития растений необходимы следующие металлы: K, Ca, Mg, Fe. В последнее время указывается на большое значение также марганца, цинка, бора и кремния, которые, так же как и железо, необходимы лишь в минимальных дозах.

Значение всех этих элементов для растений было выяснено главным образом применением метода водных культур. Растения выращивались в растворах различного состава, причем они последовательно лишались того или иного элемента (рис. 51). О значении этих элементов для организма было сказано выше (см. главу о химии клетки).

Собственно окончательно выяснена для растительных организмов роль магния, который входит в состав хлорофила, остальные же металлы находятся в растении преимущественно в виде солей, в виде свободных ионов и являются необходимыми, создавая определенную физико-химическую среду, в которой существуют коллоиды протоплазмы.

Изучение фотосинтеза дает возможность понять синтез углеводов в растениях. Процесс же синтеза белков изучен очень мало. Известно, что поступающие в растения соли азотной кислоты восстанавливаются до азотистых, а может быть до аммиака. Но дальнейшая судьба их точно не изучена. Повидимому, аммиак, соединяясь с сахаром, дает аминокислоты, из которых впоследствии через некоторые промежуточные продукты образуются белки. Образование белка может идти и в темноте, но интенсивнее идет на свету; для построения белков используется энергия, получаемая при диссимиляции.

Теперь необходимо выяснить, как поступают в растение вода и соли из почвы и каким образом доставляются они к листьям, а для этого необходимо ознакомиться со строением корня, с его поглощающей тканью и строением стебля с проводящими путями.

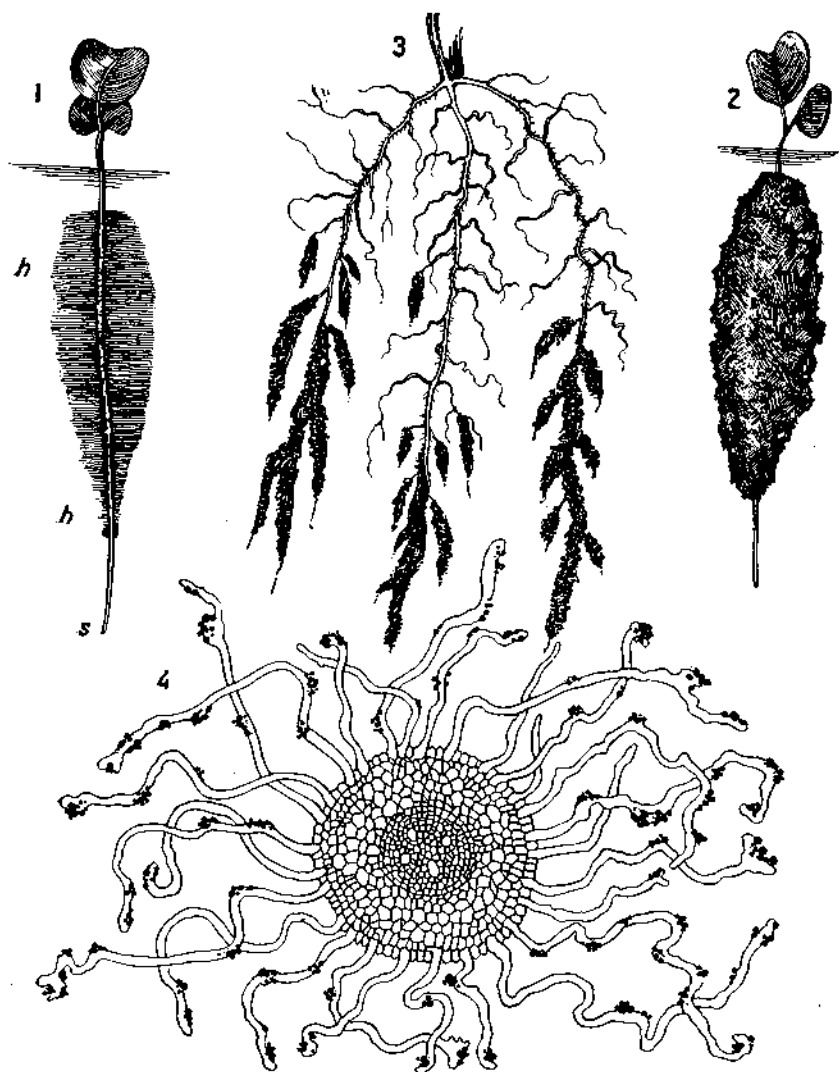


Рис. 52. Корень с корневыми волосками

1 — корневые волоски (*h*) на корне прорастающего рапса; 2 — то же растение, корневые волоски которого облеплены частицами почвы; 3 — корневая система злака; видно, что участки корней, покрытые корневыми волосками, облеплены частицами почвы; 4 — поперечный срез корня с отходящими от него корневыми волосками с частицами почвы

Строение корня и стебля

Рассматривая в микроскоп молодой корень пшеницы, можно отметить на нем следующие отделы: кончик его покрыт несколькими слоями клеток, которые постепенно отмирают, — это так называемый корневой чехлик, защищающий от повреждений растущую нежную часть корня (рис. 52). Несколько выше корневого чехлика поверхность корня покрыта тонкими волосками, которые представляют собой выросты

поверхностных клеток корня. Это — корневые волоски, являющиеся главными поглощающими органами растения. Еще дальше от конца корневые волоски исчезают. Корневые волоски очень мелкие, длина каждого волоска ничтожна, но так как их очень большое количество, — поглощающая поверхность их очень велика. Например, общая длина корневых волосков доходит до 20 км у одного куста пшеницы. Клетка кожицы, вытянутая в корневой волосок, заполнена посередине клеточным соком, а протоплазма и ядро лежат по стенкам. Вода и растворенные в ней минеральные соли поступают в корневые волоски. Но они могут выбирать из почвы не только растворенные в ней

соли, но и соли, адсорбированные частицами почвы, так как корневой волосок обладает большой способностью к адсорбции; кроме того, корни обладают способностью переводить некоторые вещества в растворы: так, например, они растворяют известняки и некоторые соединения фосфора, нерастворимые в воде. По видимому, при этом важную роль играет выделение корнями углекислоты, но окончательно механизм растворения не выяснен.

Из корневых волосков поглощенные вещества передаются в более глубоко лежащие клетки коры также путем осмоса. В центре же корня лежат сосуды — специализированная проводящая ткань растений, имеющая особое строение, — по которым поступивший в корень водный раствор солей подается вверх, и с другой стороны в корень спускаются из листьев органические вещества, главным образом сахар. Такие сосуды имеются и в стебле, но в корне все они расположены в центре (рис. 53), а в стебле — ближе к периферии, причем они образуют в нем так называемые сосудистые пучки (рис. 54).

В каждом сосудистом пучке имеются

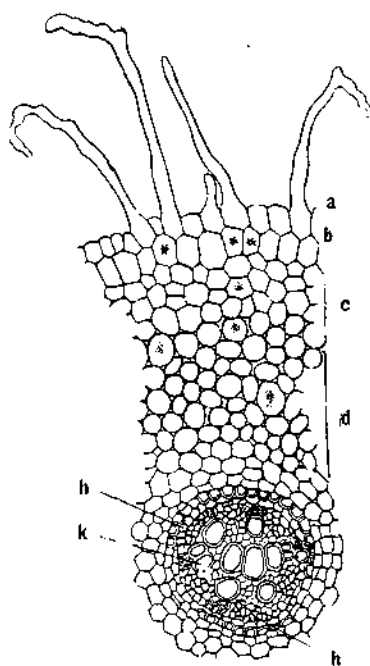


Рис. 53. Поперечный срез корня купены

a — волосистый слой, *b* — пробковый слой, *c* и *d* — кора, *k* — древесина, *h* — луб

ва основных типа сосудов: сосуды, проводящие воду из почвы — сосуды древесины, или *ксилема*, и сосуды, проводящие органические вещества, — сосуды луба, или *флоэма*.

Ознакомиться со строением сосудов удобнее на продольном срезе стебля (рис. 55).

На этом срезе заметны клетки обычной формы, имеющие вид призматических клеток. Это — клетки паренхимы, неспециализированные растительные клетки. Затем видны узкие длинные волокна с толстыми стенками, вытянутые в вертикальном направлении, — это клетки механической ткани, являющейся как бы поддерживающим скелетом растения. И, наконец, заметны тонкие длинные трубочки, в кото-

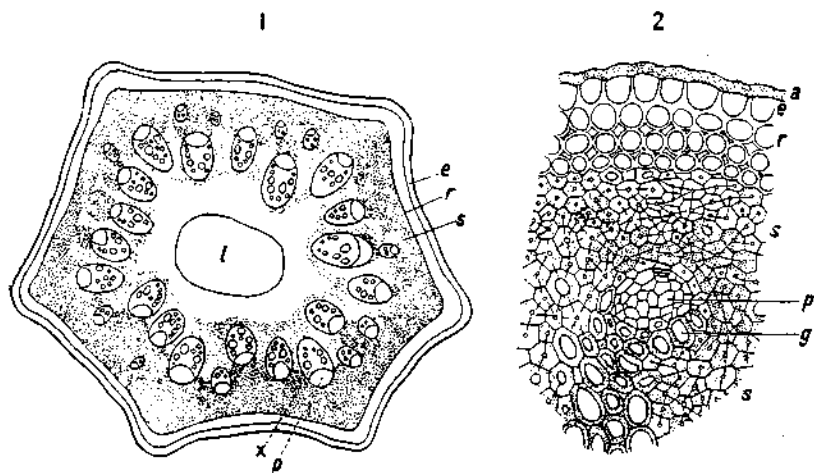


Рис. 54. Поперечный срез стебля *Thalicttrum simplex*
 — увеличен в 44 раза: *a* — кутикула, *e* — эпидермис, *r* — кора, *s* — цилиндр механической ткани, *p* — флоэма, *g* — древесина (ксилема), *l* — сердцевина; 2 — сильно увеличенная (в 200 раз) часть среза

рых видны колечки, спиральные утолщения стенок, или как бы дырочки. Это и есть сосуды. Сосуды развиваются из вертикального ряда клеток, в которых исчезли разделяющие клетку от клетки горизонтальные перегородки. Протоплазмы с ядрами также нет в сосудах. Та-

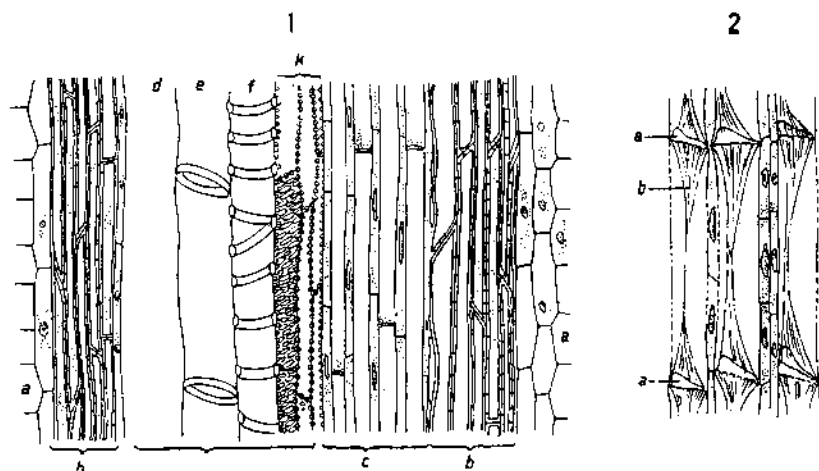


Рис. 55. Продольный срез стебля

1 — сосудистый пучок кукурузы: *a* — паренхима; *b* — механическая ткань (склеренхима); *c* — луб; *d* — воздушная полость; *e* — кольчатый сосуд; *f* — кольчато-спиральный сосуд; *k* — пористый сосуд.
 2 — ситовидные трубки из луба тыквы: *a* — пробка около решетчатой перегородки; *b* — протоплазма

ким образом, в сосудах остаются только вертикальные стенки, имеющие различные утолщения, которые не дают им спадаться. Эти утолщения имеют вид спирали или колец. Иногда более плотная стенка кольцом окружает тонкое место оболочки — тогда получается впечатление

пор. По различным утолщениям оболочки сосуны делятся на спиральные, кольчатые, пористые и др. Заполнены они водой и разреженным воздухом. Протоплазмы в них нет, поэтому эти элементы стебля не являются живыми. От клеток остались лишь измененные и утолщенные оболочки.

Иногда между выше- и нижележащими клетками оболочка сохраняется, и тогда получаются так называемые трахеиды.

Сосуды и трахеиды — это пути, проводящие воду из почвы, они относятся к элементам древесины, или ксилемы.

Что касается сосудов луба, то они устроены иначе (рис. 55). Это — живые клетки, в которых сохраняется протоплазма. В перегородках между выше- и нижележащими клетками имеются поры, поэтому эти сосуды называют ситовидными трубками. По ситовидным трубкам органические вещества проходят по направлению от листьев к стеблю

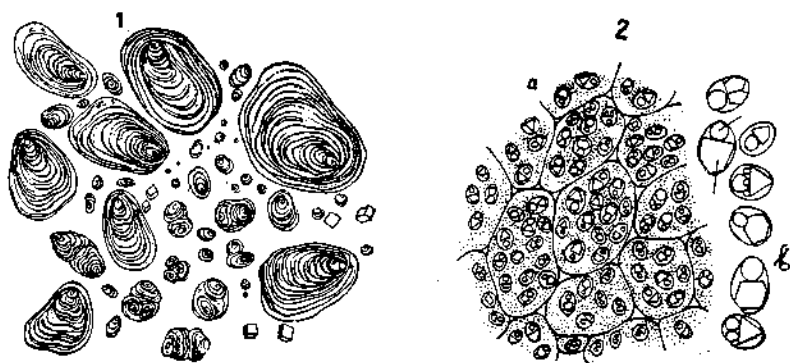


Рис. 56.

1 — Крахмальные зерна из картофельного клубня. Видны зерна различной величины; хорошо заметна слоистость. 2 — Алейроновые зерна из семян клеверины: а — алейроновые зерна в клетках паренхимы; б — отдельные алейроновые зерна при более сильном увеличении

и дальше к корням. В листьях также проходят сосуды: из сосудистых пучков состоят жилки листьев.

Таким образом, главными органами питания растения являются корень и лист, а стебель выполняет функцию поддержки листьев и проведения от листа к корню и обратно поглощенных ими веществ.

По сосудам древесины проводятся из почвы вода и минеральные соли. Поднимаются они вверх главным образом благодаря всасывающей силе корня (корневое давление) и испарению воды листьями, а также благодаря силе сцепления между частицами воды и стенками сосудов, которая очень велика в капиллярных сосудах древесины.

В листьях в результате фотосинтеза обычно образуется крахмал. Крахмальные зерна (рис. 56) — твердые образования, имеющие слоистое строение.

Для того чтобы крахмал мог быть выведен из клеток листа, что происходит все время, он должен быть переведен в растворимое состояние. И действительно, крахмал переводится в сахар и в виде сахара через сосуды луба переходит из листьев в стебель и дальше в корень. Образующиеся в листьях белки также снова распадаются на растворимые аминокислоты и уносятся из листьев. За-

*Преобразование веществ в растениях.
Роль ферментов*

пасы питательных веществ в виде сахара, крахмала, жира накапливаются чаще всего в корнях, клубнях и семенах. Также встречаются часто запасы белковых веществ в виде твердых алейроновых зерен (рис. 56).

Кроме углеводов и белков, в растениях синтезируются жиры. Материалом для их синтеза служат углеводы. Из виноградного сахара получается глицерин, из него же или из других углеводов образуются жирные кислоты. При соединении жирных кислот с глицерином получается жир, который чаще всего можно обнаружить в семенах растений (подсолнечник, конопля и др.).

Различные растения обладают способностью накапливать в виде запасов разные вещества: одни накапливают главным образом сахар (свекла), другие — крахмал (картофель), третьи — жиры.

Если запасные вещества используются растением для построения новых клеток (например при прорастании семян) или для горения, то они опять переводятся в растворимое состояние: в сахар или аминокислоты.

Каким же образом переводятся белки, углеводы, жиры из растворимого состояния в нерастворимое и обратно? Эти процессы все время происходят в растениях и зависят от действия особых веществ, вырабатываемых самими же растениями, — *ферментов*, или *энзим*.

Энзимы представляют собой коллоиды, химический состав которых окончательно не изучен. Они являются как бы органическими катализаторами. Необходимо очень малое количество энзимы для того, чтобы произошло превращение большого количества вещества.

По своему действию энзимы разбиваются на три группы: *карбогидразы*, действующие на углеводы, *липазы*, расщепляющие жиры, и *протеазы*, расщепляющие белки. Примером энзимы первой группы может служить *диастаз*, переводящий крахмал в сахар. Этой энзимы много в прорастающих семенах.

Таким образом, действие энзимы специфично: каждая энзима может производить реакцию лишь в определенной группе веществ.

Превращенные действием энзим в растворимые вещества продукты синтеза — углеводы и азотистые соединения — могут передвигаться по сосудам луба. Обычно ток органических веществ идет от листьев к корням, но не всегда: они подаются также к растущей верхушке стебля, к образующимся семенам и плодам, т. е. иногда поднимаются вверх.

В местах скопления запасных материалов происходит обратный процесс — превращение растворимых веществ в нерастворимые, например, сахара в крахмал в клубнях картофеля.

По некоторым данным при этом играют роль те же энзимы, так как действие их является, по видимому, обратимым.

Таким образом, зеленые растения относятся к *автотрофным* организмам, которые могут использовать для выработки органических веществ из неорганических энергию солнечных лучей. Но имеются некоторые организмы, которые также синтезируют органические соединения из углерода, почвенной воды и солей, используя при этом не солнечную энергию, а энергию, освобождающуюся при вызываемых ими химических реакциях. Этот процесс носит название *хемосинтеза*.

*Хемосинтез
у бактерий*

Способностью к хемосинтезу обладают некоторые бактерии. Бактерии — это наиболее мелкие из изученных одноклеточных организмов. Хлорофила они не имеют, и большая их часть относится к гетеротрофным организмам, паразитам или сапрофитам. Но имеется несколько групп бактерий, которые способны развиваться на среде, не содержащей органических веществ, причем для некоторых бактерий органические вещества даже оказываются ядовитыми. К таким относятся, например, нитрофицирующие бактерии, живущие в почве.

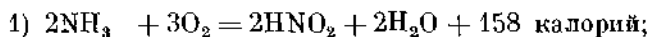
Почти вся азотная кислота почвы — биологического происхождения. Она образуется вследствие окисления аммиака, который выделяется при гниении животных и растительных организмов. Давно подозревали, что окисление это идет при участии живых организмов, так как при действии на почву апестезирующих и ядовитых веществ, например хлороформа, оно останавливается. Окончательно доказал это Виноградский, которому удалось выделить нитрофицирующие



Рис. 57. Нитрофицирующие бактерии

1. *Nitrosomonas europaea*. 2. *Nitrosomonas javanensis*. 3. *Nitrobacter* (уменьшено в 1600 раз)

бактерии в культуре, не содержащей совсем органических веществ. При дальнейших исследованиях выяснилось, что окисление аммиака до азотной кислоты происходит благодаря деятельности двух различных форм бактерий. Одни, названные *Nitrosomonas*, или нитритные бактерии (рис. 57), окисляют аммиак до азотистой кислоты, а другие — нитратные, *Nitrobacter* (рис. 57) — азотистую кислоту до азотной. И тот и другой процесс сопровождается выделением энергии:



Энергию, выделяющуюся при окислении, нитрофицирующие бактерии расходуют на усвоение CO_2 из воздуха и на построение органических веществ, причем, по мнению многих исследователей, первым продуктом хемосинтеза является, так же как и при фотосинтезе, муравьиный альдегид. Интересно отметить, что окисления аммиака и азотной кислоты являются, повидимому, единственными процессами, дающими энергию для жизнедеятельности бактерий, так как обычного кислородного дыхания с горением углеводов у них не найдено. Нитритные и нитратные бактерии должны образовывать сообщество, так как только лишь в присутствии тех и других процесс нитрификации доходит до конца.

Кроме нитрофицирующих бактерий, способностью к хемосинтезу обладают и некоторые другие. В серных источниках найдены бактерии, окисляющие сероводород в серу: они переносят кислород с поверхности вглубь, и вскоре в протоплазме накапливается сера, окисление которой иногда идет и дальше — до образования серной кислоты и гипса. Таких серных бактерий колоссальное количество в Черном море, где на дне образуется много сероводорода. Также найдены бактерии, окисляющие соли закиси железа в соли окиси,

водород — в воду и др.; все эти бактерии могут существовать на субстратах, лишенных органических веществ, и употребляют энергию, выделяющуюся при процессах окисления, на построение органических соединений.

*Гетеротрофные
растения*

Как уже было сказано выше, большая часть бактерий, за исключением тех, которые обладают способностью хемосинтеза, должна питаться готовым

органическим веществом, т. е. такие бактерии являются гетеротрофными организмами.

Из многочисленных растений гетеротрофными являются грибы. Познакомимся сначала, что представляет собою тело гриба. Рассмотрим строение плесневого гриба *Mucor mucedo*, который часто встречается на хлебе (рис. 58).

Под микроскопом видно, что тело его состоит из ветвящихся нитей — *гифов*, сплетение которых и составляет тело гриба, или мицелий. У данного плесневого гриба нити не разделены на клетки, у других гифы многоклеточные.

Хлоропластов у грибов нет, и они питаются или разлагающимися органическими веществами (сапрофиты) или паразитируют на живых растительных или животных организмах. Примерами гриба-сапрофита могут служить та же хлебная плесень или большая часть обычных съедобных грибов и т. п.

В сущности процесс ассимиляции гетеротрофных растений не так уж сильно отличается от ассимиляции автотрофных, так как все клетки зеленых растений, за исключением тех, в которых происходит фотосинтез, также являются гетеротрофными, потому что они получают углеводы в готовом виде. Таким образом, отличие гетеротрофных растений от автотрофных заключается главным образом в способе получения углеводов: автотрофные строят их сами, а гетеротрофные получают их в готовом виде. Что же касается соединений азота, то гетеротрофные растения — сапрофиты — почти все имеют способность использовать азот неорганических соединений, главным образом аммиака, что сильно отличает их от животных, которые могут использовать азот только органических соединений. Некоторые бактерии, живущие в почве, усваивают даже свободный азот воздуха.

Сапрофитные микроорганизмы можно разделить на две группы: одни могут питаться всевозможными разлагающимися веществами и являются как бы всеядными. Они имеют большое значение в жизни природы, вызывая разложение трупов и переводя органические вещества в минеральные, — это плесневые грибы и большая часть бактерий. К другой группе относятся такие организмы, которые могут развиваться только на определенной среде: например, на спиртовых растворах (уксусные бактерии), на клетчатке и т. д. Все же лучше всего

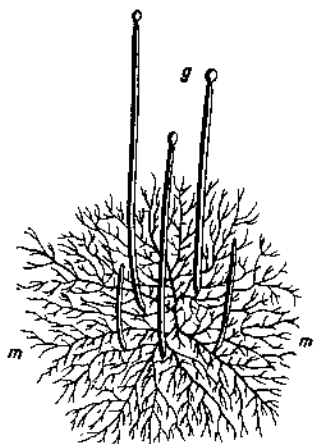


Рис. 58. Плесневый гриб
Mucor mucedo
m — мицелий, g — спорангии

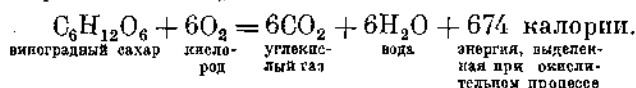
сапрофитные организмы усваивают углеводы в виде сахара. Нуждаются они также и в минеральных солях. К, Mg, P, S и Fe являются для них необходимыми.

Переработка питательных веществ в гетеротрофных растениях идет так же, как и в аутотрофных. Но энзимы, вырабатывающиеся у них, имеют возможность выделяться из клеток, воздействовать на углеводы и белки, находящиеся вне тела, и переводить их в усвояемое состояние.

Растения-паразиты получают органические вещества в готовом виде из тела хозяина. Паразиты встречаются и среди высших растений, но они часто сохраняют способность также и к фотосинтезу, так как имеют зеленые листья (омела и др.). К частично гетеротрофным растениям относятся также насекомоядные растения (росянка и др.).

Рассматривая процессы усвоения питательных веществ из внешней среды и их переработку в белки, жиры и углеводы, идущие на построение тканей растения или на образование запасных веществ, мы уже отметили, что довольно значительная часть этих веществ идет на окисление, благодаря чему получается необходимая энергия, причем главным образом на окислительные процессы в растительных организмах идут углеводы, так что общий ход процесса окисления выражается схемой, обратной схеме фотосинтеза:

Процесс диссимиляции. Дыхание



Таким образом, продуктами, образующимися при горении, являются углекислый газ и вода, а кислород, необходимый для этого процесса, поглощается из воздуха. Если происходит окисление углеводов, главным образом виноградного сахара, или, иначе говоря, при углеводном дыхании, количество поглощенного кислорода равно количеству выделенной углекислоты, т. е. отношение $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2} = 1$. Это от-

ношение носит название *дыхательного коэффициента*. Энергия, получающаяся при диссимиляции, используется растениями и переходит в другие виды энергии: химическую, механическую и т. д., причем эти превращения энергии в растениях еще очень мало изучены. Температура тела растения не выше t° окружающей среды, так как растения имеют очень большую поверхность и теплоотдача их очень велика. Но если поместить их в среду, изолированную от потери тепла, то можно обнаружить очень сильное повышение температуры, причем особенно интенсивно идет окисление в прорастающих семенах, распускающихся почках и вообще в растущих частях растений.

Нагревание сырого сена зависит от повышения температуры при дыхании грибов и бактерий, поселившихся на нем. Также можно уловить и выделение углекислоты растениями, но, конечно, это нужно делать в темноте, потому что на свету растения гораздо более интенсивно поглощают CO_2 и выделяют кислород, так как происходит процесс фотосинтеза. Но это не значит, что на свету растения не дышат. Процесс окисления происходит все время во всех клетках растения. Кислород проникает в них очень легко благодаря большой поглощающей поверхности растений. В листьях для дыхания, т. е. для поглощения

кислорода и выделения CO_2 , служат те же устьяца, что и при газообмене во время фотосинтеза. Дыхание у растений главным образом углеводное; отчасти идут на горение также жиры, но, по мнению некоторых исследователей, они предварительно перестраиваются в углеводы. Что касается белковых веществ, то они редко идут на процессы диссимиляции в растительных организмах. Если же это и происходит, то образующийся при этом аммиак не выделяется растениями, а идет опять на построение аминокислот и белков. Растения не выделяют азота из организма, и обмен их является поэтому более экономным, чем у животных.

*Анаэробное дыхание
и брожение*

Если ограничить доступ кислорода к растению, то дыхание продолжается некоторое время без кислорода. При этом выделяется углекислота, т. е. идет реакция окисления углерода, но не за счет свободного кислорода, а за счет восстановления углеводов, а именно сахара, который превращается в спирт, отдавая кислород:



спирт

Как видно, энергия при анаэробном дыхании освобождается гораздо меньше, чем при аэробном, так что ее не хватает на жизнедеятельность растений. Кроме того, получающийся при этом спирт вреден для растений. Но у некоторых низших растений процесс распада углеводов вполне заменяет кислородное дыхание. Таковыми организмами являются дрожжевые грибки, которые необходимую для своей жизнедеятельности энергию получают из процесса спиртового брожения, при котором сахар распадается на спирт и углекислый газ с выделением энергии, как указано выше.

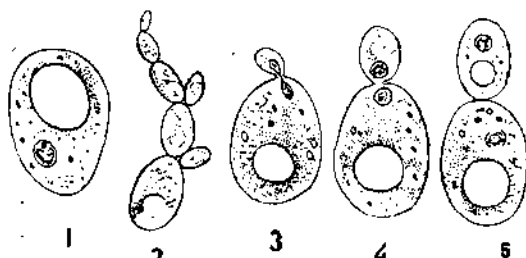


Рис. 59. Дрожжевые грибки

1 — клетка дрожжей: наверху вакуоль, внизу — ядро; 2, 3, 4, 5 — почкующиеся клетки

Дрожжевые грибки — одноклеточные организмы. Клетки их имеют оболочку и ядро, в протоплазме часто заметны вакуоли. Они быстро размножаются, отделяя небольшую часть клетки, которая носит название почки. Известно много видов дрожжей (рис. 59).

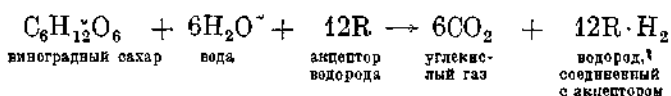
Дрожжи являются сапрофитами и нуждаются для своей жизни в минеральных веществах и в азоте, который могут усваивать и в виде аминокислот и в виде аммиака.

Замечено, что хотя дрожжи и могут обходиться без кислорода, но все же они лучше размножаются в его присутствии. Раньше думали, что процесс брожения — это процесс, происходящий в результате обмена веществ дрожжевых грибов в целом, но впоследствии было доказано, что брожение происходит под действием энзимы, выделяемой дрожжами, называемой *зимазой*.

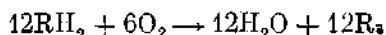
Кроме спиртового брожения, вызываемого дрожжевыми грибами, известны другие виды брожения: молочнокислое, маслянокислое,

уксуснокислое, которые вызываются действием бактерий, также пользующихся энергией, выделяющейся при этих процессах, для своей жизнедеятельности.

Повидимому, и аэробное дыхание растений складывается из двух моментов: 1) анаэробное расщепление сахара бродильными ферментами, 2) окисление продуктов расщепления. В первой фазе зимаза расщепляет сахар, но, повидимому, не до спирта, а до промежуточных продуктов, которые легко окисляются во второй фазе. Окисление это, по теории Палладина, происходит вследствие активирования находящегося в продуктах брожения водорода, который присоединяется к особым веществам (водородным акцепторам), относящимся главным образом к группе дубильных веществ. Таким образом, из воды освобождается кислород, который окисляет углерод, находящийся также в продуктах брожения. В этой стадии окисление идет не за счет свободного кислорода, а за счет кислорода, бывшего в сахаре и воде. Это изображается следующей схемой:



В дальнейшем вещества, связывающие водород, окисляются под влиянием особого окислительного фермента (пероксидазы), и водород превращается в воду:



При этом поглощенный кислород идет на окисление водорода, а акцепторы водорода опять становятся способными к его присоединению.

Таким образом, в процессах дыхания большое значение имеет перенос водорода, а также наличие веществ, способствующих этому явлению.

*Обмен веществ
у животных*

Все животные, как было уже указано выше, относятся к гетеротрофным организмам.

Факты, иллюстрирующие процесс обмена веществ у одноклеточных организмов, были изложены в главе о клетке. В настоящей же главе мы рассмотрим основные этапы обмена веществ у позвоночного животного как наиболее сложно организованного.

Растения отличаются от животных еще тем, что рост их идет на протяжении всей их жизни, поэтому образующиеся при процессе ассимиляции вещества идут постоянно на образование протоплазмы новых клеток и ассимиляция должна превышать диссимиляцию. Животные обладают ограниченным ростом и растут обычно лишь до известного возраста, поэтому у них только в молодом возрасте ассимиляция превышает диссимиляцию, а затем устанавливается между этими процессами относительно равновесие. К старости же начинается преобладание диссимиляции.

Животные должны получать белки, углеводы и жиры, так как синтезировать углеводы и жиры из неорганических соединений и строить белки из углеводов животные не могут. Питание одними белками является невозможным, но известный белковый минимум для животных необходим (для человека приблизительно 70 г в сутки). Однако

можно заменить белок пищи известным подбором аминокислот; поставлены были подобные опыты, которые дали положительные результаты.

Каким образом происходит усвоение и использование белков в организме животного?

Химическое воздействие на белки начинается в желудке: фермент *пепсин*, входящий в состав желудочного сока, в присутствии соляной кислоты расщепляет сложные белки на более простые соединения (альбумозы и пептоны).

Когда пищевая кашица переходит в тонкие кишки, она подвергается воздействию поджелудочного сока, вырабатываемого поджелудочной железой; под действием заключающегося в нем фермента *трипсина* белки расщепляются далее на полипептиды и аминокислоты, а затем под действием *эрепсина* — фермента, выделяемого железами тонких кишок, заканчивается распад на аминокислоты.

Аминокислоты всасываются в тонких кишках, и затем из них образуются белки, специфичные для данного вида животных. Таким образом, организмом синтезируются не те белки, которые он поглощает: полученные белки расщепляются на аминокислоты, и из них строятся новые, специфические для данного вида белки.

Синтез белков идет, по видимому, во всех клетках, но особенно много синтезируется их в печени, там обычно в первую очередь наблюдается отложение белков.

Углеводы также подвергаются действию ферментов: крахмал и другие полисахариды расщепляются на моносахариды под действием ферментов слюны, поджелудочного и кишечного соков; в результате действия этих ферментов получается виноградный сахар. Сахар, всасываясь в тонких кишках, попадает в кровь и через воротную вену уносится в печень. В печени сахар превращается в животный крахмал — *гликоген*. Гликоген печени — это запас углеводов, который по мере надобности действием ферментов опять переводится в сахар, а сахар поступает в кровь. Кроме печени, гликоген откладывается в мышцах, где расходуется на их работу.

Жиры расщепляются липазой поджелудочного сока на глицерин и жирные кислоты, а жирные кислоты растворяются главным образом под влиянием желчи, вырабатываемой печенью.

Растворимые продукты расщепления жиров всасываются в тонких кишках, и из них опять синтезируются жиры, которые в виде эмульсии выводятся через лимфатические сосуды. Жиры или непосредственно идут на окислительные процессы или избыток их откладывается в эпителиальных клетках в виде капелек. Интересно отметить, что жиры не являются специфическими для каждого вида по своему химическому составу. Три основные части животного жира: тристеарин, трипальметин и триолеин входят в состав всех животных жиров. Отношения, в которых они смешиваются, различны, и от этого зависят специфичность разных жиров. Отношения же эти могут измениться в зависимости от состава пищи.

Как же используются переработанные и усвоенные белки, жиры и углеводы в жизнедеятельности животного организма? Белки частично идут на построение новых клеток, частью — на процесс окисления. У животных «белковое дыхание» наблюдается всегда, так что часть бел-

ка всегда окисляется. В качестве продукта окисления белков, кроме углекислого газа и воды, образуется аммиак. Аммиак переводится в мочевины: $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$. Она образуется, повидимому, из соединения аммиака и углекислого газа, которое происходит главным образом в печени. Выводится мочевина через почки. Таким образом, животные все время теряют часть полученного азота, выделяя его главным образом в виде мочевины и мочевой кислоты. Обмен веществ у них менее экономный, чем у растений.

Углеводы и жиры идут главным образом на процессы диссимиляции. Отложенные в печени запасы гликогена переходят в сахар, сахар с кровью разносится в клетки тела, где окисляется с образованием углекислого газа и воды. Также подвергаются процессу окисления и жиры.

Для нормального протекания обмена веществ с пищей должны поступать и углеводы, и жиры, и белки, хотя в известных пределах одни соединения могут заменить другие. Для взрослого человека пищевой рацион должен содержать примерно: 100 г белков, 60 г жиров, 100 г углеводов в день. Кроме этих органических веществ, животному организму необходимы также вода и соли, причем в отличие от растений для животных являются необходимыми соли натрия. Соли частично идут на построение организма — скелета, плазмы крови и т. д., а также нужны для поддержания определенного осмотического давления в тканях, крови, лимфе.

Кроме того, в пище должны непременно присутствовать некоторые питательные вещества, еще очень мало изученные, недостаток которых ведет к тяжелым заболеваниям и даже к смерти. Эти вещества носят название *витаминов*. Они содержатся в свежих плодах, овощах, оболочке некоторых семян, рыбьем жире и т. д.

В настоящее время изучено несколько групп витаминов, отсутствие которых оказывает угнетающее влияние на разные функции организма.

Значение доступа кислорода для процесса окисления ясно. Нужно только подчеркнуть, что высшим животным свойственны два этапа в процессе дыхания: легочный, при котором происходит обмен газов между воздухом и кровью, и тканевой, заключающийся в газообмене между кровью и клетками.

У некоторых животных, например паразитических червей, наблюдается анаэробное дыхание, при котором кислород для окисления получается из восстановления углеводов. По современным представлениям во время обычного дыхания животной клетки можно различить две стадии: в первой происходит распад углеводов и во второй — окисление продуктов распада. Но в некоторых случаях первая фаза начинает превышать вторую, и в тканях можно уловить продукт распада углеводов в виде молочной кислоты (гликолиз). Это наблюдается главным образом в растущих тканях: при развитии зародышей, в процессе регенерации, при росте злокачественных опухолей и т. д.

В клеточном дыхании окислительные процессы тесно связаны с восстановительными, и при этом, так же как и в растительной клетке, большую роль играет транспорт водорода.

Одним из окислительных ферментов, играющим роль катализатора при этом транспорте, является глутатион, наиболее активной частью которого является группа HS , которая легко окисляется.

Группа S—S этого соединения является акцептором водорода. Восстановленный глутатин можно изобразить схемой



(g — основная часть молекулы глутатиона), а окисленный — схемой



Повышение количества глутатиона в тканях ведет к повышению в них окислительных процессов, что замечается в растущих органах.

Обмен веществ у животных регулируется нервной системой и железами внутренней секреции. Нервные центры, регулирующие процессы пищеварения, дыхания, выделения, находятся в продолговатом мозгу.

Железы внутренней секреции — щитовидная, зобная, надпочечники и др. — оказывают очень большое влияние на обмен веществ в организме: ожирение, сахарная болезнь, т. е. нарушение правильного жирового, углеводного обмена, часто наступает из-за заболевания гипофиза, надпочечников и т. д.

Также большое влияние на обмен веществ оказывают и внешние условия, например температура. При низкой температуре окислительные процессы идут у теплокровных животных обычно более интенсивно, чем при высокой. Также более интенсивно идет обмен веществ в организме работающем, находящемся в движении, чем в организме, находящемся в покое, и т. д.

*Круговорот веществ
и энергии в природе*

Теперь, после беглого знакомства с обменом веществ в растительных и животных организмах, можно подвести итог: какое же значение имеют те

или иные организмы в круговороте веществ и энергии в природе?

Рассмотрим вначале, как происходит круговорот азота.

Животные выделяют азот в виде мочевины и мочевой кислоты.

В составе белков азот находится в трупах растений и животных. Связанный азот мочевины и трупов подвергается воздействию гнилостных бактерий, которые, разлагая их, переводят его в аммиак.

Аммиак воздуха попадает с дождем в почву. В почве он подвергается деятельности нитрофицирующих бактерий, которые переводят его в азотную кислоту. В виде солей азотной кислоты азот усваивается растениями. Кроме того, некоторые почвенные бактерии (*Asotobacter*) и клубеньковые бактерии бобовых растений могут усваивать свободный азот воздуха. В растениях азот переходит в белковые соединения.

При окислении белков в растениях образуется аммиак, но он опять утилизируется растениями для построения белков. Растительный белок идет на питание животных. Животные строят свои специфические белки. При их окислении образуется аммиак, переводящийся в мочевины, которая выделяется животными.

Углерод также проходит известный круговорот: CO_2 переводится растениями в органические соединения. При их окислении в клетках растений выделяется опять CO_2 . Главная же часть поглощенного углерода накапливается в растениях в виде органических соединений.

Растения поедаются животными, у которых окисление идет более интенсивно, и углекислого газа они выделяют больше. Часть углерода выделяется ими в виде мочевины. Гнилостные бактерии выделяют углекислый газ при разложении мочевины и растительных и животных трупов.

Таким образом, почти весь углерод, усвоенный из воздуха, возвращается в атмосферу. Но часть его остается в почве в виде торфа и других растительных остатков. Большое количество CO_2 выделяется в атмосферу при вулканических извержениях. Атмосфера также обогащается углекислым газом за счет человеческой техники: заводов, железных дорог и т. д. Процентное содержание CO_2 в воздухе регулируется океанами: при повышении его парциального давления в воздухе повышается содержание его в воде океанов.

О круговороте энергии было упомянуто выше: солнечная энергия переводится зелеными растениями в процессе фотосинтеза в скрытую химическую энергию. Часть этой энергии расходуется растением: в процессе дыхания она освобождается и переходит в другие виды энергии, использующиеся при жизнедеятельности растений, но в теле растения образуется большой запас потенциальной энергии в органических соединениях — углеводах, жирах и белках. Эти вещества употребляются в пищу животными, и при их окислении или распаде в теле животных химическая энергия переходит в тепловую, а затем и в механическую энергию движения и в другие виды энергии.

К живым организмам применимы оба закона термодинамики.

Применимость первого закона — сохранения и превращения энергии — доказывалась экспериментально. На применимость его для живого организма указывал еще Роберт Майер, открывший этот закон, а затем Гельмгольц. Экспериментальное подтверждение закона сохранения энергии можно было получить из учета того, равна ли теплота, выделенная организмом животного за известный срок, теплоте потребленной за этот срок пищи, причем учитывается разница в теплоте сгорания пищевых веществ и выделяемых экскретов. Легче эти опыты производить на теплокровных животных. Подобные опыты ставились Лавуазье и Лапласом в 1778—1781 гг., затем более точно Дюлонгом и Дебре в 1841—1842 гг. Но точными опытами постоянство теплоты сгорания пищевых веществ вне и внутри организма доказал только Рубнер в 1894 г. Для этого он точно измерял газообмен и теплоотдачу животного в калориметре. Разница составила только 5%.

Затем Этютер (1922) в опытах на человеке показал, что и при некоторой затрате энергии на мышечную работу сохраняется та же закономерность. Виталисты пытались утверждать, что к живым организмам не применим второй закон термодинамики — закон рассеяния энергии, которое происходит потому, что не вся тепловая энергия, а только небольшой процент ее переходит в другие виды энергии. В организмах же происходит постепенное усложнение структуры и как бы накопление энергии. Есть указания на то, что, действительно, в растущем организме суточный приход энергии превышает ее расход и что происходит накопление некоторого количества энергии. Однако это обстоятельство, если оно имеет место, не противоречит второму закону термодинамики, так как такое накопление «структурной» энергии не исключает рассеяния энергии.

Вообще же химическая энергия пищи в организме или выделяется в виде тепла, или откладывается в запас, или идет на построение требующих затраты энергии сложных органических соединений. Правда, переход химической энергии в тепловую совершается отчасти через ряд других форм: она переходит иногда в лучистую энергию (светящиеся организмы), электрическую, энергию осмотических явлений, механической работы.

РАЗДРАЖИМОСТЬ ОРГАНИЗМОВ

Раздражимостью называется свойство живого организма отвечать на определенные изменения в окружающей среде определенными жизненными проявлениями — перемещением, изменением роста, выделением секрета железами и т. д. Всем живым организмам, как растительным, так и животным, как простейшим, так и самым сложным, свойственна раздражимость; все живые организмы так или иначе реагируют на всякое изменение во внешней среде, причем эти изменения во внешней среде, воспринимаемые организмом, вызывают целый ряд изменений в нем, в результате которых и наступает видимая реакция.

*Особенности явления
раздражения*

При раздражении в клетке прежде всего появляется возбуждение, затем это возбуждение распространяется, и, наконец, наступает реакция,

т. е. видимое изменение как ответ на раздражение.

Обыкновенно при раздражении наблюдается энергетическое несоответствие между силой раздражителя и реакцией на раздражение, причем последняя значительно превышает первую.

При чрезвычайно небольшом раздражении реакция на него может быть достаточно сильной. Так, достаточно ввести ничтожное количество яблочной кислоты в каплю воды, где помещаются инфузории, как это уже заставляет их двигаться определенным образом.

Всякое внешнее раздражение не сообщает энергии организму, а заставляет тратить энергию, находящуюся в организме в потенциальном состоянии. Характер реакции на раздражение, как и сила этой реакции, зависит не только от раздражителя, но также от структуры самого организма, всего его состояния, например возраста. По отношению к роду раздражителя реакция неспецифична, но по отношению к органу она специфична, т. е. различные раздражители, действующие на один и тот же орган, вызывают одну и ту же реакцию; так, например, мышца под действием электрического тока, удара, раствора соли, укола всегда отвечает сокращением, глаз всегда дает ощущение света и т. п.

После сильного раздражения возбудимость понижается или даже совсем исчезает, и клетка временно утрачивает раздражимость при новом раздражении организма. Но это явление *рефрактерности* носит временный характер, и после некоторого периода покоя способность воспринимать раздражения и реагировать на них с прежней силой вновь восстанавливается.

Явление рефрактерности имеет очень большое значение для понимания раздражимости. Становится понятным, например, почему при непрерывно действующем раздражении наблюдаются ритмические движения.

Таким образом, особенностями всякого явления раздражения являются: энергетическое несоответствие силы раздражителя и реакции, неспецифичность по отношению к роду раздражителя и специфичность по отношению к органу, реагирующему на раздражение, и его повторяемость.

Относительно сущности явлений раздражения на основании целого ряда опытов можно сказать, что оно сводится к временному изменению структуры живого вещества, к нарушению процессов обмена веществ, которыми определяется покоящееся состояние живых организмов.

Раздражимость растений, так же как и раздражимость низших животных (одноклеточных и многоклеточных), следует отличать от раздражимости многоклеточных животных с нервномышечной системой, причем реакции раздражения растения проявляются в виде *тропизмов*, а реакции раздражения свободно-движущихся одноклеточных и простейших многоклеточных — в виде *таксисов*.

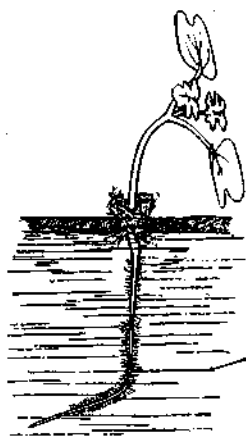


Рис. 60. Фототропизм у растений

Стебелек — положительно фототропизм, корешок — отрицательно фототропизм

Тропизмы у растений Из тропизмов наиболее распространенными являются *фототропизм*, или реакция на световое раздражение, и *геотропизм*, или реакция на земное притяжение.

Явления фототропизма можно наблюдать у всякого растения при одностороннем освещении его. При этом наблюдается изгиб как стеблей, так и листьев к источнику света. Такой изгиб объясняется неравномерным ростом клеток: так, в освещенной стороне стебля и листьев рост клеток и их размножение идут значительно медленнее, чем в затененной стороне. Такой фототропизм называется *положительным*. Наоборот, корни растений проявляют *отрицательный* фототропизм, т. е. корни изгибаются в обратную сторону от источника света, так как более интенсивный рост клеток и их размножение происходят на освещенной стороне (рис. 60). Если медленно поворачивать растение, так чтобы все растение освещалось равномерно, что делают с помощью особого прибора — *клиностата*, то никаких изгибов ни в стебле, ни в корне не будет, так как рост клеток всюду будет одинаков. При неравномерном освещении искривление будет тем больше, чем больше интенсивность и сила освещения, но до определенного предела, после которого усиление интенсивности и силы освещения не вызывает соответствующей реакции и даже совсем ее прекращает.

Геотропизм может быть положительным, если направление роста совпадает с направлением силы тяжести, или отрицательным, если направление роста обратно направлению силы тяжести. Так, стебель всегда проявляет отрицательный геотропизм, корень — положительный геотропизм. Если поместить растение горизонтально, то стебель и корень при дальнейшем росте обнаруживают искривление в обратные стороны, так что стебель снова растет вверх, а корень книзу,

что объясняется неравномерным ростом сторон — обращенной к земной поверхности и противоположной к ней.

Причиной более усиленного роста клеток как при фототропизме, так и при геотропизме на основании целого ряда опытов считают образование веществ, стимулирующих или задерживающих размножение клеток под влиянием раздражения. Так, опыты Штарка, Пааля и др. показывают, что под действием раздражения в клетках организма образуется вещество, которое диффузно распространяется по растению. Если срезать верхушку стебля, подвергавшуюся световому раздражению, и снова приклеить ее желатиновой пластинкой, то реакция искривления все равно наступает. Если же между срезанной верхушкой и остальным растением положить платиновую пластинку, то искривление не наступает. Если же срезанную верхушку приклеить к другому растению, не подвергавшемуся раздражению, то последнее проявляет изгиб через некоторое время. Интересно, что если верхушку стебля, подвергнувшуюся раздражению, насаживать на желатиновые пластинки, которые затем прикладывать отдельно от верхушки к срезанным растениям, то последние проявляют фототропизм. И, наконец, если срезанную верхушку, подвергнутую световому раздражению, насадить на отрезок корня, не подвергавшийся раздражению, то корень проявляет отрицательный фототропизм, т. е. одно и то же вещество в стебле стимулирует рост и размножение клеток, в корне же задерживает рост и размножение.



Рис. 62. РосоЯнка (*Drosera rotundifolia*)

1 — общий вид растения; 2 — отдельный цветок в увеличенном виде в состоянии раздражения

Все эти опыты показывают, что, по видимому, при световом раздражении в клетках вырабатывается вещество, влияющее на рост клеток. Целый ряд подобных раздражений под влиянием света наблюдается у растений в природе, как, например, вращательное движение усов, положение листьев с связи с солнечным освещением (листья поворачиваются так, чтобы солнечные лучи в течение дня падали все время перпендикулярно к поверхности листовой пластинки), закрывание цветов на ночь, раскрытие на день и т. п.

Наконец, самыми интересными реакциями на раздражение среди растений являются движения мимозы (*Mimosa pudica*). При при-



Рис. 61. *Mimosa pudica*

Нижний лист справа раздражен путем сотрясения

косвенный к листьям мимозы или сотрясении последние быстро сжимаются и опускаются (рис. 61). Такого рода движения объясняются изменением тургора клеток. Точно так же быстрое закрывание листа насекомоядных растений при прикосновении к ним насекомого объясняется изменением тургора внутри клеток под влиянием раздражения (росянка, рис. 62).

Подобные раздражения объясняются организацией самого растения, так как направление реакции не зависит от раздражения, и потому, в отличие от тропизмов, называются *настилами*.

Таксисы у простейших и многоклеточных

Таксисами называются определенные движения одноклеточных и низших многоклеточных организмов под влиянием какого-либо раздражителя. Таксисы могут быть положительными, если орга-

низм движется в сторону раздражителя, и отрицательными, если он движется от раздражителя. Таксисы различаются в зависимости от характера раздражения. Так, движение как результат светового раздражения называется *фототаксисом*, химического раздражения — *хемотаксисом*, теплового — *термотаксисом* и т. д.

Амеба воспринимает раздражение каждым участком плазмы и способна каждым участком плазмы реагировать на это раздражение. Если, например, произвести укол микроиглой какой-либо псевдоподии у амебы, то прежде всего раздражение и реакция на него проявляются в этой псевдоподии, которая сокращается, а поверхность ее становится морщинистой; при продолжении раздражения видно, как оно распространяется на другие псевдоподии и на все тело клетки.

У инфузорий раздражение воспринимается не всей плазмой, а только определенными участками. Так, у туфельки раздражим передний конец ее, в то время как задний совершенно безразличен к раздражениям, как это показывают опыты при раздражении различными агентами разрезанных пополам участков тела парамеция.

В то время как у амеб реакция на раздражение наступает сравнительно медленно, у жгутиковых и ресничных она наступает очень быстро.

Интересно отметить, что во всех этих реакциях под влиянием того или иного раздражителя вовсе не наблюдается движения одноклеточного прямо к раздражителю в случае положительного таксиса,

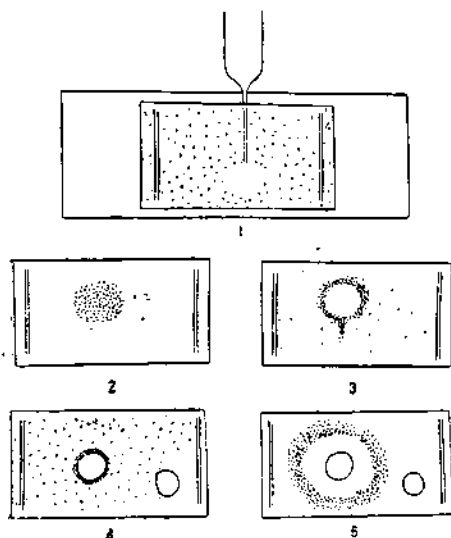


Рис. 63. Хемотаксис у одноклеточных

1 — отрицательный хемотаксис под влиянием жидкости, введенной пипеткой под покровное стеклышко; 2 — положительный хемотаксический эффект; 3 — то же в жидкости, доведенной до большой концентрации; 4 — под покровное стеклышко введен пузырек углекислоты и пузырек воздуха; первый действует положительно, второй — не оказывает влияния; 5 — тот же препарат через несколько минут; углекислота частично диффундировала в воду

или от раздражителя в случае отрицательного таксиса. Во время целого ряда беспорядочных движений, путем «проб», как говорит Джепнингс, различных направлений в конце концов животные находят оптимальное направление, при котором реакция прекращается, и тогда они собираются или у источника раздражения или отходят от него на известное расстояние (рис. 63).

Все эти движения основываются на чувствительности организма к различной интенсивности раздражения. Так, например, если затемнить часть стекла, на котором в капле воды помещаются светочувствительные бактерии, то последние из затемненной части путем ряда беспорядочных движений переходят в освещенную часть. Двигаясь, они доходят до границы затемненной части и плывут в обратном направлении. При равномерном же затемнении всего стекла бактерии движутся по всей капле. Ясно, что бактерии чувствительны к различной интенсивности светового раздражения.

Точно так же при хемотаксических реакциях можно заметить, что инфузории чувствительны к интенсивности раздражения. Если, например, в каплю воды с инфузориями внести капилляр с яблочной кислотой, то от конца капилляра, где максимум концентрации раствора, степень концентрации постепенно падает, и на некотором расстоянии от капилляра равна 0, чем и определяется граница действия раздражителя. Если инфузории плавают в воде вне границы действия раздражителя, то они движутся в различных направлениях, и никакого стремления двигаться в сторону раздражителя заметить нельзя. Но как только инфузории случайно перейдут границу действия раздражителя, и, двигаясь здесь в различных направлениях, они, наконец, попадают в зону оптимального действия раздражителя, тогда за границы его действия они уйти не могут. Внутри же этой зоны они движутся по всем направлениям.

Подобные же реакции вызывают и другие раздражители: тепловые, световые и т. п.

Но кроме реакций движения, у одноклеточных наблюдаются и реакции, выражающиеся в способности организма принимать определенное положение. Так, под действием электрического тока инфузории поворачиваются так, что тело их совпадает с направлением тока, и одни из них плывут к аноду, другие — к катоду.

Что касается объяснения причин таксисов, то вопрос этот еще окончательно не разрешен. Имеется целый ряд теорий, но ни одна из них не решает вопроса.

*Раздражимость
у многоклеточ-
ных*

У многоклеточных животных для восприятия раздражения имеются особые чувствительные клетки, а для передачи этого раздражения к соответствующим органам имеются или отдельные нервные клетки или же нервная система.

У низших многоклеточных животных воспринимающими раздражения частями являются только отдельные клетки (кишечнополостные), у более сложных для этого имеются органы чувств, состоящие из большого количества чувствительных клеток и целого ряда добавочных образований, как пигментированные клетки и преломляющие среды в органах зрения или статолитные части и слуховые косточки в органе слуха и т. п.

Такие воспринимающие раздражение клетки и органы называются *рецепторами*.

Обыкновенно и отдельные чувствительные клетки и органы чувств связаны с отдельными нервными клетками или с нервной системой при помощи нервных волокон — отростков нервных клеток (чувствительные нервы). От первых клеток, в свою очередь, идут отростки к определенным органам, которые реагируют на раздражение (двигательные нервы). Вольшей частью реагирующими органами являются мышцы и железы.

Безусловные рефлексы У животных раздражение вызывает автоматическую определенную реакцию, которую называют *простым*, или *безусловным*, *рефлексом*. Реакции, носящие характер безусловных рефлексов, объясняются наличием *постоянной* связи между органами чувств и нервной системой, с одной стороны, и временной связи нервной системы с органами реакции на раздражение (например, мышцей) — с другой. Весь путь от места восприятия раздражения до места реакции на раздражение называется *рефлекторной дугой* (рис. 64). У беспозвоночных животных все реакции на раздражение являются безусловными рефлексами, у низших позвоночных большинство этих реакций также является безусловными рефлексами. У высших позвоночных животных и человека также целый ряд реакций является безусловными рефлексами, как, например, процессы обмена веществ, сохранение равновесия, функции размножения и т. д., причем оказывается, что безусловные рефлексы у всех позвоночных животных представляют собой реакции спинного или продолговатого мозга или мозжечка, но кора головного мозга в этих явлениях может не принимать никакого участия, что видно из опыта с удалением у собаки больших полушарий головного мозга. Такая собака живет и сохраняет способность ко всем простым рефлекторным реакциям, но никакого сознания при этом не проявляет. Являясь наследственными, безусловные рефлексы носят по большей части приспособительный характер.

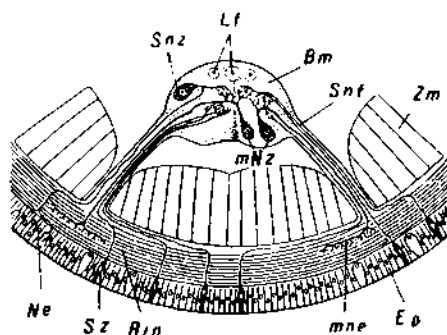


Рис. 64. Схема рефлекторной дуги кольчатого червя

Вм — брюшной мозг; Ep — эпидермис; Lf — проводящие нервные волокна в брюшном мозгу; Zm — продольная мускулатура; mNz — двигательные нервные волокна; mNz — двигательные нервные клетки; Ne — воспринимающее чувствительное окончание нерва; Ep — кольцевая мускулатура; Snf — чувствительные нервные волокна; Snz — чувствительная нервная клетка; Sz — первичная чувствительная клетка

Наряду с безусловными рефлексами у позвоночных животных и человека имеют место реакции иного порядка. Сущность этих реакций была установлена и исследована знаменитым русским физиологом, акад. И. П. Павловым, который производил свои опыты над собаками и изучал реакцию слюноотделения. Путем хирургической операции Павлов выводил у собаки проток слюнной железы паружку, на поверхность щеки. При

приеме пищи у собаки каждый раз выделялась слюна, которая в этом случае не попадала в рот, а стекала по протоку наружу, и ее можно было собрать. Это давало возможность следить за реакцией слюноотделения и выяснить сущность рефлекса. Явление слюноотделения у собаки при приеме пищи представляет собой безусловный рефлекс, где безусловным раздражителем является пища, действующая через вкусовые сосочки, находящиеся на языке, на слюнные железы путем связи последних с первыми нервными волокнами через продолговатый мозг. Но дальнейшие опыты показали, что слюноотделение у собаки происходит и тогда, когда собака только видит пищу, несмотря на то, что при этом раздражение вкусовых сосочков отсутствует.

Как же объяснить это явление? При приеме пищи у собаки зрительные впечатления сочетаются с пищей, являющейся раздражителем, и между зрительным анализатором¹ в головном мозгу и центром слюноотделения² устанавливается временная, но достаточно прочная связь. Эта связь тем более прочная, чем чаще сочетаются зрительные ощущения с пищей. В дальнейшем эта связь восстанавливается каждый раз уже при одном виде пищи без ее приема.

Точно такая же связь, вызывающая слюноотделение, устанавливается и при одном появлении человека, если этот человек предварительно много раз кормил животное. Такие реакции называются *условными рефлексами*, и условными же называется и раздражитель, вызывающий подобные рефлексы.

Безусловный раздражитель может быть всегда заменен каким-либо условным, если реакция безусловного рефлекса сопровождалась еще каким-либо раздражением условного порядка, т. е. если сочетать безусловный рефлекс с условным раздражителем. Так, например, если при кормлении собаки производить звук колокольчиком или почесывать ей спину, или причинять ей какую-либо боль и т. д. и повторять это многократно, каждый раз, когда дается собаке пища, то оказывается, что впоследствии у собаки слюноотделение происходит и без подкармливания, только при ощущения боли, при звуке колокольчика, почесывании спины. Во всех этих случаях условного рефлекса возникает контакт между центром слюноотделения и каким-либо анализатором в головном мозгу в зависимости от раздражения. Таким образом, основой для возникновения условных рефлексов является безусловный рефлекс.

Дальнейшие исследования Павлова показали, что если на собаку при условном рефлексе слюноотделения действовать еще каким-либо безусловным раздражителем, вызывающим простой рефлекс, то внимание собаки отвлекается, и проявление условного рефлекса затормозится. Чтобы уничтожить это явление *торможения*, нужно устранить новое раздражение и вновь сочетать безусловный раздражитель с условным. Такое же явление торможения имеет место у собаки и в том случае, если вызывать слишком часто проявление условного рефлекса без сочетания его с безусловным раздражителем. Но если

¹ Анализаторами называются рецепторные органы с относящимися к ним центрами головного мозга, воспринимающие определенного рода раздражения.

² Центр слюноотделения связан постоянно с пищевым анализатором, и в этом случае временная связь устанавливается между зрительным и пищевым анализаторами.

дать собаке отдохнуть, то проявление условного рефлекса опять будет иметь место и без безусловного раздражителя.

Так как центром условных рефлексов является кора головного мозга, то возможность образования условных рефлексов, их разнообразие и степень сложности всецело связаны с развитием головного мозга. Так, среди позвоночных животных условные рефлексы являются наиболее примитивными и однообразными у рыб; у млекопитающих же животных и человека — наиболее сложными и разнообразными.

Если у собаки, у которой достаточно прочно выработан какой-либо условный рефлекс, сочетать действие условного раздражителя (первого порядка), вызывающего этот условный рефлекс, с действием другого условного раздражителя (второго порядка) и повторить это много раз, то впоследствии этим вторым условным раздражителем без первого можно вызвать тот же условный рефлекс. Такие условные рефлексы, выработанные на основе других условных рефлексов, называются *рефлексами высшего порядка, или цепными*.

Ионная теория возбуждения

Относительно выяснения причин явления раздражимости у животных имеется ряд теорий. Наиболее приемлемой, по мнению физиологов, является *ионная теория возбуждения*. Согласно этой теории возбудимые животные клетки раздражаются ионами растворов солей, которые являются столь необходимыми для всякой живой клетки (см. гл. II). Прямым доказательством правильности этой теории являются наблюдения Леба над явлениями раздражения мышечного волокна. При помещении мышцы в растворы неэлектролитов, например, сахара, мочевины, глицерина, ни при каких условиях не обнаруживается сокращения. Что же касается растворов электролитов, то при удачном их подборе мышца под действием их сокращается продолжительное время.

По теории Леба нормальное покоее состояние мышцы зависит от определенного отношения одновалентных ионов к двувалентным ионам различных солей, например, натрия или калия — к кальцию или магнию. Но как только в мышцу ионы начинают диффундировать ионы солей натрия, отношение ионов солей в покоей мышце нарушается, так как происходит замещение ионов одной валентности ионами другой валентности, и тогда наблюдается явление сокращения.

По мнению Леба подобным замещением ионов в мышцах можно объяснить и ритмические сокращения сердечной мышцы, дыхательные движения и др.

Дальнейшее развитие ионной теории раздражения Леба было дано Лазаревым, который объясняет явления раздражения живых клеток действием ионов солей тем, что последние при изменении соотношения солей влияют на свертывание белков и на изменение поверхностного натяжения коллоидных частиц белков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гартман М., Общая биология ч. I и II, 1931 г.
2. Захарин А. А., Гистология, т. I, 1932 г.
3. Максимов Н. А., Курс физиологии растений.
4. Костычев С. П., Физиология растений.
5. Иост, Физиология растений.
6. Павлов И. П., Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности животных, 1925 г.

ГЛАВА VI

ОБЗОР ТИПОВ ЖИВОТНОГО И РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

СОДЕРЖАНИЕ. Типы животных. Тип простейших (Protozoa): жгутиковые (Flagellata), саркодовые (Sarcodina), споровики (Sporozoa), инфузории (Ciliophora). Тип губок (Porifera). Тип кишечнополостных (Coelenterata). Тип червей (Vermes): плоские черви (Platodes), круглые черви (Nematodes), кольчатые черви (Annelides). Тип червеобразных (Vermioidea). Тип иглокожих (Echinodermata). Тип мягкотелых (Mollusca). Тип членистоногих (Arthropoda): ракообразные (Crustacea), паукообразные (Arachnoidea), многоножки (Myriapoda), насекомые (Insecta). Тип хордовых (Chordata): оболочники (Tunicata), бесчерепные (Acrania), позвоночные (Vertebrata), круглоротые, рыбы, земноводные, пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие. Основные группы растительного мира. Словесные растения (Thallophyta), водоросли (Algae), грибы (Fungi). Мозговые растения (Briophyta). Папоротниковые (Pteridophyta). Семенные растения (Spermatophyta).

Современный органический мир, мир животных и растений, поражает нас многообразием форм и большим количеством существующих видов. Достаточно сказать, что в настоящее время насчитывают до 500 000 различных видов животных и до 300 000 различных видов растений. Для того чтобы разобраться во всем этом многообразии, необходимо как-то систематизировать известные нам виды животных и растений.

Эта задача выполняется особой биологической наукой — систематикой. Ниже, в гл. XVI, мы остановимся подробнее на основах современной систематики и на ее прошлом. Здесь же мы только отметим, что задачей современной систематики является группировка известных нам видов по признаку большей или меньшей близости видов между собою по происхождению. Близкие виды объединяются в один род, более близкие роды — в семейство, семейства — в отряд, отряды — в класс, и, наконец, близкие классы объединяются в один тип. Таковы основные систематические категории — основные потому, что часто приходится вводить промежуточные группы. Таким образом, основной систематической единицей является вид, объединяющий наиболее родственные и сходные особи, обычно беспрепятственно скрещивающиеся между собою, дающие подобное же потомство. Высшей систематической группой является тип.

Данные, приведенные в предшествующих главах, убеждают нас в том, что в отношении наиболее общих признаков мы можем констатировать значительное единство в том чрезвычайном многообразии форм, какое представляет нам современный органический мир.

Все организмы состоят или из одной или многих клеток, при всем их многообразии обнаруживающих единство в основном (протоплазма, ядро, митотическое деление клеток и пр.). Из главы об обмене веществ мы знаем, что, несмотря на различные типы питания, для всех животных характерно единство противоположных процессов: ассимиляции и диссимиляции, являющихся основным отличием живого.

Несмотря на ряд отличительных особенностей между животными и растениями (целлюлозная оболочка растительной клетки, встречающаяся преимущественно у растений, ряд особенностей в процессе обмена веществ и др.), мы должны отметить наличие известного единства всех основных процессов и в растительном и в животном организмах. Если, далее, мы обратимся, например, к животному миру, то в его пределах мы устанавливаем также большое единство при наличии значительного многообразия форм. Выше было отмечено, что высшей систематической группой современной систематики является тип.

Весь животный мир разделяется на несколько типов. Одни систематики насчитывают 9 типов, другие — больше, разделяя некоторые обширные типы на несколько типов. Каждый тип объединяет большое количество довольно различных видов животных, но обнаруживающих единство в наиболее существенных признаках, не считая тех, которые общи всем животным. Так, например, все разнообразные животные, тело которых состоит из одной клетки, по этому важнейшему признаку объединяются в тип одноклеточных, или простейших, а все животные, у которых во взрослом или зародышевом состоянии закладывается хорда, а над ней нервная трубка, относятся к типу хордовых, и т. д.

Ниже дается краткая характеристика типов животного и растительного мира, насчитывая это необходимо для правильного понимания проблем, разбираемых в следующих главах. В этом обзоре типы животных и растений рассматриваются в обычном порядке — от наиболее примитивных к более высокоорганизованным.

ТИПЫ ЖИВОТНЫХ

Тип простейших (Protozoa)

Правильнее было бы называть этот тип типом одноклеточных, так как нам уже известно (см. гл. IV), что клетки этих животных часто отличаются очень сложным строением.

С некоторыми из организмов, объединяемых в этот тип, мы уже знакомы из предшествующей главы (амеба, парамеций, эвглена). Характерным признаком типа является одноклеточность; самое же строение тела одноклеточных мо-

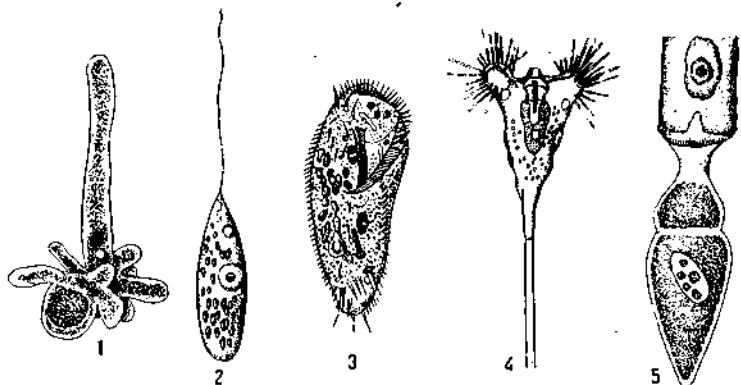


Рис. 65. Представители различных классов одноклеточных

1 — рожковидная амеба (*Amoeba proteus*); 2 — жгутиковая пералема (*Paramecium trichophorum*); 3 — инфузория стилидий (*Stylonychia mytilus*); 4 — sessile инфузория (*Tetrahymena quadricapitata*); 5 — спорангий хлорофиты (*Fucus* sp.).

жет быть очень различно, и они разделяются на четыре различных класса: 1) *жгутиковые* (Flagellata), 2) *саркодовые* (Sarcodina), 3) *споровики* (Sporozoa), 4) *инфузории* (Ciliophora) (рис. 65).

Рассмотрим, чем характеризуются представители этих классов.

Жгутиковые (Flagellata)

К классу жгутиковых, кроме рассмотренной выше эвглены (стр. 79), относится целый ряд одноклеточных, имеющих большее или меньшее число жгутиков. Некоторые из них образуют колонии (см. гл. IV). Очень характерно, что среди жгутиковых имеются формы, которые представляют собою растительные организмы, так как клетки их имеют клетчаточную оболочку и зеленые хроматофоры. Таковы, например, хламидомонады (*Chlamidomonas*). Другие же являются типичными животными. Таковы, например, из свободноподвижных — пералема (рис. 65), живущая в пресных водах, и поктылюка — в морской воде, различные виды трипанозом (паразитические формы). Известная нам эвглена является как бы промежуточной формой в этом отношении. Среди жгутиковых имеются и паразиты, живущие в различных органах животных и человека.

Из паразитических форм наиболее интересны различные виды *трипанозом* (*Trypanosoma*), живущих в крови человека и животных и являющихся причиной различных заболеваний, например: сонной болезни, очень часто встречающейся в тропиках среди

людей, вызываемой *Trypanosoma gambiense* и распространяемой с укусом мухи-госсипы, болезни дурин, распространенной среди лошадей и ослов в странах, окружающих Средиземное море, и у нас на юге и вызываемой *Trypanosoma equiperdum* и передающейся при непосредственном общении животных, и др.

Трипанозома имеет удлиненное тело и, кроме жгутика, имеет еще особую войнообразную колеблющуюся перепонку (рис. 66). Трипанозома в кровяных сосудах размножается делением.

При укусах мухой-госсипной человека, зараженного трипанозомой, последняя попадает в кишечник мухи, где происходит половой процесс, после чего она попадает в слюнные железы мухи и может со слюной последней попасть к человеку, укушенному госсипной, в крови которого начинается новый цикл размножения делением.

Саркодовые
(Sarcodina)

Из представителей
этого класса мы уже

знакомы с амебой (рис. 65). Саркодовые получили такое название от слова «саркода», что значит плазма, так как тело их представляет комочек плазмы, лишенный оболочки. Живут саркодовые в пресной воде, но особенно много их в морях. Передвигаются они, образуя псевдоподии, причем в одних случаях псевдоподии толсты и образуются в каких угодно направлениях, в других случаях они тонки и располагаются радиально вокруг тельца в виде лучей (рис. 27). Многие из саркодовых, особенно корнепожки, образуют на поверхности своего тельца раковины или из органических веществ, или из песчинок, склеенных между собою, чаще всего из известковых солей. Раковины имеют или одно



Рис. 66. Трипанозома (*Trypanosoma gambiense*)

Различные стадии продольного деления

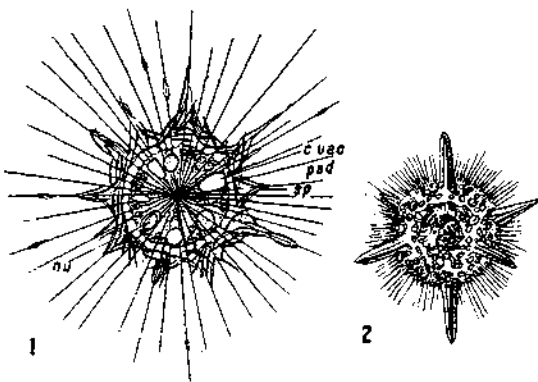


Рис. 67. Различные корнепожки

1 — солнечник (*Raphidophrys*; 2 — радиолария (*Actinomma asteractinon*)

более крупное отверстие, или много мелких отверстий, через которые выходят псевдоподии. Во многих случаях раковины имеют чрезвычайно сложную и толстую структуру. Когда такие одноклеточные умирают, они падают на дно моря, протоплазма истекает, раковины же остаются и, накапливаясь в течение тысячелетий на дне моря и подвергаясь цементации, образуют целые толщи известняков (например, залежи мела сплошь состоят из раковинок корнепожек). Все саркодовые по характеру своих псевдоподий разделяются на *корнепожек* (*Rhizopoda*), образующих самые разнообразные псевдоподии, подобно амебе: на *солнечников* (*Heliozoa*), имеющих округ-

лую форму, с тонкими псевдоподиями, располагающимися по радиусам в виде лучей, и на *радиоларий* (*Radiolalia*), или *лучисток*, внешне очень сходных с солнечниками, но отличающихся от них присутствием так называемой центральной капсулы, отделенной от остальной плазмы тонкой оболочкой (рис. 67). Солнечники и особенно радиоларии часто имеют твердый скелет.

Среди саркодовых много паразитических форм, которые живут в кишечнике человека и животных и вызывают различные заболевания.

Многие из корневожек в определенный период жизни превращаются в форму, имеющую жгутики, затем инцистируются. Из цисты же выходит снова корневожка, лишенная жгутов. Это свидетельствует о близком родстве корневожек с жгутиковыми одноклеточными и об их общем происхождении.

Споровики (Sporozoa)

К классу споровиков относятся исключительно паразитические формы, тело которых покрыто плотной оболочкой. Своё название они получили благодаря тому, что при размножении образуют споры. Последние образуются при делении споровика сразу на несколько частей, и такой способ размножения называется споруляцией. Эти споры, развиваясь, в одних случаях дают подвижные формы, двигающиеся при помощи псевдоподий, подобно корневожкам, в других же случаях из спор образуются особи, перемещающиеся при помощи жгутов.

Наиболее интересными из споровиков являются различные кокцидии (Coccidia) и гемоспоридии (Haemosporidia) как формы, паразитирующие у млекопитающих животных и человека (рис. 68).

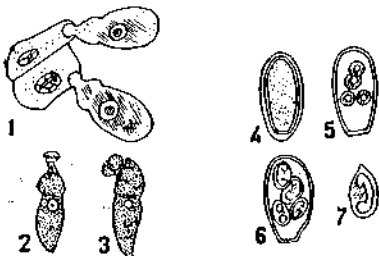


Рис. 68. Споровики

1 — грегарина (*Gregarina blattarum*), углубившаяся в клетки кишечника таракана; 2 и 3 — *Gregarina dujardini*; 4 — кокцидия (*Coccidium*) из печени кролика (зрелая форма); 5 — деление кокцидия на споры; 6 — циста со зрелыми спорами; 7 — отдельная спора

Цикл развития споровиков часто очень сложен. Мы вернемся еще к этому вопросу в следующей главе о размножении организмов.

Инфузории (Ciliophora)

К этому классу относятся организмы с высокой степенью дифференциации плазмы, подобно известному уже нам парамецию. Характерным признаком типичных инфузорий являются реснички, покрывающие их тело и служащие для передвижения, причем реснички могут быть или одинаковыми или разными, сплошь покрывать тело или только местами. В зависимости от расположения ресничек и их величины инфузории разделяются на *разноресничных* (Holotricha), *разноресничных* (Heterotricha), *хвосторесничных* (Peritricha) и *брюсторесничных* (Hypotricha) (рис. 69).

Кроме этих собственно ресничных (Ciliata) инфузорий, различают особый подкласс

сосущих инфузорий (Suctoria). Это по большей части сидящие на стебельке формы, имеющие во взрослом состоянии вместо ресничек тонкие щупальца, но в своем развитии проходящие ресничную стадию (рис. 65). Свободноживущие формы живут в пресной воде. Среди инфузорий, однако, есть паразитические формы, которые сильно отличаются от свободноживущих в связи с паразитическим образом жизни. Так, например, опалина (*Opalina galeatus*), живущая в кишечнике лягушки, является очень упрощенной формой: не имеет ротового отверстия и глотки и всасывает пищу всей поверхностью тела (рис. 69). В других случаях у паразитических форм образуются особые приспособления, как, например, у диплодинума (*Diplodinium*), паразитирующего в желудке живых жидкокрылых, большого развития достигают тонкие нервные волокна, образующие околочлотовое нервное кольцо (рис. 69).

Туп губок (Porifera)

Губки из многоклеточных животных являются более просто организованными, чем представители других типов, являясь в то же время весьма специализированными формами. Губки ведут сидячий образ жизни в воде, причем встречаются чаще в морях. Встречаются среди губок и одиночные и колоннальные формы (рис. 70).

Тело одиночной губки представляет собой мешок с одним большим отверстием, ведущим в полость, которая находится внутри тела губки, и многими маленькими, которые открываются в ту же полость.

По тонким каналам вода входит в тело губки, а из крупного отверстия выходит наружу. Наружная поверхность тела и мелкие каналы выстланы однородными плоскими клетками эктодермы. Стенки центральной полости выстланы жгутиковыми эпителием — энтодермой. В промежутке между экто- и энтодермой находится студенистое вещество, в котором разбросаны отдельные звездчатые клетки, полные клетки и различные скелетные образования: иглы или волокна из известкового, кремневого или рогового вещества. Канальцы губок имеют различное строение — от простого до очень сложного с расширениями и разветвлениями. Часто губки бывают колоннальными, что еще больше усложняет их строение. Они размножаются почкованием — отделением комплекса клеток, из которых развивается новая губка. Но, кроме того, они размножаются

и половым путем. Сквозь тело губки прогоняется все время ток воды. Этим током увлекаются внутрь губки разные пищевые частицы и мелкие организмы, которые захватываются клетками энтодермы и перевариваются внутри них. Своеобразное строение губок затрудняет решение вопроса о филогенетической связи их с другими типами животного мира, но изучение их развития дает возможность считать их близкими к типу кишечнополостных животных.

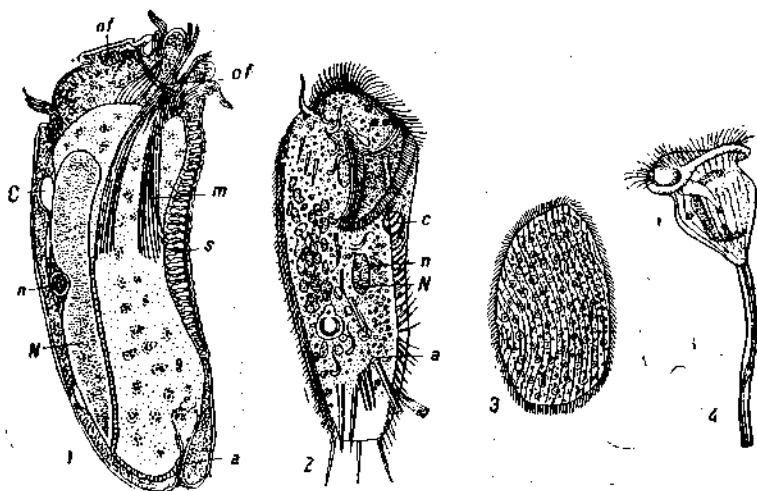


Рис. 69. Различные виды инфузорий

1 — *Diplodinium*: *N* — макронуклеус; *n* — микронуклеус; *C* — сократительная вакуоль; *nf* — чувствительные щупальца; темный вырост; *of* — окологлоточное нервное кольцо; *m* — миомеры; *s* — скелетная пластинка; *a* — задняя кишка; 2 — *Stylonichia*: *N* — макронуклеус; *n* — микронуклеус; *c* — выделительная вакуоль; *a* — анальное отверстие. 3 — опалина (*Opalina tanaiana*). 4 — сувойка (*Vorticella*).

Тип кишечнополостных (*Coelenterata*)

Представителем кишечнополостных может служить пресноводная гидра, строение которой рассматривалось выше (рис. 32). Характерной чертой строения представителей этого типа является мешкообразное тело с одним единственным отверстием, которое служит и ротовым и анальным. Отверстие это окружено щупальцами. Стенка тела состоит из двух слоев (экто- и энтодермы), разделенных бесструктурной мезоглеей; у некоторых групп кишечнополостных между энто- и эктодермой развивается средний слой клеток — мезенхима. Клетки в этих слоях разнообраз-

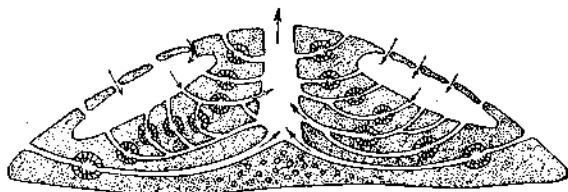


Рис. 70. Схематический продольный разрез губки рода *Spongilla*

Стрелками показано направление тока воды

ные; особенно характерно присутствие в эктодерме особых стрекательных клеток. Имеются лервиевые клетки и мышечные. Тело построено по лучевой симметрии.

По строению кишечнополостных можно разделить на три группы: гидроидные полипы, сифоидные полипы и медузы и гребневники (рис. 71).

Строение гидроидных полипов, к которым принадлежат пресноводная гидра и многие морские, главным образом колонияльные формы, наиболее простое. Но имеются более сложные сифоидные, или коралловые полипы, обычно более крупные. Эктодерма

у коралловых полипов, свисая в полость тела, образует глотку. Кроме того, в полость тела выдаются выросты стенок, которые делят ее на несколько частей. Некоторые полипы имеют известковый или роговой скелет, причем скелеты колоний коралловых полипов образуют в океанах острова и рифы.

К сифонидным полипам относятся, кроме того, актинии — одиночные животные с длинными щупальцами — также жители моря. Все полипы ведут сидячий образ жизни.

Медузы имеют вид как бы перевернутого полипа: рот со щупальцами обращен вниз, тело уплощено и имеет вид зонтика. Пищеварительная полость медузы образует радиальные и кольцевые каналы. Между экто- и энтодермой находится студенистое вещество.

Гребневники — животные, имеющие большую часть овальную или цилиндрическую форму. На переднем конце тела у них находится рот. Обычно они имеют два щупальца. На теле гребневника имеется 8 рядов гребневных пластинок, которые образованы склеившимися ресничками. Полость тела гребневников довольно сложно разветвлена. Тело некоторых гребневников немного сплюснуто, так что правильная лучевая симметрия несколько нарушена.

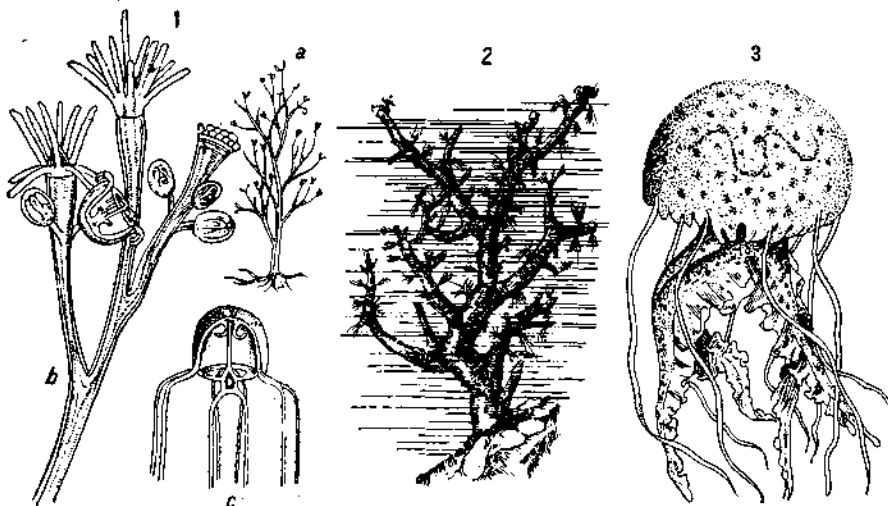


Рис. 71. Представители типа кишечнополостных

1 — гидроидный полип: а — общий вид колонии (естественная величина), б — несколько особей колонии при большом увеличении, с — гидроидная медуза, оторвавшаяся от колонии; 2 — коралловый полип; 3 — сифонидная медуза.

Кишечнополостные организмы сложнее, чем губки: их пищеварительная полость иногда устроена очень сложно благодаря многим разветвлениям; она служит и для пищеварения, и для выделения, и для дыхания.

У них имеются мускульные клетки. Нервная система, состоящая у гидры из разбросанных нервных клеток, у медузы образует кольцо. У медуз также имеются органы чувств: слуховые органы, или органы равновесия, органы зрения, обоняния.

Размножаются кишечнополостные, откладывая яйца, но у многих распространено и вегетативное размножение путем почкования, чередующееся с половым.

При всем разнообразии в строении кишечнополостных, общим для всех этих животных является сохраняющееся в течение всей жизни наличие двух слоев: эктодермы и энтодермы часто с мезенхимой между ними. Хотя в эктодерме и в энтодерме наблюдается наличие дифференцировки клеток, однако различные типы клеток еще не образуют тканей (см. гл. IV).

Этот тип наиболее спорный и многими в настоящее время разделяется на три отдельных типа, так как животные, относящиеся к нему, очень разнообразны. Общими чертами всех этих животных являются следующие: тело червей в отличие от первых двух типов построено по двубочковой симметрии; оно имеет удлинненную форму. Конечности отсутствуют. Нервная система состоит из головных узлов и брюшных нервных стволов, или цепочек. Выделительная система построена из особых трубочек. В общем тип этот организован более сложно, чем предыдущие.

Тип червей делится на три подтипа, которые считаются некоторыми за особые типы: 1) *плоские черви* (Platodes), 2) *круглые* (Nematodes), 3) *кольчатые* (Annelides).

Плоские черви представляют собою группу, стоящую на более низкой ступени организации чем другие.

Плоские черви (Platodes)

Тело сплюснутое. Кожа вместе со слоем мышц образует кожно-мускульный мешок. Полости тела нет, и внутренние органы лежат в рыхлой ткани — паренхиме, заполняющей тело.

Рот ведет в оканчивающийся слепо кишечник, а у некоторых паразитических форм кишечник отсутствует (например, солитер), и они питаются, всасывая пищу всей поверхностью тела. Органов дыхания и кровообращения нет. Черви эти — гермафродиты, и строение их половых органов достигает часто большой степени сложности.

Среди плоских червей имеются формы свободноживущие — класс ресничных червей. Они живут в пресной или морской воде. Все тело их покрыто ресничками, при помощи которых они передвигаются. К этому классу относятся, например, многие виды планарий.

К классу *сосальщиков* (рис. 72) относятся паразитические формы, например печеночная двуустка, паразитирующая в печени рогатого скота, овец и человека; ресничек у них нет, имеются две или несколько присосок, при помощи которых они прикрепляются к тканям хозяина. Одна из присосок окружает ротовое отверстие.

К классу *ленточных червей* относятся паразиты с членистым телом (рис. 72). Начинаясь тело головкой, на которой хорошо развиты различные крючки и присоски, затем идут членики — *проглоттиды*, количество которых достигает у некоторых червей 3—4 тысяч. Кишечного канала у ленточных червей нет. Сильно развиты органы размножения, имеющиеся в каждом членике. Цикл развития этих червей очень сложен: из яиц, попадающих в желудок животного, развивается пузырчатая личинка (финка), локализуемая в мышцах хозяина, которая может дать взрослую форму, если будет съедена другим животным. Поэтому ленточные черви имеют обычно главного хозяина, в котором живет взрослая половозрелая форма, и промежуточного, в котором развивается личинка.

В строении ленточных червей можно отметить много особенностей, указывающих на приспособление их к паразитическому образу жизни: хорошо развитый фиксаторный аппарат (крючки, присоски), сильно развитые органы размножения, благодаря которым черви эти производят огромное количество яиц. Это необходимо для того, чтобы они могли оставить потомство, так как много яиц погибает, не попадая в тело промежуточного хозяина. С другой стороны, у ленточных червей редуцированы многие органы: отсутствует кишечник, слабо развита нервная система, отсутствуют органы чувств — эти органы не имеют значения для них при паразитическом образе жизни.

Круглые черви (Nematodes)

Тело их, круглое в поперечном сечении, покрыто плотной кутикулой, предохраняющей червей от действия пищеварительных соков. Характерными особенностями этого подтипа являются наличие только продольной мускулатуры и отсутствие клеток, несущих реснички или жгутики. Имеется пищеварительный канал с ротовым и анальным отверстиями. Кровеносной системы и органов дыхания нет. Большинство круглых червей — раздельнополы (рис. 72).

Внутренние органы лежат как бы в полости тела, образованной кожно-мускульным мешком. Но на самом деле настоящей полости тела у них нет, так как пространство между стенками тела и внутренними органами заполнено сильно вакуолизованными, мало заметными клетками. Круглые черви — паразиты: например, аскарида, трихина, острица и другие. Развитие их происходит обычно без превращения.

Кольчатые черви (Annelides)

Это наиболее сложно организованные из червей, свободноживущие формы. Тело их разделено на кольца (сегменты). Внутренние органы лежат в полости тела, выстланной эпителием, которая носит название вторичной полости тела (целом) (рис. 72). Полость тела разделена мускульными перегородками на сегменты. Кишечный канал, в котором имеются ротовое и анальное отверстия, проходит по всему телу сквозь перегородки между сегментами.

У кольчатых червей есть кровеносная система, состоящая из спинного и брюшного сосудов, соединенных поперечными кольцами. У некоторых морских форм есть также кожные жабры, служащие для дыхания. Нервная система состоит из надглоточного узла и брюшной нервной цепочки; в каждом сегменте лежат два нервных узла (ганглия), которые соединяются друг с другом перемычками. Кольчатые черви большею частью гермафродиты. К этому подтипу относятся многие морские формы, некоторые пресноводные (пиявки) и живущие в почве (земляные черви).

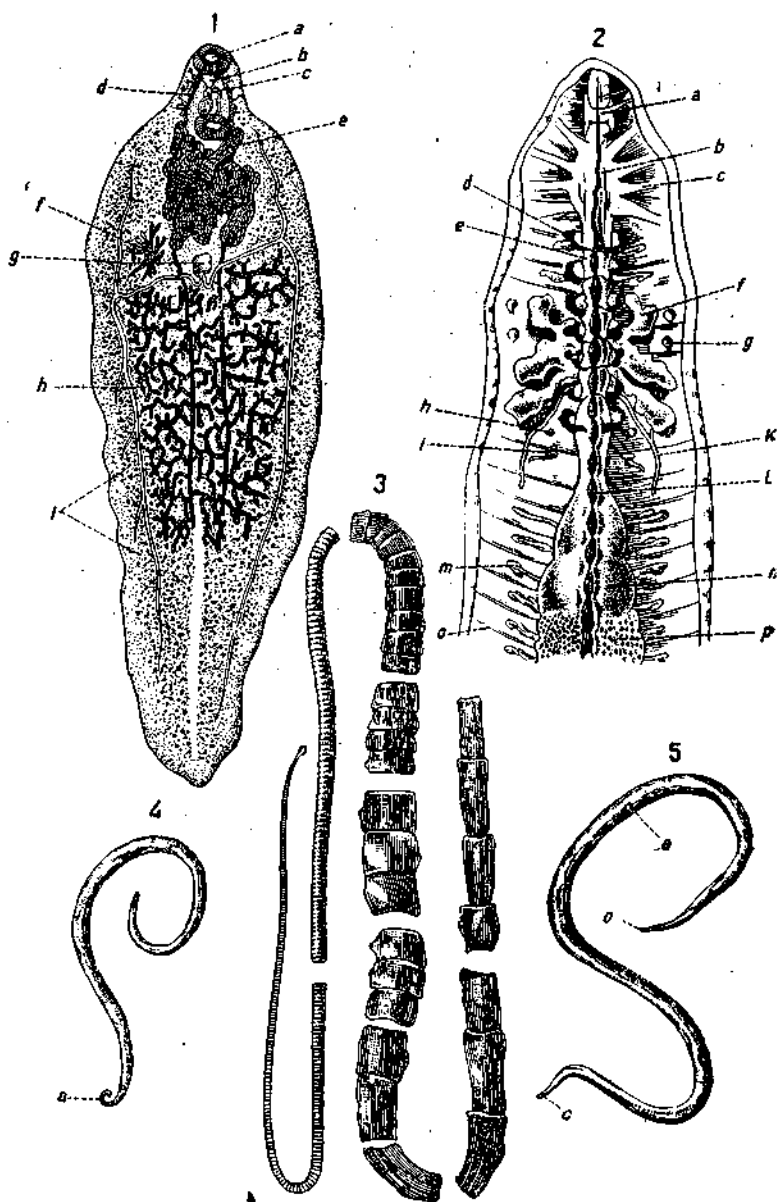


Рис. 72. Представители типа червей

1 — печеночная двуустка (*Fasciola hepatica*): *a* — рот; *b* — глотка; *c* — половое отверстие; *d* — пищеварительный канал; *e* — матка; *f* — яичники; *g* — склеротическая железа; *h* — семенники; *i* — желточники. 2 — передняя часть дождевого червя (высвита): *a* — надглоточный узел; *b* — глотка; *c* — глоточные мышцы; *d* — боковые сердца; *e* — пищевод; *f* — семенные мешки; *g* — семяприемники; *h* — яичники; *i* — яйцевод; *k* — семяпроводы; *l* — зоб; *m* — нефриды; *o* — диафрагма (перегородка между сегментами); *n* — мышечный желудок; *p* — кишка. 3 — солитер (*Taenia saginata*). 4 и 5 — человеческая аскарида (*Ascaris lumbricoides*): 4 — самец; 5 — самка; *a* — половое отверстие; *o* — ротовой, *c* — хвостовой конец

Характерной чертой этого подтипа является наличие второй полости тела и метамерность — один сегмент повторяет строение другого; в каждом сегменте лежат нервные узлы, выделительные органы в виде воронки с выводной трубкой, пробурывающей перегородку и выходящей в следующий сегмент, и т. д.

Развитие многих кольчатых червей происходит сложно: из яйца развивается личинка особой формы с кольцом ресничек, называемая «трохофорой», которая плавает свободно в воде, а затем превращается в взрослую форму (рис. 73).

Несмотря на большое разнообразие различных подтипов червей, они представляют собою группы, связанные, несомненно, происхождением от общих предков. На основании изучения развития кольчатых червей и сходства их личинок (трохофоры) с кишечнополостными

зоологи полагают, что черви происходят от кишечнополостных, и среди этих последних наиболее близкими к червям являются, повидимому, гребневики (*Stenophora*) (стр. 132).

Близко к кольчатым червям стоит класс колеров (Rotatoria). Это — микрокопические животные, встречающиеся в пресной и морской воде. Характерной их особенностью является наличие так называемого колероватного аппарата, который помещается на переднем конце тела, окружает рот

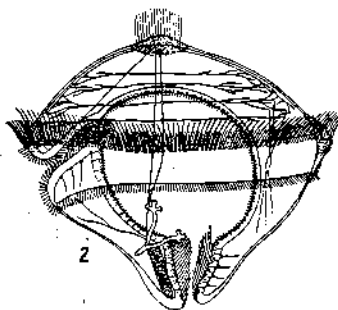


Рис. 73.

1 — колероватка; 2 — трохофора — личинка кольчатого червя

и состоит из ресничек, обычно находящихся в быстром мерцательном движении. Этот колероватный аппарат служит главным органом движения этих животных, а также загоняет в рот пищу (рис. 73).

Некоторые колероватки очень похожи на трохофору, личинку многих кольчатых червей, и многие зоологи считают, что общим предком кольчатых червей и колероваток были формы, сходные по строению с трохофорой, причем колероватки являются формами, наименее удалившимися от трохофорной стадии в процессе эволюции.

Тип червеобразных (Vermetoidea) Этот тип также иногда объединяется в один с предыдущим.

К нему относятся своеобразно организованные колониальные организмы — мшанки (рис. 74), часто встречающиеся в морских и пресных водах, и одиночные морские животные — плечеполгие.

Тип иглокожих (Echinodermata) Если черви, происходящие несомненно от предков с лучевой

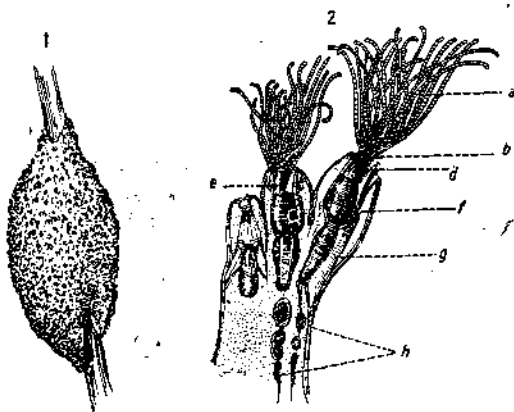


Рис. 74. Мшанки

1 — мшанка (*Plumatella fungosa*) — общий вид колонии на стебле водного растения. 2 — часть колонии: а — щупальца; б — подставка для щупалец; д — е — пищевод; ф — желудок; г — мускул; h — канал со статобластами (почками, служащими для размножения)

симметрией (кишечнополостные), приобрели в процессе эволюции двубокую симметрию тела, то тип иглокожих представляет собою чрезвычайно своеобразную, спе-

диализированную группу животных, характеризующуюся прежде всего лучевой симметрией. К нему относятся довольно много морских животных: морские звезды, морские ежи, офиуры, морские лилии, голотурии (рис. 75), которые являются жителями морского дна.

В коже у них находятся известковые пластинки, образующие иногда очень плотный скелет (морские ежи), иногда разбросанные (голотурии). Строение иглокожих довольно сложное. Они имеют вторичную полость тела, выстланную эпителием.

Кишечный канал имеет ротовое и заднепроходное отверстия, которые расположены обычно на разных концах тела.

Под кожей около рта лежит кольцо нервной системы, от которого отходят ответвления в лучи. С нервной системой соединены органы чувств: слуховые пузырьки, глаза, щупальцы. Под нервной системой расположено кольцо кровеносной системы, повидимому, замкнутой. Под кровеносной системой лежит кольцо наиболее характерной для иглокожих водоносной, или амбулякральной, системы: она состоит из сосудов, заполненных прозрачной водянистой жидкостью с редкими амебовидными клетками. Стенки водоносной системы выстланы эпителием и состоят из мускульных клеток. От этих сосудов отходят выросты — амбулякральные ножки, высовывающиеся из особых отверстий в известковом скелете. Система эта сообщается с внешней средой особой пористой пластинкой, через которую в сосуды попадает вода.

Водоносная система служит для движения животных: когда стенки сосудов сокращаются и вода из них переходит в каналы, они вытягиваются и присасываются к какому-нибудь предмету. Когда ножки сокращаются и вода выходит из них, животное подтягивается к тому месту, к которому оно прикирилось. Водоносная система служит также дыхательной и выделительной.

Иглокожие больше частью раздельнополы, но встречаются и гермафродиты. Размножаются они, откладывая яйца, из которых развиваются личинки. Интересно, что личинки построены по двубоковой симметрии и лишь впоследствии дают животных, построенных по лучевой симметрии. Это обстоятельство указывает на то, что предки иглокожих были построены по двусторонней симметрии, а лучевая выработалась у них позже.

Иглокожие больше частью раздельнополы, но встречаются и гермафродиты. Размножаются они, откладывая яйца, из которых развиваются личинки. Интересно, что личинки построены по двубоковой симметрии и лишь впоследствии дают животных, построенных по лучевой симметрии. Это обстоятельство указывает на то, что предки иглокожих были построены по двусторонней симметрии, а лучевая выработалась у них позже.

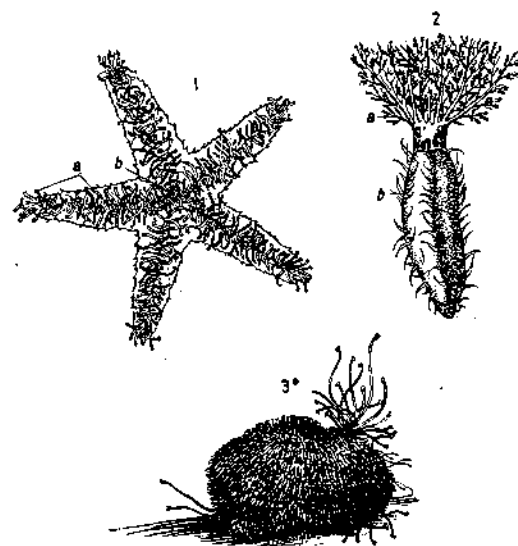


Рис. 75. Представители типа иглокожих

1 — морская звезда (*Echinaster scutus*) с ротовой стороны: *a* — амбулякральные ножки; *b* — рот. 2 — голотурия (*Dissipatus*) с распростертыми щупальцами: *a* — щупальца; *b* — амбулякральные ножки. 3 — морской еж (*Brissopsis lyrifera*) с вытянутыми амбулякральными ножками

Повидимому, иглокожие происходят от животных двусимметричных и имевших вторичную полость тела. Затем эта группа животных вторично приобрела лучевую симметрию и другие особенности, характеризующие ее как специализированную группу.

Тип моллюсков (Mollusca)

Этот тип представляет собою также тип специализированный и включает очень разнообразных по своей организации животных, стоящих на довольно высокой ступени организации.

Тело этих животных нерасчлененное, большей частью покрыто раковиной, построено по двубоковой симметрии, но она часто нарушается спиральной закрученностью тела или неравномерным развитием его частей.

Кожа их, очень богатая железами, срастаясь с мускулами, образует кожно-мускульный мешок. Мускулатура главным образом гладкая, развитая очень хорошо.

Обычно у моллюсков развивается складка кожи, одевающая тело со спины, называемая мантией. Мантия на поверхности образует раковину, служащую моллюскам хорошей защитой.

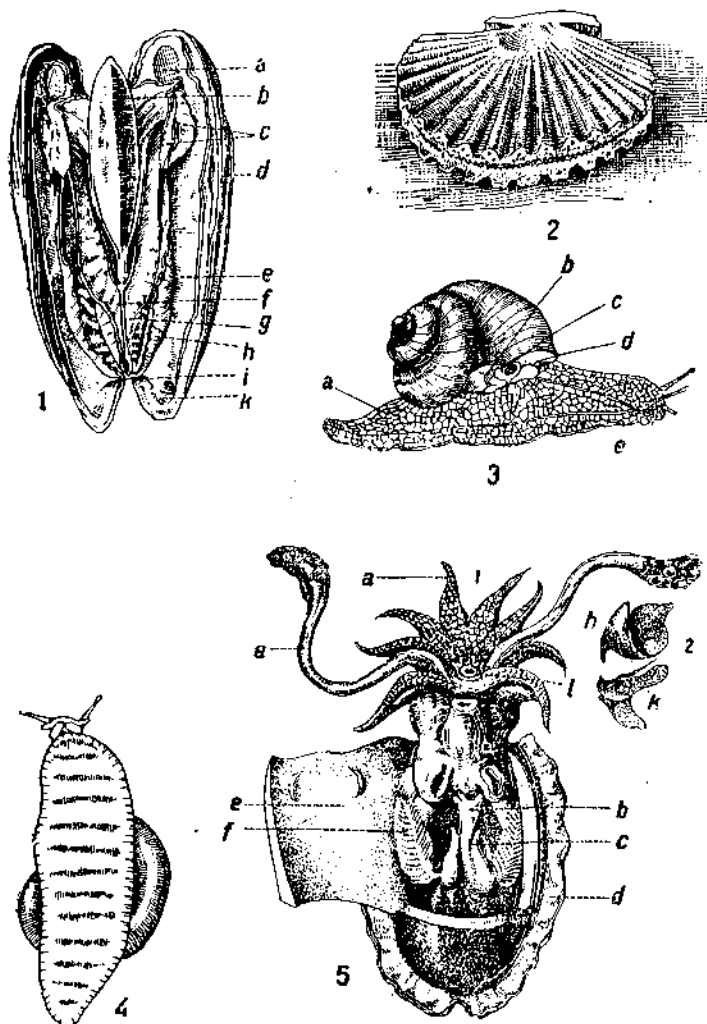


Рис. 76. Представители типа мягкотелых

1 — двустворчатый (Unio): *a* — закрывательный мускул; *b* — нога; *c* — ротовые щупальца; *d* — раковина; *e* — мантия; *f* — мускул ноги; *g* — внутренний листок жабры; *h* — внешний листок; *i* — клоакальный сфинктер; *k* — край мантии. 2 — морской гребешок (Pecten). 3 — садовая улитка (Helix pomatia): *a* — нога; *b* — отверстие, ведущее в легочную полость; *c* — задний проход; *d* — край мантии, выступающий из-под раковины; *e* — отверстие половых органов. 4 — ползущая улитка. 5 — каракатица (Sepia): *a* — щупальца; *b* — задний проход; *c* — сопочки с отверстиями выделительных органов; *d* — кожа; *e* — мантия; *f* — жабры; *h* и *п* — челюсти; *l* — рот

По строению раковины и тела моллюсков можно разделить на три основные группы: 1) двустворчатых, например беззубка, 2) брюхоногих, например садовая улитка, 3) головоногих, например каракатица (рис. 76).

У моллюсков имеется вторичная полость тела, по развитию она слабо.

Органы пищеварения у моллюсков имеют достаточно сложное строение.

Кровеносная система не замкнутая, но у некоторых форм (головоногих) строение ее довольно сложно. Имеется сердце, артерии и вены, причем в сердце попадает кровь только артериальная, предварительно насыщенная кислородом в органах дыхания. Органом выделения служат почки.

Нервная система разбросанно-узловая: имеется три пары главных нервных узлов, соединенных спайками, от которых отходят нервы по всему телу. Кроме этих главных узлов, у многих моллюсков есть и другие нервные узлы в разных частях тела.

Довольно хорошо развиты органы чувств: зрения, обоняния, вкуса, слуха (равновесия).

Размножаются моллюски исключительно половым путем. Встречаются как раздельнополые, так и гермафродитные формы, причем особенно интересно, что у некоторых моллюсков встречаются гермафродитные железы, производящие то яйца, то сперматозоиды.

Развитие у некоторых моллюсков идет с превращением, причем личинка их несколько напоминает трохофору, у других развитие происходит без превращения. Раковина обычно появляется очень рано. Большая часть моллюсков — жители воды, но довольно много форм живет и на суше.

Сходство личинок многих моллюсков с червями заставляет полагать, что моллюски происходят от какой-то группы червей, имевших вторичную полость тела, но, вероятно, не имевших членистого строения тела.

Тип членистоногих (Arthropoda)

покрыто хитиновым слоем.

Мышцы обычно все поперечнополосатые. Они не образуют сплошного кожно-мышечного мешка, а прикрепляются отдельными пучками к наружному хитиновому скелету.

Вторичная полость тела развита хорошо.

Пищеварительный канал имеет ротовое и анальное отверстия и разделен на три отдела: переднюю, среднюю и заднюю кишку. Имеются пищеварительные железы.

Кровеносная система не замкнутая, главный орган ее (сердце) расположен на спинной стороне; по нему кровь течет вперед, затем выплывает в полость тела и течет между органами спереди назад.

Органами дыхания служат жабры (у ракообразных) или трахеи у наземных форм — паукообразных, многоножек, насекомых.

Трахеи представляют собою целую систему трубочек, в стенках которых имеется хитин. Трубочки эти сообщаются с внешней средой посредством особых отверстий — дыхалец, через которые воздух входит в трахеи. Трахеи разветвляются по всему телу и оканчиваются очень тонкими трубочками, окутывающими все внутренние органы; через их стенки происходит обмен газов. Таким образом, несмотря на слабое развитие кровеносной системы, газообмен идет достаточно интенсивно.

Нервная система состоит из надглоточного (головного) ганглия и брюшной нервной цепочки.

В организации членистоногих заметно сходство с кольчатыми червями, но только сегменты их обычно неодинаковы и специализированы в зависимости от функций; различно устроены и придатки сегментов, имеющие то форму сяжков, то челюстей, то ходильных ног.

Представляя собою высшую по своей организации группу беспозвоночных животных, членистоногие, несомненно, происходят от червеобразных предков, по своему строению наиболее близких к кольчатым червям. Тип членистоногих очень обширен и разнообразен. К нему относятся четыре следующих главнейших класса (рис. 77).

1. Ракообразные (Crustacea)

сливаются, образуя головогрудь. Дышат ракообразные жабрами.

2. Паукообразные (Arachnoidea)

совсем не разделено на части. Дыхание трахейное.

3. Многоножки (Myriapoda)

пары ног с коготками. Дыхание трахейное.

4. Насекомые (Insecta)

большого количества отдельных маленьких глазков, занимают очень большое место на голове и служат, вероятно, главным образом для общей ориентировки в пространстве.

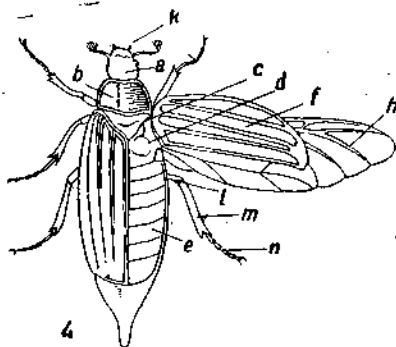
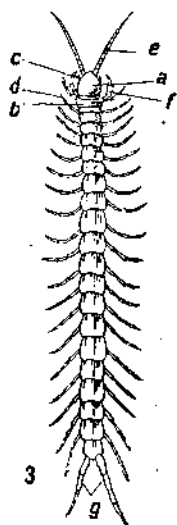
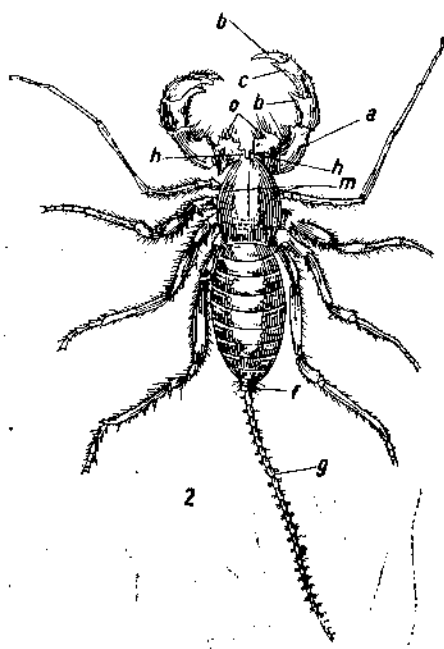
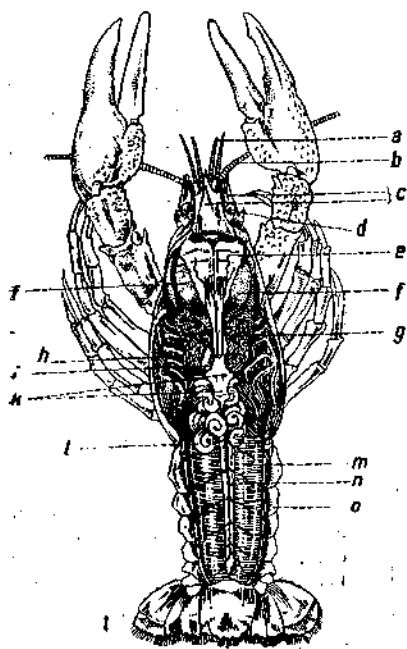


Рис. 77. Представители главнейших классов типа членистоногих

1—ракообразное—вскрытый речной рак (*Astacus fluviatilis*): а и б—две пары усиков; с—панцирь головы; d—глаза; е—желудок; f—мускулы жвала; g—печень; h—жабры; i—семенник; k—сердце; l—выносящие семенные протоки; m—брюшная артерия; n—задняя кишка; o—мускулы брюшка.
 2—наукообразное (*Mastigoproctus giganteus*): а—вторая пара челюстей, состоящая из частей o, б, с; f—задние членики брюшка с хвостовидным придатком g; h—первая пара челюстей; m—глазки.
 3—многоножка (*Scoropendra morsitans*): а—голова; б—ближайший к ней членик; с, d, f—ее конечности; е—усики; g—задняя пара конечностей.
 4—насекомое—майский жук (*Melolontha vulgaris*) (схема): а—голова; б, с, d—три членика груди; е—брюшко; f—надкрылья; h—задняя пара крыльев; k—щупальца внешних челюстей; l, m, n—части ног.

Ротовые части имеют различное строение в зависимости от способа питания. Наиболее типичное строение имеют ротовые части грызущего типа, например у черного таракана; у него имеется верхняя губа, две пары челюстей и нижняя губа. У комара ротовые части колющие; в них видоизмененная нижняя губа образует хоботок, а челюсти превращены в иглы. Видоизмененные ротовые части имеются и у бабочек: они имеют длинный хоботок, образованный слившимися нижними челюстями.

К груди, образованной тремя члениками, прикреплены три пары ног и крылья, которых обычно две пары или одна. Иногда крылья отсутствуют. Крылья представляют собой выросты кожи, в которые входят разветвления трахей, образующие жилкование крыльев.

Нужно отметить у насекомых хорошо развитую трахейную систему, высоко организованную нервную систему и органы чувств. У них хорошо развиты надглоточный и

подглоточный нервные ганглии, причем особенно высоко организован надглоточный ганглий — головной мозг, имеющий несколько отделов.

Размножаются насекомые исключительно половым путем. Развитие их обычно сопровождается метаморфозом: он может быть полным, если насекомое проходит стадии личинки, куколки и взрослого насекомого — имаго, и неполным, если личинка, вырастая, непосредственно превращается во взрослое насекомое.

Хордовые представляют собой выс-

Тип хордовых (Chordata)

ший тип организации животных, включающий главным образом позвоночных животных. У большинства имеется внутренний скелет, основой которого является спинная струна, или хорда-та, состоящий из клеток, сильно вакуолизированных, с толстыми оболочками. У низших хордовых хорда сохраняется в течение всей жизни, у высших она вполне замещается развивающимся вокруг нее осевым костным скелетом (позвоночник). Центральная нервная система расположена на спинной стороне и лежит над хордой. Кровеносная система замкнутая, и главный ее орган — сердце — располагается на брюшной стороне. К типу хордовых относятся

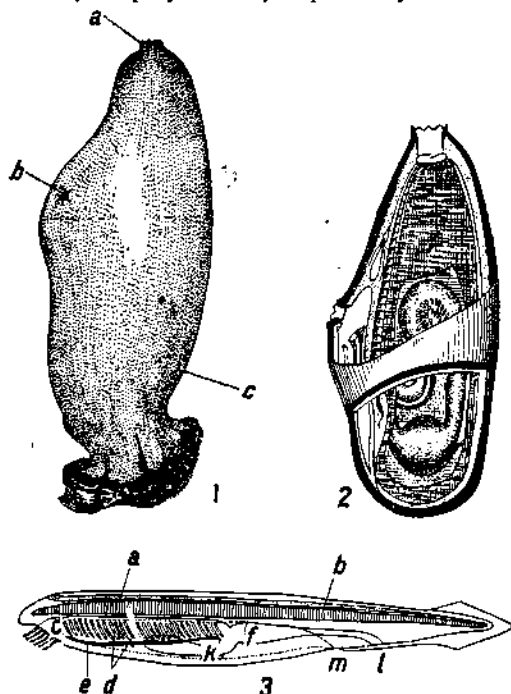


Рис. 78.

1 — 2 — асцидия (*Ascidia mentula*): а — ротовое отверстие; б — выходное отверстие; с — туника. 2 — схема расположения органов внутри асцидии. 3 — ланцетник (*Amphioxus lanceolatus*): а — спинной мозг; б — хорда; с — рот; d — жаберные щели; e — жаберная артерия; f — печень; g — кишечник; i — заднепроходное отверстие; m — брюшная пора (схема)

посится большое количество животных. В нем выделяют три подтипа: 1) оболочники (личиночно-хордовые) (*Tunicata*), 2) бесчерепные (*Acralia*) и 3) позвоночные (*Vertebrata*).

К этой группе относится исключительно морские животные, тело которых покрыто плотной оболочкой (туника), содержащей клетчатку¹. К ним относятся асцидии (рис. 78) — животные, ведущие сидячий образ жизни, сальпы — свободно плавающие организмы. Тело асцидий бочкообразной или мешкообразной формы с двумя трубками-сифонами: в одной трубке — ротовое, в другой — анальное отверстие (рис. 78).

Дышат асцидии жабрами. На основании изучения строения оболочников их как будто бы нельзя связать в один тип с хордовыми, и долгое время их выделяли в особый тип беспозвоночных. Но, хотя организация взрослой асцидии не несет признаков, харак-

¹ Оболочники представляют собой единственную группу животных, содержащих клетчатку, которая так характерна для оболочек растительных клеток.

терных для типа хордовых, их личинки — хвостаты; плавающие органы имеют на спинной стороне нервную трубку с расширением спереди в виде пузыря и лежащую под ней хорду. С переходом во взрослое состояние личинки претерпевают регрессивный метаморфоз, поэтому оболочников следует рассматривать как специализированную группу животных, у которых, в связи с приспособлением главным образом к сидячему образу жизни, регрессирована хорда и другие признаки. Повидному, предками оболочников были животные, более высоко организованные, с типичными признаками хордовых.

2. Бесчерепные (Asteria)

Представителем этого подтипа является ланцетник (*Amphioxus lanceolatus*) (рис. 78). Это — маленькое животное, длиной около 6 см, которое живет на дне моря, зарываясь в песок.

Ланцетник является как бы живым ископаемым, так как организация его, повидному, очень близка к организации предков позвоночных животных и, в отличие от оболочников, носит не регрессивный, но более примитивный характер.

Тело ланцетника напоминает по форме рыбу; оно сплющено с боков, заострено спереди и сзади и оканчивается плавником, представляющим собою складку кожи. На переднем конце находится рот с щупальцами. На спинной стороне ланцетника расположена нервная система, представляющая собою трубку с отходящими от нее нервами. Под нервным стволом лежит хорда, сохраняющаяся в течение всей жизни. Органами дыхания служат жаберы. Жаберные щели расположены в передней части кишечника (рис. 78). Эти жаберные щели открываются у взрослого ланцетника на наружу, а в особую перибранхиальную полость, сообщаемую отверстием с наружной средой. Кровеносная система у ланцетника замкнутая; главными сосудами являются спинной и брюшной. Мешкообразного сердца у ланцетника нет, ему и соответствует брюшная аорта.

Из органов чувств известны: обонятельная ямочка, лежащая на переднем конце тела, органы вкуса, зрения и осязания. Размножается ланцетник половым путем. Это животное раздельнополое.

3. Позвоночные (Vertebrata)

Для позвоночных животных характерно присутствие внутреннего скелета, главной частью которого является позвоночный столб, который развивается вокруг хорды и лежащей под ней нервной трубки. Для них также характерно присутствие чешуи, в котором помещается головной мозг. Тело делится на голову, туловище и хвост и обычно имеет две пары конечностей.

Подтип позвоночных делится на следующие 6 классов: 1) круглоротые (*Cyclostomata*), 2) рыбы (*Pisces*), 3) земноводные (*Amphibia*), 4) пресмыкающиеся (*Reptilia*), 5) птицы (*Aves*), 6) млекопитающие (*Mammalia*).

1. Круглоротые (Cyclostomata)

Это водные животные с вытянутым рыбообразным телом, непокрытым чешуей телом, на котором вляются только непарные плавники; парных конечностей нет. Органами дыхания служат жаберы, причем имеется 6—14 жаберных щелей. Характерным для этого класса является присутствие только одного обонятельного отверстия и отсутствие челюстей. К этому классу относятся миноги и миксини, ведущие частично хищный, частично паразитический образ жизни.

Таким образом, круглоротые являются наиболее просто организованными формами среди позвоночных. Они представляют собою особую группу рано отделившихся от примитивных рыбообразных предков позвоночных.

2. Рыбы (Pisces)

Отличаются от круглоротых присутствием челюстей и наличием парных конечностей — плавников. Носовые отверстия у них парные, жаберных щелей до 7 пар. Наибольшее количество представителей современных рыб относится к отряду костистых рыб.

Рыбы — животные, хорошо приспособленные к водному образу жизни. Пищеварительный канал начинается ртом с зубами и малоподвижным языком. Затем идут пищевод, желудок и кишка. Пищеварительной железой является главным образом печень с желчным пузырем; поджелудочная железа у большинства рыб развита слабо.

Своеобразным органом, развитым у многих рыб, является плавательный пузырь, орган, образующийся выпячиванием верхней стенки пищевода и служащий главным образом гидростатическим аппаратом. У некоторых рыб (двоякодышащих) плавательный пузырь имеет членистое строение и является органом дыхания. Интересным является то обстоятельство, что плавательный пузырь развивается из тех же зачатков, что и легкие других позвоночных (гомологичные органы), что дает возможность считать плавательный пузырь двоякодышащих рыб органом переходного типа. Кровеносная система рыб состоит из сердца и сосудов (вен и артерий). Сердце рыб двукammerное, состоит из одного предсердия и одного желудочка (рис. 79). Кровь в сердце целиком венозная и из сердца идет в жаберы, где насыщается кислородом, затем собирается в спинную аорту, от которой идут артерии по всему телу. Венозная кровь собирается в сердце.

Таким образом, у рыб имеется только один круг кровообращения.

Органами выделения являются почки, причем у рыб имеются еще так называемые головные почки, которые у представителей других классов позвоночных развиты только в зародышевом состоянии. Мозг, как и у других позвоночных, состоит из 5 главных отделов: переднего мозга (оболочечные доли и большое полушарие), промежуточного (с придатками — эпифизом и гипофизом), среднего, заднего (мозжечка) и продолговатого.

У рыб развит больше всего средний мозг, передние полушария — маленькие. Органы чувств у рыб следующие: глаза, органы слуха, в которых имеется только внутреннее ухо, служащее органом равновесия, органы обоняния и специальный орган чувств, свойственный рыбам, — боковая линия, воспринимающая степень давления воды. Размножение половое. Оплодотворение и развитие зародыша происходит в большинстве случаев в воде.

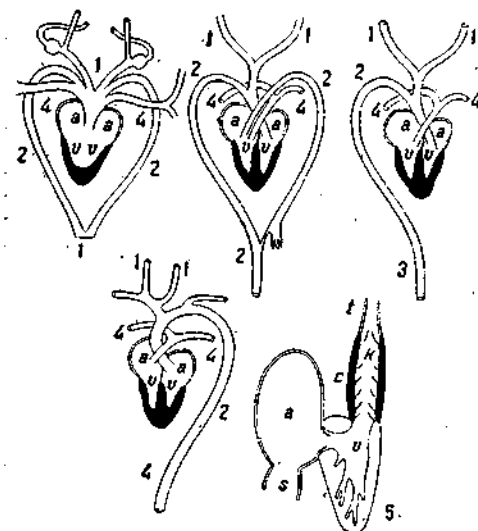


Рис. 79. Схема строения сердца позвоночных

1 — земноводное; 2 — пресмыкающееся; 3 — птица; 4 — млекопитающее; 5 — рыба: а — предсердие, в — желудочек, 1, 2, 4 — артериальные дуги, 3 — венозный спуск, с — артериальный конус с клапанами (k), t — жаберный артериальный ствол

ных большой круг кровообращения не вполне ограничен от малого. Из желудочка выходит аорта, делящаяся на две ветви; каждая ветвь дает три дуги: 1) сонную артерию, по которой к голове идет артериальная кровь; 2) зорную дугу, по которой смешанная кровь идет по всему телу; 3) кожно-легочную, в которую попадает венозная кровь, идущая из кожи и легких, откуда она возвращается в сердце, в левое предсердие, уже насыщенная кислородом.

Все три порции крови выходят из сердца при сокращении желудочка; полного смешения артериальной и венозной крови в желудочке не происходит благодаря морщинистости его стенок.

Органами выделения являются почки, причем мочеточники впадают в клоаку, в которую открываются также задняя кишка и яйцеводы у самок.

Мозг лягушки имеет те же отделы, что и мозг рыбы, но у нее лучше развиты большие полушария, а мозжечок еще меньше, чем у рыб.

В строении органов чувств нужно отметить следующие различия: у земноводных развито не только внутреннее, но и среднее ухо. Оплодотворение обычно внешнее. Развитие зародыша большей частью идет в воде и сопровождается превращением.

Это уже вполне наземные животные. Кожа их покрыта роговой чешуей или пластинками. В течение всей жизни дышат легкими. У большинства развиты парные конечности пятипалого типа, у некоторых (змеи) конечностей нет. По сравнению с земноводными можно отметить следующие черты усложнения организации: сердце имеет два

3. Земноводные (Amphibia)

Все вышеописанные группы хордовых являются водными животными.

Амфибии представляют собой класс хордовых, перешедших к наземному образу жизни, но сохранивших в той или иной мере связь с водной средой. В гл. XVI мы рассмотрим вопрос о происхождении амфибий и их связи с водными рыбообразными предками.

Лягушка и тритон — характерные представители этого класса. У большинства земноводных имеются парные пятипалые конечности. По сравнению с рыбами можно отметить следующие особенности в организации земноводных, связанные с переходом к наземному образу жизни: для дыхания служат мешкообразные легкие и кожа (у лягушки — жабры). Имеется два круга кровообращения: сердце трехкамерное: два предсердия и один желудочек (рис. 79). В левое предсердие попадает из легочных вен артериальная кровь, в правое — венозная из венозного синуса.

Из предсердий кровь поступает в желудочек, где частично смешивается. Таким образом, у земноводных

предсердия и желудочек, с неполной перегородкой, так что большой и малый круги кровообращения еще не вполне отграничены один от другого, только у крокодилов перегородка между правым и левым желудочком полная (рис. 79).

Легкие также более сложно организованы: у многих пресмыкающихся они разделены на несколько отделов с особыми системами легочек.

У земноводных сохраняются на всю жизнь так называемые первичные почки, у пресмыкающихся же они развиты только у зародышей, у взрослых форм заменяются вторичными почками. Первичные почки, редуцируясь, образуют придатки половых желез. Нервная система имеет также более сложное строение: в головном мозгу наблюдается большее развитие передних полушарий, которые отчасти покрывают задние лежащие части мозга. На поверхности передних полушарий развивается серое вещество (нервные клетки).

Оплодотворение внутреннее. Яйца пресмыкающихся покрыты кожистой скорлупой. Развитие зародышей происходит обычно вне тела матери и идет без превращения.

Пресмыкающиеся большей частью жители суши (змеи, ящерицы и др.), но среди них встречаются также обитатели пресной воды (черепахи, некоторые змеи, крокодилы) и моря (черепахи).

По происхождению пресмыкающиеся связаны с земноводными и происходят от вымерших земноводных, приспособившихся вполне к наземному образу жизни.

Все описанные выше типы животных беспозвоночных и хордовых не имеют постоянной температуры тела; их называют «холоднокровными», так как температура их тела зависит от окружающей среды. Птицы и млекопитающие характеризуются, наоборот, постоянной температурой тела и наиболее сложной организацией.

Организация птиц связана с приспособлением их к воздушному образу жизни. Характерные черты этого класса следующие: тело покрыто перьями, передние конечности превращены в крылья. Кости полые, наполнены воздухом. В строении скелета можно отметить: слияние многих костей (позвонков, тазовых и др.), которое делает его очень прочным при большой легкости, и развитие грудной кости, образующей киль, служащий для прикрепления мышц, приводящих в движение крылья во время полета.

5. Птицы (Aves)

В строении органов пищеварения также имеется много своеобразного: отсутствуют зубы, имеется два отдела желудка — железистый и мускульный; кишки короткие, но на всем их протяжении происходит всасывание переваренной пищи.

Сердце четырехкамерное, оба круга кровообращения отграничены друг от друга. Развиты только правая дуга аорты (рис. 79).

Органы дыхания построены очень сложно: легкие не мешкообразные, бронхи разветвляются на многие трубочки, оканчивающиеся ячейками, в которых разветвляются капилляры.

Особенностью птиц является развитие воздушных мешков, которые образованы расширением некоторых бронхов, вышедших из легких: они лежат в области шеи, груди и в брюшной полости. Воздушные мешки имеют большое значение при дыхании птицы во время полета, а кроме того играют роль для сохранения тепла в теле птицы, заменяя жировую ткань.

Почки у птиц вторичные. Интересно отметить, что у них не вырабатывается моча в жидком виде, что также облегчает тело птицы.

При изучении головного мозга птицы приходится отметить очень сильное развитие больших полушарий и мозжечка по сравнению с рассмотренными выше классами позвоночных. У птиц впервые наблюдается появление, кроме среднего и внутреннего, также наружного уха.

В строении органов размножения можно отметить следующее: у самок развивается только левый яичник и яйцевод, а правый редуцирован. Оплодотворение внутреннее. Развитие зародыша идет вне тела матери. Яйца покрыты твердой известковой скорлупой. Развитие прямое, без превращения.

Птицы, таким образом, отличаются высокой организацией, представляют собою специализированную группу позвоночных, приспособленных к жизни в воздухе. Однако, как это мы узнаем из гл. XVI, по происхождению они связываются переходными формами с древними пресмыкающимися.

6. Млекопитающие (Mammalia)

Млекопитающие представляют собою наиболее высоко организованный класс животных, приспособленных к наземному образу жизни и происходящих от первобытных пресмыкающихся, так называемых звероящеров (гл. XVI). Эти животные покрыты волосами (хотя бы в зародышевом состоянии), имеют молочные железы. Грудная полость отделена от брюшной диафрагмой.

Строение органов пищеварения, зубов и пищеварительного канала очень разнообразно в зависимости от способов питания и иногда очень сложно (особенно сложное строение их наблюдается у жвачных).

Сердце четырехкамерное. Развита только левая дуга аорты (рис. 79). Легкие у млекопитающих развиты очень хорошо и состоят из альвеол-пузырьков, которыми заканчиваются мельчайшие разветвления бронхов.

Нервная система млекопитающих очень сложна. Головной мозг сильно развит: передние полушария очень велики и покрывают другие части мозга, причем у более высокоорганизованных млекопитающих они имеют извилины, которые увеличивают поверхность, занимаемую нервными клетками. Также сильно развит мозжечок.

Органы размножения млекопитающих построены очень сложно, так как развитие зародыша происходит внутри тела матери. Для развития плода служит особый мешкообразный орган — матка, где развивается зародыш, связанный с материнским организмом кровеносными сосудами через плаценту и, таким образом, получающий питание от матери.

Только низшие млекопитающие — однопроходные (утконос и ехидна) размножаются, откладывая яйца.

Также нет плаценты у подкласса сумчатых (пример — кенгуру), которые рождают детенышей недоразвитыми и вынашивают их в сумке — особой складке кожи на брюхе. У остальных млекопитающих (плацентарных) детеныши рождаются уже сравнительно высокоразвитыми.

ОСНОВНЫЕ ГРУППЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

В растительном мире трудно найти группы, соответствующие основным типам животного мира. Те группировки, которые одними ботаниками принимаются за типы, другими считаются за классы. Кроме того, в основу классификации растений положены главным образом различные способы размножения, о которых речь будет в следующей главе. Поэтому в настоящей главе можно только вкратце рассмотреть основные группы растений.

Весь растительный мир можно разделить на четыре большие группы, или типа: 1) *слоесцовые растения* (Thallophyta), 2) *моховые* (Bryophyta), 3) *напоротниковые* (Pteridophyta) и 4) *семенные* (Spermatophyta).

1. Слоесцовые растения (Thallophyta)

К этой группе относится очень большое количество различных классов растений, характеризующихся сравнительно несложным строением. Тело их или состоит из одной клетки (одноклеточные водоросли), или тело (у многоклеточных) не имеет стеблей, корней и листьев и представляет собою так называемое слоевище, состоящее из различных тканей или групп клеток, образующих пластинки. У этих растений нет хорошо развитых тканей, клетки мало дифференцированы.

К слоевищным растениям относятся как многие автотрофные растения, имеющие хлорофил (водоросли), так и гетеротрофные (грибы). Сюда же относят и бактерий.

Водоросли (Algae)

Водоросли разделяются на несколько типов (или классов). Особенно интересны сине-зеленые водоросли. Они представляют собой нити, состоящие из одинаковых клеток. Клетки имеют характерную сине-зеленую окраску, зависящую от присутствия в протоплазме, кроме хлорофилла, другого пигмента. В клетках этих водорослей до сих пор не обнаружено ядер, а также нет и хлоропластов. Размножаются они делением.

К группе *зеленых водорослей* относится очень большое количество разнообразных растительных организмов: одноклеточных (хламидомонада), колоннальных (вольвокс), многоклеточных, построенных в виде нитей (спирогира). У них хорошо развиты ядро и хлоропласты. Размножаются зеленые водоросли и половым и бесполом способом (см. гл. VII и VIII).

Кроме описанных групп, известны также еще одноклеточные диатомовые водоросли, имеющие прозрачную кремневую оболочку; бурные водоросли — крупные растения, являющиеся жителями морского дна, у которых наблюдается некоторая дифференциация тканей, и, кроме хлорофилла, имеется в хлоропластах желтый пигмент; багряные водоросли, у которых, кроме хлорофилла, имеется розовый пигмент, и харовые водоросли, имеющие стебель с мутовчато-расположенными ветвями.

Грибы (Fungi)

К грибам относится также большое количество разнообразных организмов, которые характеризуются отсутствием хлорофилла и поэтому относятся к гетеротрофным организмам. Эта группа организмов произошла от водорослей, утративших хлорофилл. Грибы приспособлены к наземному образу жизни лучше водорослей, и в связи с этим у них появились более разнообразные формы размножения.

Среди грибов различают две большие группы: 1) грибы-водоросли, стоящие близко к водорослям по своей организации (к ним относятся и некоторые плесневые грибы (Мисор); его строение описано в предыдущей главе) и 2) высшие грибы, гафы которых многоклеточны и размножение очень своеобразно.

Примером высших грибов могут служить обычные лесные съедобные грибы.

Особую интересную группу растений составляют лишайники. Их слоевище состоит из грибных нитей, между которыми встречаются клетки зеленых или сине-зеленых водорослей. Таким образом, это — сложные организмы, представляющие собой симбиотическое сообщество гриба и водоросли.

2. **Мховые растения** (*Bryophyta*) Мхи характеризуются более сложной организацией, чем слоевищные растения. Дифференцировка их связана с переходом к наземному образу жизни. Жизнь на земле связана с появлением механической, поддерживающей ткани и проводящих путей.

Правда, у мхов дифференцировка еще не так велика, и они поэтому растут обычно во влажных местах и не достигают больших размеров.

Среди мхов различают формы, строение которых близко к слоевищным растениям (печеночные мхи), и более сложно организованные листовые мхи.

У листовых мхов, примером которых может служить кукушкин лен, имеются толстые полоски — ризоиды, которыми растение укрепляется в земле и которые служат для всасывания воды. В стебле можно различить толстостенные клетки механической ткани и длинные узкие клетки проводящей ткани.

В листьях находятся клетки, наполненные хлорофилловыми зернами, — ассимилирующая ткань.

В размножении мхов правильно чередуются бесполое размножение спорами с половым размножением (см. гл. VIII).

3. **Папоротниковые** (*Pteridophyta*) Папоротники — растения, еще более приспособленные к наземной жизни, чем мхи, и поэтому они достигают больших размеров. У папоротников имеются уже настоящие корни. Проводящая ткань их также более дифференцирована; у них имеются соудистые пучки, состоящие из трахендов и сосудов луба. Сосудистые пучки есть и в листьях, где они образуют жилки.

У папоротников также чередуются бесполое размножение спорами с половым.

4. **Семенные растения** (*Spermatophyta*) Наконец, высшую группу растений представляют семенные растения. Это — растения, наилучшим образом приспособленные к наземному образу жизни, имеющие хорошо дифференцированные ткани. Размножение их также хорошо приспособлено к наземному существованию и не связано с водой, что дало им преимущество в борьбе за существование и обусловило их господство на земле.

Таким образом, рассматривая различные группы растений, можно установить, что усложнение организации растений связано с их переходом к наземному образу жизни (так же, как и животных). Наиболее приспособленными к наземному образу жизни являются наиболее высоко организованные семенные растения. Эволюция размножения растений, хорошо иллюстрирующая это положение, будет рассмотрена в следующей главе.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Холзиковский, Н. А., Курс зоологии, 1933 г.
2. Талиев, В. И., Основы ботаники в общебиологическом (эволюционном) изложении, 1933 г.
3. Ознев, С. И., Учебник зоологии позвоночных, 1934 г.
4. Догель, В. А., Учебник зоологии беспозвоночных, 1934 г.

ГЛАВА VII

РАЗМНОЖЕНИЕ

СОДЕРЖАНИЕ. Типы размножения. Бесполое размножение одноклеточных. Бесполое размножение растений. Спорообразование у растений. Вегетативное размножение растений. Вегетативное размножение животных. Половое размножение животных. Половые железы. Половые клетки. Строение яйца. Строение сперматозоида. Созревание половых клеток. Сперматогенез у аскариды. Оогенез у аскариды. Изменение в ядре и хромосомах при созревании. Развитие сперматозоидов из сперматид. Строение семенной железы и сперматогенез у млекопитающих. Яичник млекопитающих. Оплодотворение. Полиспермия. Физиология оплодотворения. Искусственное осеменение. Значение оплодотворения и искусственный партеногенез.

ТИПЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

Все организмы в основном размножаются двумя способами: или материнский организм выделяет отдельные клетки, которые развиваются в новые дочерние особи, или же от материнского организма отделяется целый участок тела, состоящий из многих клеток, из которого и развивается дочерняя особь.

Первый способ размножения называется *цитогонией*, второй — *вегетативным* размножением. Если организм при цитогонии развивается из одной клетки, не дифференцированной в половом отношении, то такое размножение называется *бесполом*, или *бесполой цитогонией*. Если же развитию особи предшествует образование дифференцированных в половом отношении клеток — *гамет* и их слияние в *зиготу*, то такой способ размножения называется *половым*, или *половой цитогонией*. Одноклеточные могут размножаться и бесполом и половым способами, в то время как у различных многоклеточных наблюдается бесполое, половое и вегетативное размножение.

Бесполое размножение одноклеточных Бесполое размножение одноклеточных происходит путем деления. Первые изменения при делении инфузории туфельки (*Paramecium caudatum*) состоят в том, что микронуклеус, который имеет округлую форму, удаляется от макронуклеуса и, вытягиваясь, делится на две части, расходящиеся затем к передней и задней частям тела парамеции (рис. 80).

Вслед за этим начинает делиться макронуклеус; к этому времени посредине тела инфузории намечается перетяжка. Затем макро-

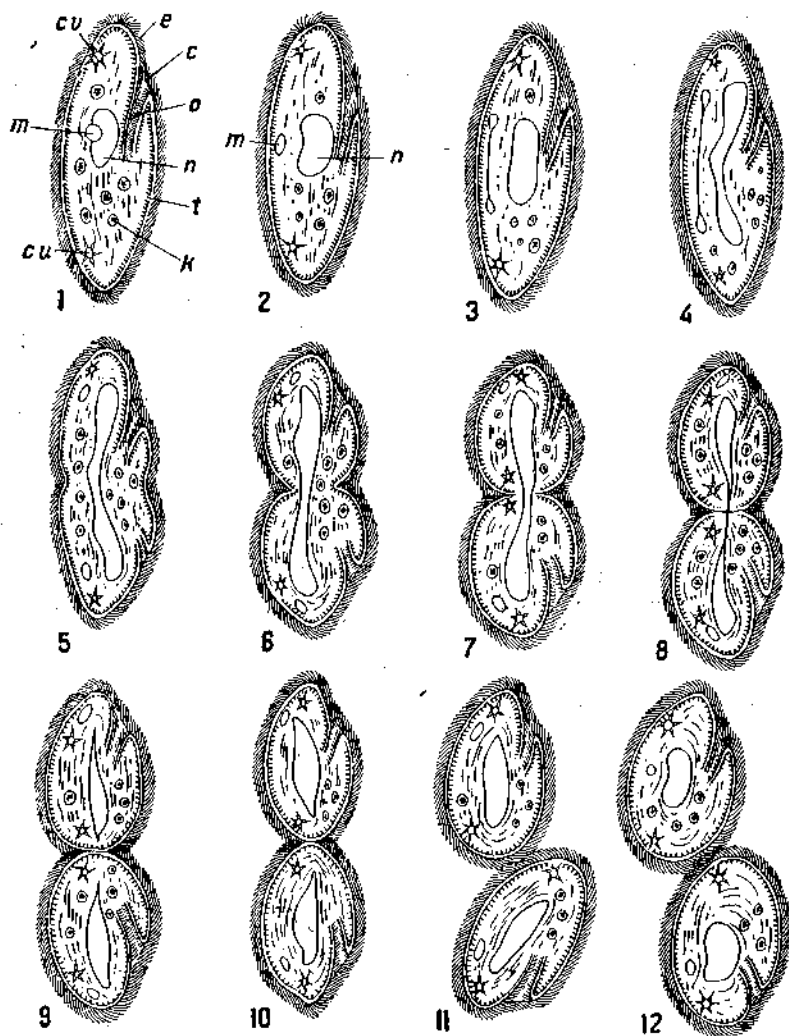


Рис. 80. Размножение парамеция (*Paramecium caudatum*) делением

m — макронуклеус, n — микронуклеус, e — реснички, o — рот, t — трихоцисты, k — пищеварительная вакуоль, cv — сократительная вакуоль

нуклеус разделяется, перетяжка плазмы углубляется еще больше, и все животное напоминает собою восьмерку. Наконец, происходит полное разделение тела инфузории. Микронуклеусы постепенно принимают округлую форму, и каждый, передвигаясь, располагается вблизи макронуклеуса. При таком делении одни органеллы инфузории оказываются в одной особи, другие — в другой; и каждой из дочерних инфузорий недостает передней или задней половины тела со всеми органеллами. Но еще до полного разделения инфузории на две

дочерние особи, в ней начинается перестройка клеточной плазмы и формирование недостающих органелл: сократительных вакуолей, части глотки, перистомы и т. д. Но полное развитие недостающих частей заканчивается уже после разделения инфузории на две дочерние особи.

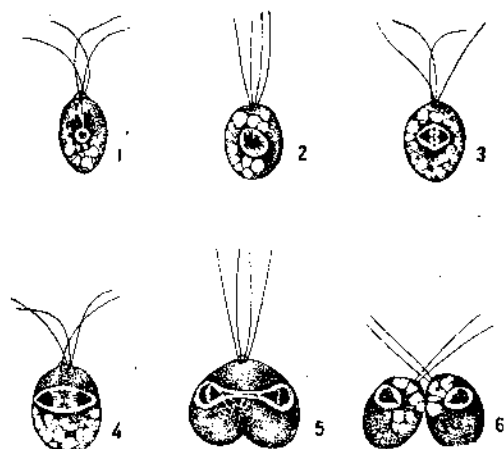


Рис. 81. Размножение делением биченосца (*Polytomella agilis* Arag.)

Подобно парамецию размножаются и другие одноклеточные организмы, но у многих форм происходит не поперечное деление, а продольное, как, например, у биченосцев (рис. 81). Делящееся ядро в таких случаях может располагаться перпендикулярно перегородке деления, но бывает и иное положение ядра.

Макропуклеусы инфузорий делятся амитотически, микропуклеусы же митотически, т. е. их делению предшествует расщепление хромозом. Точно так же митотическим спо-

собом делятся и ядра всех одноклеточных, имеющих одно ядро (биченосцы, амёбы, споровики и др.).

У дрожжевых грибов (*Saccharomycetes*) клетка делится не на равные части: одни дочерние особи значительно меньше других (рис. 82). Подобное деление называется *почкованием*. У других одноклеточных при размножении ядро делится много раз подряд и дает несколько ядер, протоплазма же остается пока неразделенной. Затем протоплазма распадается одновременно на несколько частей соответственно числу ядер. В результате получается несколько молодых особей, каждая с одним ядром. Подобное размножение называется *споруляцией*, и наблюдается оно у всех споровиков, у некоторых фораминифер, радиолярий, а также у некоторых одноклеточных водорослей.

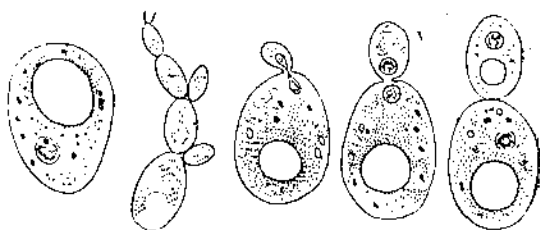


Рис. 82. Почкование дрожжевых грибов (*Saccharomycetes*)

У многоклеточных бесполое размножение растений

животных бесполое цитогония не имеет места. Но она широко распространена в растительном мире.

Новая особь развивается при этом из одной недифференцированной клетки, отделяемой материнским организмом. Такие клетки называются *спорами*.

Способность этих клеток развиваться в новые особи, при отсутствии этой способности у тканевых клеток, можно наблюдать у некоторых колониальных жгутиковых.

У пандорины (*Pandorina morum*) (рис. 83), представляющей собою колонию, состоящую из 16 клеток, каждая клетка колонии выполняет все функции, связанные с жизнью колониального организма (питание, дыхание, выделение, размножение). В период размножения колонии каждая из составляющих ее клеток дает путем деления новый организм. При этом каждая клетка колонии делится на две части, за этим делением следует второе, затем третье и четвертое.

Этот процесс происходит одновременно со всеми 16 клетками.

В результате каждая клетка разделилась на 16 клеток, т. е. развилась в новую колонию (рис. 83).

Все дочерние колонии некоторое время связаны общей слизистой оболочкой старой колонии, но вскоре эта оболочка разрывается, и 16 новых колоний освобождаются, и каждая из них ведет самостоятельный образ жизни.

Таким образом, у пандорины каждая клетка колонии способна дать новый организм.

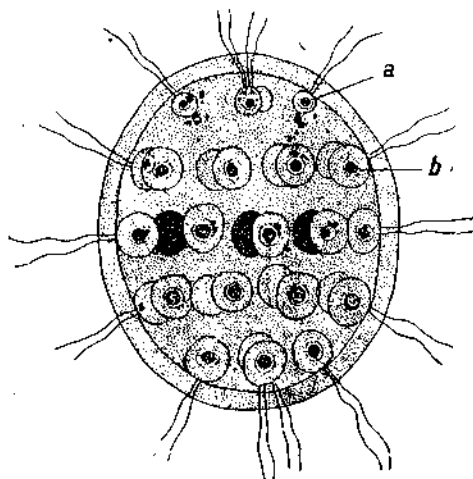


Рис. 84. *Pleodorina illinoensis*. Колония из 32 клеток

a — передний полярный венец соматических клеток,
b — клетки, способные делиться

между ними обнаруживается лишь в период размножения. Таким образом, у вольвокса наблюдается наличие дифференциации клеток в еще большей степени, чем у плеудорины. Одни клетки вольвокса теряют способность к воспроизведению нового организма, становясь

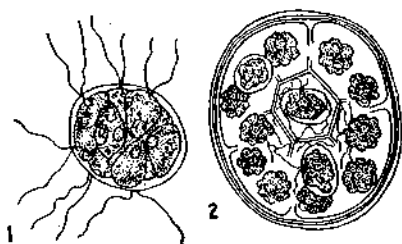


Рис. 83. Бесполое размножение пандорины (*Pandorina morum*)

1 — отдельная колония; 2 — дочерние колонии, одетые общей слизистой оболочкой

У другой колониальной водоросли — плеудорины (*Pleodorina illinoensis*), состоящей из 32 клеток, уже не все клетки сохраняют эту способность. Эту способность потеряли четыре соматические клетки, образующие передний полярный венец колонии (рис. 84).

Наконец, у третьего вида, у колониальной водоросли вольвокса (*Volvox globator*), колония которой состоит из очень большого количества клеток, этой способностью обладают только некоторые, очень немногие клетки. Внешне эти клетки ничем не отличаются от остальных клеток колонии, и различие

тканевыми соматическими клетками, другие же, оставаясь педиференцированными, эту способность сохраняют (рис. 85).

В различных местах колонии эти клетки вольвокса, делясь, образуют почки, растущие внутри полости данной материнской колонии. По мере дальнейшего деления клеток и роста, почки заполняют всю полость внутри колонии. Затем материнская колония разрывается, и дочерние колонии освобождаются.

Спорообразование
у растений

Уже у вольвокса эти клетки, дающие новые колонии, представляют собою споры. Путем образования спор способны размножаться все растительные организмы. Споры — это особые клетки, покрытые плотной оболочкой и возникающие у различных растений различными способами.

У водорослей в простейшем случае споры возникают путем многократного деления ядра и плазмы любой клетки организма, как это

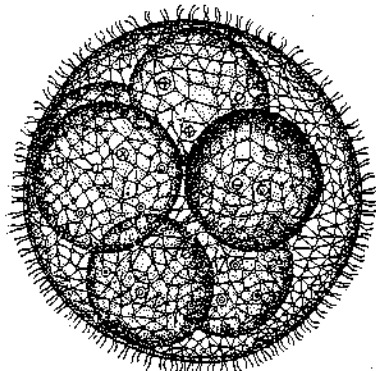


Рис. 85. *Volvox globator*. Материнская колония; внутри — дочерние колонии

можно наблюдать у водоросли улотрикс (*Ulotrix zonata*). Ее споры снабжены жгутиками, подвижны, и называются зооспорами. В дальнейшем зооспоры теряют жгутики, и каждая, разрастаясь, путем деления дает новый организм. В других случаях у водорослей споры возникают путем многократного деления некоторых клеток организма, как это можно наблюдать у кладофоры (*Cladophora glomerata*). После образования спор оболочка материнской клетки разрывается, и споры выходят в воду. Иногда они, приобретая жгутики, становятся подвижными и называются зооспорами (рис. 86).

У грибов спорообразование происходит различно. В одних случаях образуется особый мешочек — спорангий, который представляет собою оболочку материнской клетки, содержимое же клетки разделяется на многочисленные споры, например у плесневого грибка (*Mucor mucedo*) (рис. 87). У другого плесневого грибка (*Penicillium glaucum*) образование спор происходит путем отделения мелких клеток спор, без образования спорангия, от концов нитей мицелия, называемых конидиями (рис. 87).

У большинства съедобных грибов споры образуются на нижней части шляпки гриба, на концах грибных нитей, которые вздуваются, а затем вздувшиеся части нити отделяются (рис. 88). Наконец, у некоторых грибов, например у сморчка (*Morchella esculenta*), грибные нити на концах образуют сумки, представляющие собою клетки, внутри которых помещается в один ряд определенное количество спор (рис. 88).

У других споровых растений, у мхов, папоротников, уощей, в различных частях организма развиваются особые многоклеточные мешочки (спорангии), в которых образуются споры путем многократного

деления клеток. Эти спорангии могут быть самой разнообразной формы и появляются в различном числе. В большинстве случаев спорангии образуются на верхушках стеблей, например у мхов, хвощей и некоторых плаунов, или же они возникают на нижней стороне листьев, например у папоротников и некоторых плаунов (рис. 89).

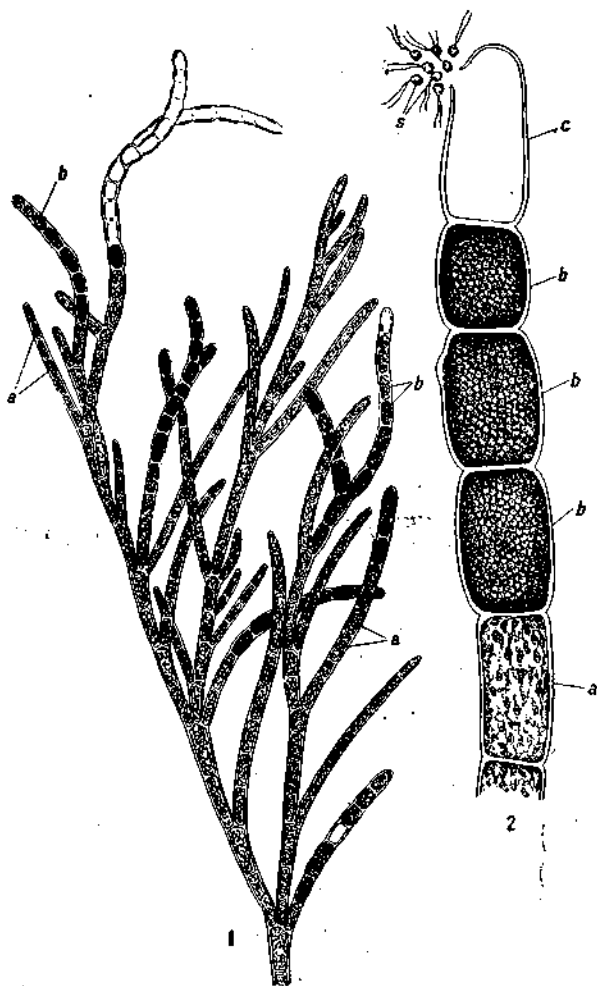


Рис. 86. Водоросль кладофора (*Cladophora glomerata*) и ее бесполое размножение
1 — отдельная особь; 2 — часть пяти водоросли. *a* — клетки кладофоры, *b* — клетки кладофоры с образовавшимися в них спорами, *c* — споры вышли из клетки, *s* — отдельные зооспоры

В большинстве случаев при образовании спор происходит изменения в хромозомном комплексе клетки. Сущность этих изменений будет рассмотрена ниже.

Процесс спорообразования имеет место и у высших семенных растений, но в весьма своеобразной форме. Его мы рассмотрим ниже, в связи с половым процессом у этих растений.

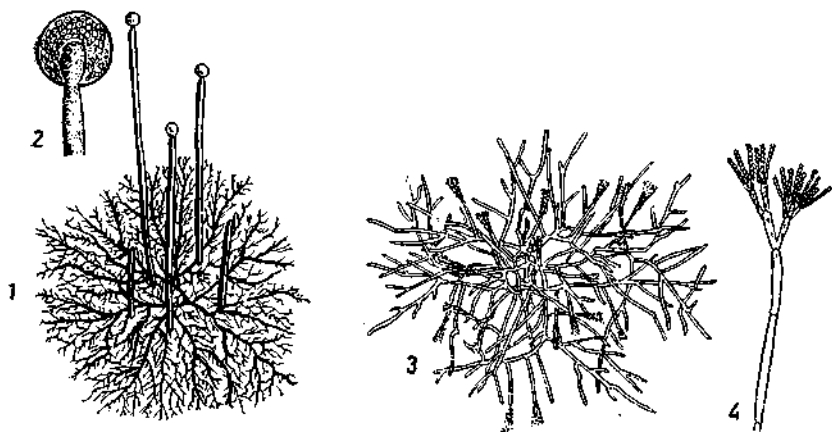


Рис. 87. Бесполое размножение грибов

1 — плесневой грибок *Мисор thuseo* со спорами; 2 — отдельный спорангий со спорами; 3 — плесневой грибок *Ренцилий глаукус* с конидиями; 4 — отдельный конидий со спорами

Вегетативное размножение растений

Вегетативный способ размножения у многоклеточных организмов отличается от бесполого тем, что при этом способе размножения дочерний организм возникает не из одной клетки-споры, а из большего или меньшего участка тела материнской особи, участка, состоящего из многих клеток. В процессе эволюции эти оба способа возникли независимо друг от друга, причем первичным способом размножения организмов является бесполое размножение отдельными клетками. Вегетативное же размножение возникло позже, вторично, в некоторых и при том самых различных группах организмов как при-

способленне к тем или иным условиям, и потому оно далеко не так широко распространено, как бесполое.

Вегетативный способ размножения особенно распространен среди растений, причем образование новой дочерней особи может происходить как от корней, так и от стеблей и даже листьев.

Многие растения способны производить новые особи путем образования побегов от корней. Это имеет место у многих травянистых растений, как, например,

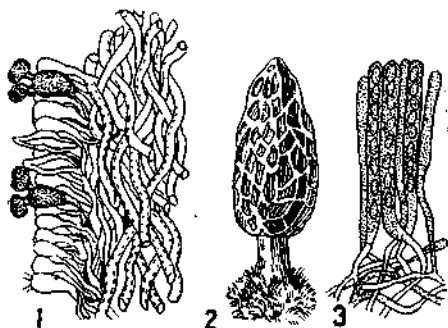


Рис. 88. Бесполое размножение грибов

1 — трутовик (*Polyporus ignarius*); 2 — сморчок (*Morchella esculenta*); 3 — видны сумки со спорами

у различных видов щавеля (*Rumex*), молочая (*Euphorbia*), пеларгоний (*Pelargonium*). Прорастание дикой моркови (*Daucus*), петрушки (*Petroselinum*), хрена (*Cochlearia*) представляет собою подобный же процесс.

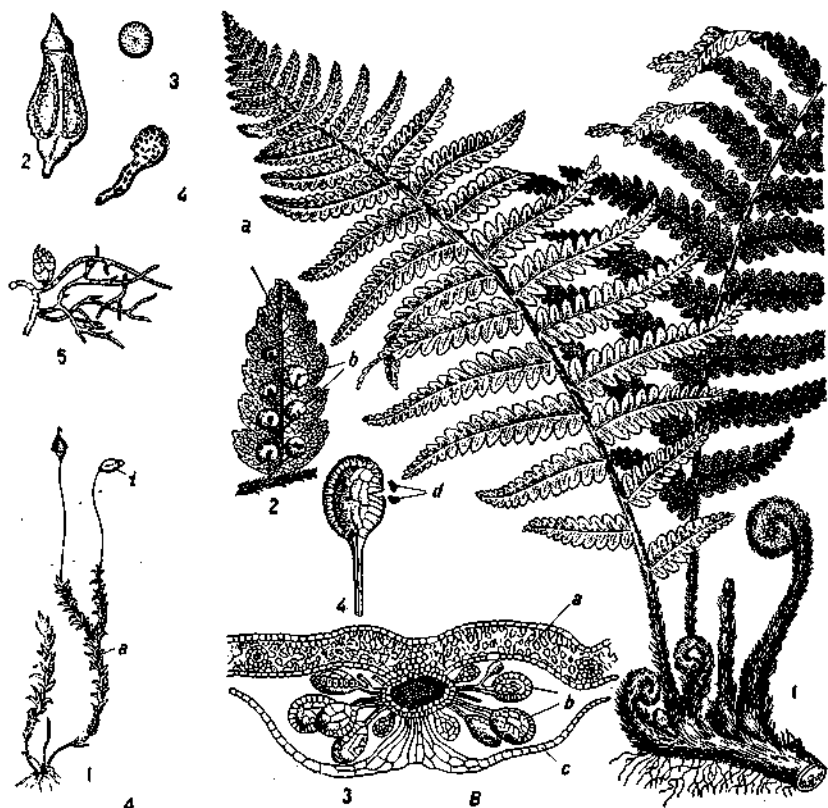


Рис. 89. Бесполое размножение мхов и папоротников

А — бесполое размножение мха *Polytrichum*: 1 — отдельная особь: а — стебель с листьями, l — спорангий; 2 — спорангий со спорами в продольном разрезе; 3 — отдельная спора; 4 — прорастающая спора; 5 — разрастающаяся протонема, дающая начало растению. В — бесполое размножение папоротника: 1 — взрослое растение и развивающиеся листья; 2 — часть листа (а) с нижней стороны с кучками спорангиев (b); 3 — поперечный разрез через ткань листа (а), кучку спорангиев (b) и покрывало (c); 4 — лопнувший спорангий; d — споры

Многие кустарники способны по отмирании старых побегов давать от своих корней новую поросль. Подобное явление наблюдается у малины (*Rubus*), боярышника (*Crataegus*), барбариса (*Berberis*), сирени (*Syringa*), роз (*Rosa*) и других кустарников.

Древесные растения также способны давать от корней новые растущие экземпляры. Подобною способностью у нас обладает акация, осина, причем последняя дает от корней в конце своей жизни, по отмирании старых стеблей, новые ростки. Особенно важно отметить, что во всех этих случаях старые корни, давшие новые надземные ростки, постепенно отмирают, а растущие стебли образуют новые корни, так что все эти новые побеги уже не связаны, как раньше, общей корневой системой старого растения, а каждый является совершенно самостоятельной новой особью.

Другие растения способны размножаться стеблями, как надземными, так и подземными. Так, мы знаем, что *корневище* папоротника, оставаясь много лет в земле, способно давать ежегодно надземный стебель с листьями. И если выкопать корневище папоротника, разломать на несколько частей и посадить их в землю, то каждая часть даст надземный побег. Подобные явления мы наблюдаем у всех растений, имеющих корневище: у осоки (*Carex*), ползучего пырея (*Agropyrum repens*), подорожника (*Plantago*), щавеля (*Rumex*), касатика (*Iris*), ветреницы (*Anemona nemorosa*), печеночницы (*Anemona hepatica*), однолетника (*Paris quadrifolia*), ландыша (*Convallaria*), спаржи (*Asparagus*) и др.

Размножение растений клубнями (картофель) и луковичами (различные луковичные растения) также представляет собою прекрасные примеры размножения растений подземными стеблями.

Земляника, клубника, дикий виноград образуют усы, представляющие собою видоизмененные стебли с почками, образующими побеги с корешками, укрепляющимися в земле.

Наконец, очень немногие растения способны размножаться листьями. Так, у некоторых папоротников на листьях образуются новые побеги с корнями, причем вновь растущее растение может оставаться на листьях материнского организма. Чаще же оно отделяется от материнского организма, падает на землю и укореняется (рис. 90).

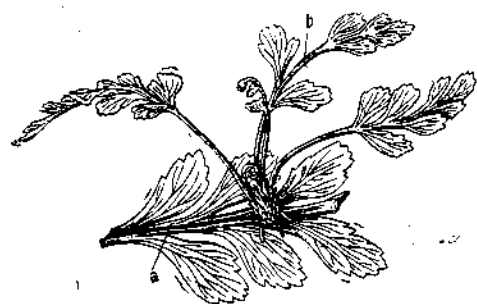


Рис. 90. Вегетативное размножение листьями папоротника очитка (*Asplenium*)

а — часть листа материнской особи, б — развивающаяся дочерняя особь

Вегетативное
размножение
животных

Вегетативное размножение у животных гораздо менее распространено и чаще всего встречается у низших животных.

Так, например, вегетативное размножение наблюдается у губок, и этот способ размножения у них называется почкованием, причем почкование здесь может быть наружным, когда на поверхности тела губки появляются выпуклости, постепенно растущие и принимающие форму губки и после этого отделяющиеся от материнского организма. Если эти растущие губки остаются на материнском организме, тогда образуется целая колония их.

Но некоторые губки могут образовывать и внутренние почки. Так, у пресноводной губки (*Spongilla*) эти почки образуются из клеток среднего слоя, облекаясь на поверхности плотной оболочкой, предохраняющей их от мороза и других неблагоприятных условий. Обычно такие внутренние почки, или *геммулы*, образуются осенью, и, когда с наступлением зимы тело губки гибнет, геммулы перезимовывают, и из них весной развиваются новые особи.

Почкованием размножаются и кишечноротовые, по своему строению близкие губкам. Наша пресноводная гидра в течение лета путем почкования дает много новых особей, которые обыкновенно отделя-

ются от материнского организма. Эти почки у гидры образуются ближе к подошве, и в образовании их принимают участие как клетки эктодермы, так и клетки энтодермы, причем полость материнского организма продолжается в растущую почку.

Эта почка растет все больше и больше, наконец, на свободном конце ее начинают формироваться щупальцы и рот (рис. 32). Затем дочерняя особь отрывается от материнского организма. Таким способом в течение лета гидра способна дать десятки новых особей.

У гидроидных и коралловых полипов новые особи, возникающие путем почкования на материнском организме, не отделяются и образуют целые колонии. А так как каждая особь колонии в свою очередь способна к почкованию, то в результате колонии состоят часто из очень большого количества особей (рис. 91). Путем почкования размножаются мшанки из типа червеобразных, образующие колонии, а у некоторых из них образуются внутренние почки-статобласты, которые выпадают осенью из разрушающегося организма, а весной развиваются в новую особь.

И, наконец, размножение почкованием наблюдается у некоторых хордовых животных, а именно у нижней группы хордовых — оболочников. Некоторые из них образуют колонии, состоящие из целой цепи (рис. 92).

У некоторых плоских червей, а именно у ресничных червей, или турбеллярий, вегетативное размножение происходит путем деления (рис. 93). Так, например, у ресничного червя (*Microstomum lineare*), путем поперечного деления его тела на несколько частей, образуется сразу несколько особей. Перегородки образуются постепенно одна за другой, и некоторое время тело червя представляет собою цепочку, состоящую из отдельных особей, которые остаются связанными. По восстановлении недостающих частей в теле каждой новой особи последние отделяются и ведут самостоятельную жизнь.

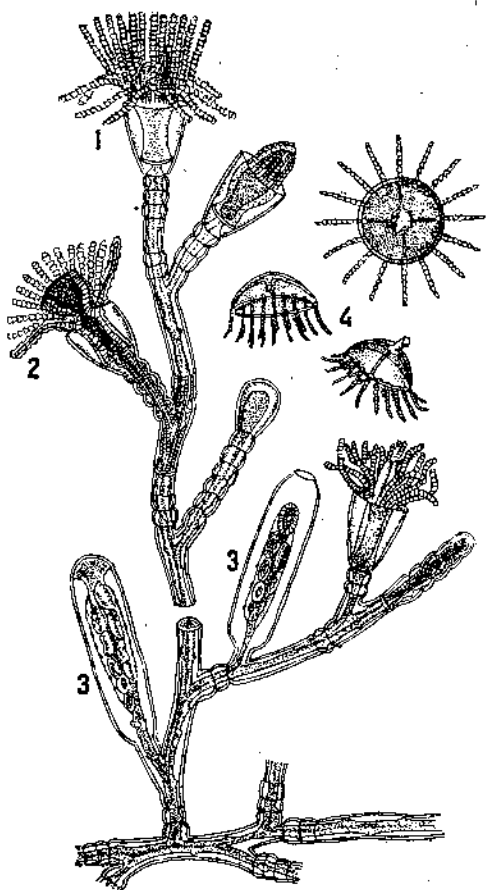


Рис. 91. Гидроид *Obelia*

1, 2 — часть колонии с отдельными особями; 3 — медузные почки; 4 — отделившиеся медузы в различных положениях

Размножаться путем деления могут и некоторые кольчатые черви, например, водящийся в пресной воде червь *Nais*, морской червь *Nereis* и др.

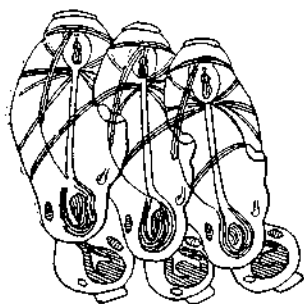


Рис. 92. Почкование сальпы

Кроме перечисленных типов животных (губок, кишечнополостных, червей, черлеобразных и оболочников), вегетативный способ размножения среди животных больше нигде не наблюдается.

Поятно, что вегетативное размножение возможно только у животных, стоящих на очень высокой ступени организации, у которых или степень дифференциации клеток не велика или существуют особые недифференцированные, индифферентные клетки среди клеток тела. Из этих недифференцированных клеток и развиваются новые ткани и недостающие органы.

Пользуясь вегетативным способом размножения растений, человек разводит целый ряд полезных для него растений. Всем известны способы разведения картофеля, лука, хрена, клубники, малины, смородины, крыжовника, фруктовых деревьев, декоративных деревьев и т. п.

Но при этом человек пользуется и другой способностью, особенно широко распространенной у растений, а именно способностью к регенерации, т. е. к восстановлению недостающих частей.

Отрезанный и поставленный в воду или воткнутый в землю черенок дает новое растение. В данном случае отрезок стебля с почками регенерирует корни. В конце концов, это явление, хотя и не представляет собою вегетативного размножения, но по существу того же порядка.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

В отличие от бесполого, при половом размножении молодой организм развивается из одной клетки, образующейся в результате слияния двух — мужской и женской — половых клеток. Степень половой дифференциации этих двух клеток, как это мы увидим ниже, может быть весьма различной. Наряду с отсутствием внешних отличий между двумя сливающимися (копулирующими) половыми клетками у одних организмов, наблюдаются более или менее значительные отличия между ними у других организмов.

Половое размножение имеет место во всех типах животного и растительного мира и часто чередуется с другими способами размножения. Рассмотрим сначала половой процесс у животных.

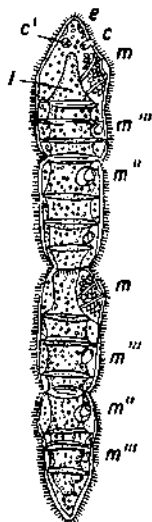


Рис. 93. Размножение планария (*Microstomum lineare*) делением

клетка из 16 особей:
с, с' — мерцательные
линии; е — глотка; i — кишеч-
ник; m, m', m'' — рот

У многоклеточных животных женские половые клетки, или *яйца*, развиваются в женской половой железе — *яичнике*, мужские же, или *сперматозоиды*, развиваются в *семеннике* — мужской половой железе. У всех животных, кроме губок и кишечнополостных, эти железы постоянны. У последних они развиваются только в период полового размножения.

В большинстве случаев яичники и семенники развиваются у разных особей, тогда такие формы называются *раздельнополыми*. У других животных у одной и той же особи развиваются и мужские и женские железы, тогда такие особи называются *гермафродитными*. Гермафродитизм представляет собою нормальное состояние у многих беспозвоночных животных, например, у плоских червей, некоторых кольчатых червей (дождевой червь, пиявка), некоторых мягкотелых, ракообразных. Из хордовых животных гермафродитами являются только оболочники. Что же касается позвоночных животных, то все они раздельнополы, за очень редким исключением (некоторые акуловые рыбы и немногие костистые рыбы, например, морской окунь (*Serranus*)).

У большинства животных развивается одна пара половых желез, но есть и такие формы, у которых их больше или меньше. Так, у самца червя аскариды (*Ascaris megalocephala*) только один семенник, у пиявки — одна пара яичников и девять пар семенников, и т. д. У позвоночных, как правило, развивается одна пара желез, но у некоторых рыб и у всех птиц один яичник не доразвивается — у рыб левый, у птиц — правый. У некоторых моллюсков, которые являются гермафродитами, развивается одна гермафродитная железа, которая периодически образует то яйца, то сперматозоиды.

Строение желез беспозвоночных животных различно, но в большинстве случаев они имеют вид мешочков или трубочек и имеют выводные протоки (рис. 94). Если же особые протоки отсутствуют, то половые продукты выносятся наружу через выводные протоки органов выде-

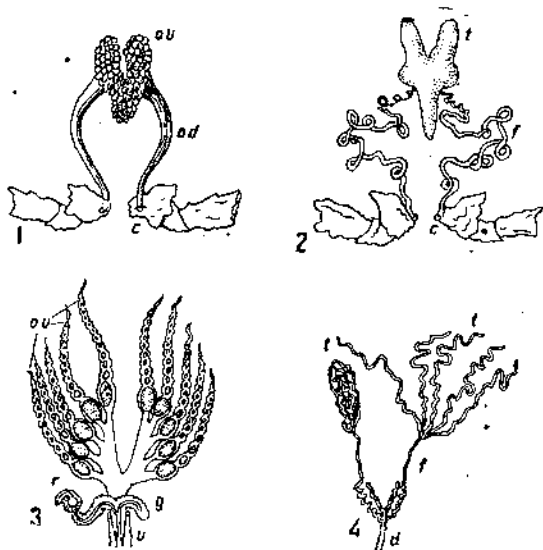


Рис. 94. Половая система различных беспозвоночных животных

1 — половая система самки речного рака: *ov* — яичник, *od* — яйцевод, *c* — наружное половое отверстие; 2 — половая система самца речного рака: *t* — семенник, *f* — семяпровод, *c* — наружное половое отверстие; 3 — половая система самки блоха (Pulex): *ov* — яичные трубочки яичника, *g* — придаточные железы, *u* — яйцевод; 4 — половая система самца водяного клопа (Nepa): *t* — семенник, *f* — семяпровод, *d* — выводной половой проток.

ления. У позвоночных животных яичники имеют в большинстве случаев форму замкнутого мешка большей или меньшей величины.

При созревании яиц у этих животных стенка яичника лопается, и яйца переходят сначала в полость тела, затем попадают в яйцеводы через расширенные концы их (рис. 95). У рыб конечные участки яйцеводов соединяются в общий выводной канал, который открывается одним половым отверстием, лежащим позади заднепроходного, но впереди мочевого. У остальных групп позвоночных животных яйцеводы или впадают в клоаку, т. е. в последний отдел кишки, куда впадают и мочеточники, или на конечном своем пути образуют особый орган — матку (млекопитающие) (рис. 96). У млекопитающих яйца через яйцеводы выносятся наружу или остаются в матке (кроме австралийских однопроходных и других живородящих животных).

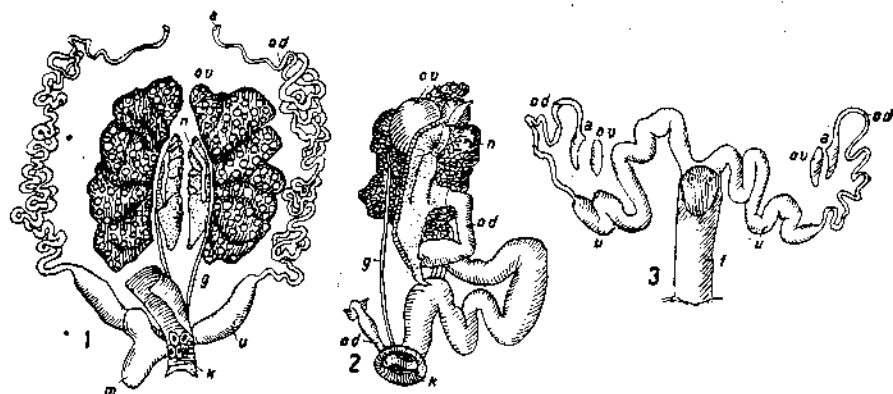


Рис. 95. Женская половая система различных позвоночных животных

1 — лягушки: *ov* — яичник, *a* — воронка яйцевода, *od* — яйцевод, *u* — расширение яйцевода (матка), *n* — почки, *g* — мочевого канал, *m* — мочевого пузыря, *k* — клоака; 2 — птицы: *ov* — яичник, *od* — яйцевод, *n* — почка, *g* — мочевого капал, *k* — клоака; 3 — млекопитающего: *ov* — яичник, *a* — расширение яйцевода, *od* — яйцеводы, *u* — матка, *f* — влагалище

Мужские половые железы, или семенники, у позвоночных представляют собою парные тела, большей частью овальной формы. У пресмыкающихся, птиц и млекопитающих от семенников непосредственно отходят семяпроводы, причем у птиц и пресмыкающихся эти семяпроводы открываются в клоаку вполне самостоятельно, а у млекопитающих семяпроводы впадают в мочепускающий канал и общим выводным мочеполовым каналом открываются наружу.

У земноводных же семенники образуют протоки, впадающие в почки, а затем от каждой почки отходит общий мочесемявыносящий канал, открывающийся отдельно в клоаку (рис. 97).

*Половые клетки.
Строение яйца.*

Яйцо представляет собою более крупную, неподвижную клетку, большую частью шарообразной формы, с ядром в виде пузырька, содержащую много плазмы, в которой распределен питательный желток (рис. 98). Величина яиц в значительной степени определяется количеством питательного желтка, заключающегося в них. У различных животных

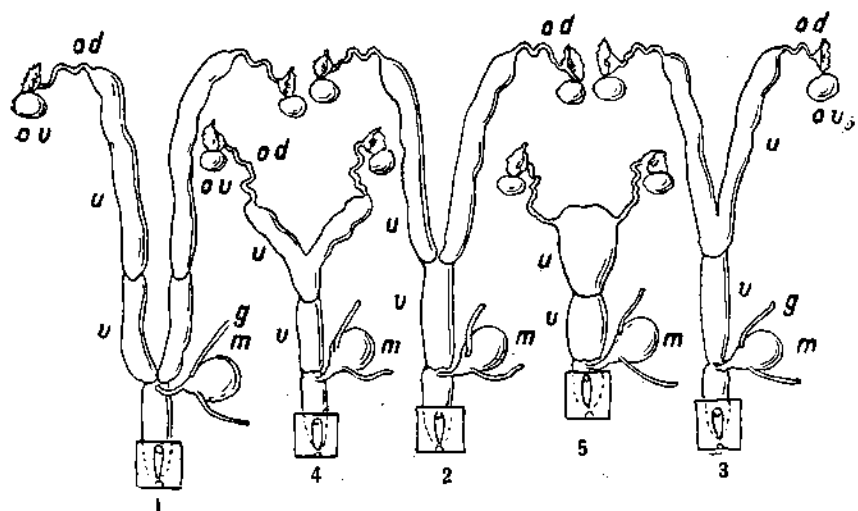


Рис. 96. Женские половые органы различных млекопитающих

1 — лисушка; 2 — заяц; 3, 4 — млекопитающего; 5 — человека: *ou* — яичник, *od* — яйцевод, *u* — матка, *v* — влагалище, *m* — мочевой пузырь, *g* — мочеиспускательный канал

оно очень различно и тесно связано со способом развития зародыша. Если зародыш развивается вне материнского организма, то у таких животных яйца содержат больше желтка, чем яйца тех животных,

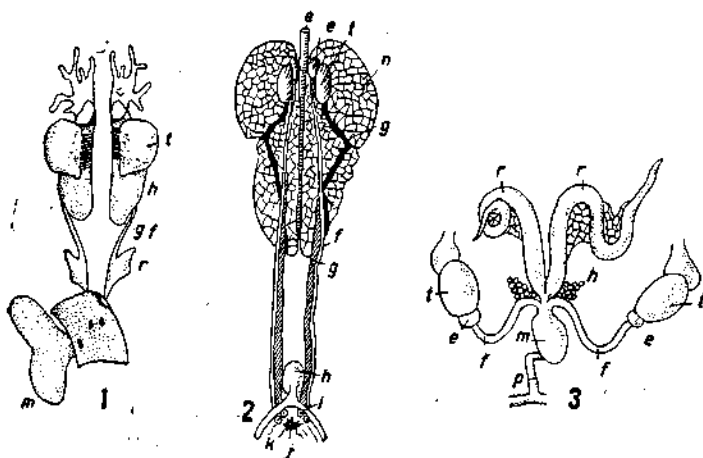


Рис. 97. Мужская половая система различных позвоночных животных

1 — лягушки: *t* — семенники, *h* — почки, *gf* — мочеиспускательный канал, *r* — семенные пузырьки, *m* — мочевой пузырь; 2 — птицы: *a* — аорта, *t* — семенники, *e* — придаток, *g* — семяпровод, *n* — почка, *f* — мочеиспускательный канал, *k* — клоака, *l* — половое отверстие, *j* — отверстие кишки; 3 — млекопитающего: *t* — семенники, *e* — придаток, *f* — семяпровод, *r* — семенные пузырьки, *m* — мочевой пузырь, *h* — предстательная железа, *p* — выводной канал

зародыши которых развиваются внутри материнского организма. Так, яйцо лягушки, ящерицы много больше яйца всякого млекопитающего, даже слона, яйца которого можно рассмотреть только под мик-

роскопом. Но количество желтка в яйце зависит еще от того, как идет развитие: с метаморфозом¹ или без него. И в яйцах тех животных, у которых при их развитии имеет место метаморфоз, меньше желтка, чем в яйцах животных, развивающихся без метаморфоза, потому что личинка, развиваясь быстрее, способна сама питаться, в то время как при развитии без метаморфоза требуется больше времени, чтобы развился организм, могущий самостоятельно питаться. Так, например, яйца насекомых меньше яиц паукообразных, многопожков. Яйца земноводных меньше яиц пресмыкающихся.

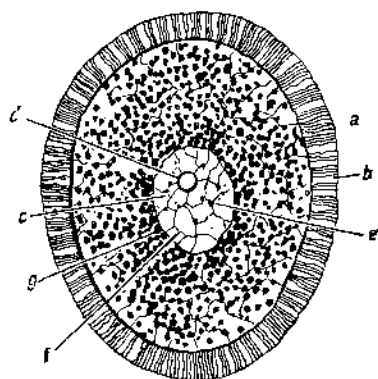


Рис. 98. Яйцевая клетка собаки

b — наружная оболочка, *a* — желточная оболочка, *с* — ядро, *d* — ядрышко, *e* — хроматин, *f* — цитоплазма, *g* — зернышки желтка

пятнышка, диск, представляющий собою протоплазму клетки, в которой помещается ядро. В остальной части ее располагается сплошная масса желтка. Яйцо птицы, развиваясь в яичнике, покрывается тонкой оболочкой, и по созревании выходит в полость тела птицы, попадает в яйцевод, где и оплодотворяется сперматозоидом. Сейчас же после этого начинается развитие зародыша из яйца, и последнее, двигаясь по яйцеводу, покрывается жидким белком. Далее, яйцо покрывается еще двумя кожистыми белочными оболочками, плотно прилегающими друг к другу и расходящимися у тупого конца яйца, где они образуют воздушную камеру. От оболочки, покрывающей желток, идут халазы, состоящие из белка в состоянии геля, которые, прикрепляясь к наружной кожистой оболочке, поддерживают желток в белке во взвешенном состоянии. Сверху яйцо покрывается известковой скорлупой. Таким образом, отложенное птицей яйцо представляет собою начавший развиваться зародыш, покрытый рядом оболочек. Но иногда бывает, что птица сно-

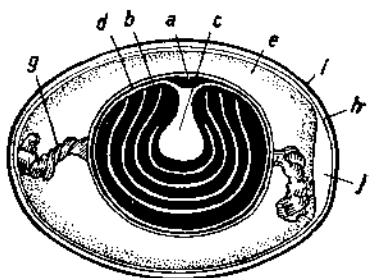


Рис. 99. Яйцо курицы в разрезе

a — зародышевый диск, *b* — желтый и *с* — белый желток, *d* — желточная оболочка, *e* — белок, *g* — халазы, *h* — скорлуповая (белочная) оболочка, *j* — воздушная камера, *i* — скорлупа

¹ Метаморфоз — развитие с превращением, причем из яйца выходит личинка, непохожая на взрослую форму и которая впоследствии превратится в нее.

сит неоплодотворенное яйцо такой же величины, и тогда оно действительно представляет одну только яйцевую клетку, одетую оболочками.

Но кроме того, что яйца животных отличаются различным содержанием желтка, они еще различаются между собой и различным распределением его. Так, в яйцах млекопитающих, иглокожих, круглых червей и других животных, в яйцах которых желтка немного, он распределен равномерно по плазме яйца. Такие яйца называются *гомолецитальными* (рис. 100). В яйцах рыб, земноводных, пресмыкающихся и птиц желтка довольно много, и он распределен очень не-

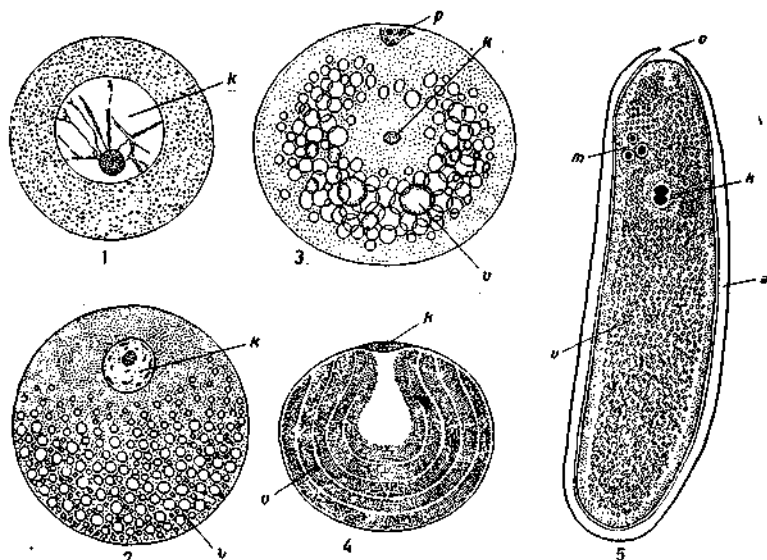


Рис. 100. Различные типы строения яйца

1Г — гомолецитальное яйцо морской звезды, 3 — дафнии, телелецитальные яйца: 2 — улитки, 4 — птицы; 5Г — центролецитальное яйцо насекомого (мухи); k — ядро, v — желток, p, m — полярные тельца, а — оболочка, о — микроворонка

равномерно: в верхней части плазма содержит очень мало желтка, и эта часть яйца называется *анимальным*, или *животным*, полюсом; в другой части яйца, называемой *вегетативным*, или *растительным*, полюсом, желтка значительно больше¹. Такие яйца называются *телелецитальными* (рис. 100). И, наконец, в яйцах насекомых, называемых *центролецитальными*, в центральной части находится лишенный желтка небольшой участок плазмы с ядром: вокруг этого участка располагается желток, а на поверхности яйца лежит тонкий слой плазмы, лишенный желтка (рис. 100).

Ядро в яйцевой клетке всегда более или менее смещено к аниимальному полюсу. Такое положение ядра определяется распределе-

¹ Название полюсов яйца — аниимальный и вегетативный — вызвано тем, что, как это мы увидим из главы о развитии, на месте аниимального полюса развиваются нервная система и осевой скелет — органы «животной» жизни, а на месте вегетативного полюса закладывается кишечный канал — орган «растительной» жизни.

нием желтка, и смещение его к полюсу тем больше, чем больше желтка в яйце и чем неравномернее он распределен.

Все яйца животных на своей поверхности имеют оболочку, которая не одинакова у разных животных. Так, яйца млекопитающих одеты достаточно плотной оболочкой, называемой *хорионом*, пронизанной канальцами, называемыми *микровилле*. Подобную оболочку, играющую роль скорлупы, имеют и яйца насекомых с одним или несколькими микровилле. Такой же скорлупой, но еще более сложной, одеты яйца аскариды. Эта скорлупа яиц аскариды состоит из целой системы оболочек. Из них наиболее сильно развита внутренняя, волокнистая оболочка. Яйца водных животных, земноводных, рыб и других одеты очень тонкой оболочкой, через которую легко проникает сперматозоид.

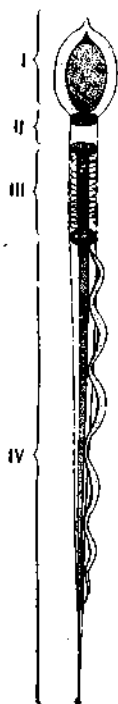


Рис. 101. Схема строения сперматозоида

I — головка с перфораторием; II — шейка; III — соединительная часть; IV — хвостик

Строение
сперматозоида

Мужские половые клетки, или сперматозоиды, и по величине и по строению сильно отличаются

от яйцевых клеток в связи с приспособлением их к движению и проникновению в яйца. В то время как яйцо является самой крупной клеткой каждого организма, сперматозоид является самой маленькой клеткой того же организма. Так, например, у млекопитающих величина сперматозоида около 3 микронов, не считая хвостика, в то время как величина их яиц доходит до 200 микронов в диаметре.

Чаще всего сперматозоид имеет удлиненную форму, с расширенной частью — головкой. В этой расширенной части сперматозоида помещается ядро, окруженное толстым слоем протоплазмы (рис. 101). Головка сперматозоида в передней своей части часто образует заострение — *перфораторий*, или *акрозому*, который облегчает сперматозоиду проникновение в яйцо. Позади головки находится шейка сперматозоида, в которой располагаются две центрозоменные части: одна — в начале шейки, другая — в конце; от шейки начинается следующая соединительная часть сперматозоида, содержащая спиральную нить. Этот отдел сперматозоида также заканчивается центрозоменным тельцем, за которым располагается хвостик сперматозоида. Хвостик, или жгутик, целиком состоит из плазмы, причем в ней можно различить отдел, состоящий из осевой нити и протоплазматического чехла, снабженного часто оторочкой. Эта оторочка заканчивается последним центрозоменным кольцом. Самый конец хвостика сперматозоида состоит только из нити. Плазма сперматозоида не содержит никаких питательных веществ. У некоторых беспозвоночных, как, например, у круглых червей, ракообразных, паукообразных, сперматозоиды имеют иную форму — более крупны и малоподвижны (рис. 102).

Сперматозоиды впервые были открыты Гаммом и Левенгуком в 1667 г. и описаны последним.

Сперматозоиды впервые были открыты Гаммом и Левенгуком в 1667 г. и описаны последним.

Кроме указанных различий, между яйцевой клеткой и сперматозоидом имеется и сходство. И мужская и женская клетки равноценны друг другу в отношении строения ядра, хотя мужское ядро во много раз меньше женского ядра, потому что в ядре первого отсутствует ядерный сок, т. е. ядро сперматозоида является сильно уплотненным. Что же касается хромосом, то именно в этом отношении и сперматозоид и яйцо одного и того же вида организма являются равноценными, так как они оба имеют по одинаковому числу одинаковых по строению хромосом¹. Так, в зрелом яйце человека и в сперматозоиде его находится по 24 одинаковых по строению хромосом, у аскариды (*Ascaris megaloccephala*) в яйце и в сперматозоиде — по 2 хромосомы и т. д.

Но если сравнить зрелые половые клетки животных с клетками их тела, или *соматическими*, в отношении числа хромосом, то окажется, что половые клетки отличаются вдвое меньшим числом хромосом². Половинное число хромосом половых клеток называется *гаплоидным* числом, а удвоенное число хромосом соматических и незрелых половых клеток называется *диплоидным* числом. Незрелые половые клетки являются диплоидными. Следовательно, половые клетки при своем созревании в половой железе где-то и каким-то образом уменьшают свое число хромосом наполовину. Это уменьшение числа хромосом является необходимым приспособлением, так как в момент слияния зрелых половых клеток диплоидное число хромосом восстанавливается, и каждый новый организм имеет в соматических клетках то же число хромосом, что и его родители.

Созревание половых клеток

Половые клетки обладают способностью развиваться в новый организм, в то время как соматические обладают определенными для каждого типа клетки особенностями. Половые клетки в процессе развития зародыша воспроизводят все клетки тела с определенными функциями, которые *теряют способность воспроизводить весь организм*, очевидно, в связи с их дифференциацией. Откуда же возникают в ор-

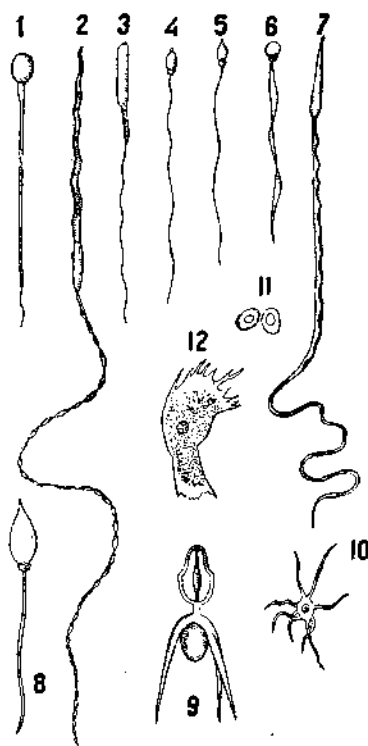


Рис. 102. Сперматозоиды различных животных

1 — человека, 2 — ската, 3 — кошки, 4 — улитки, 5 — медузы, 6 — акулы, 7 — жука, 8 — двоякодышащей рыбы, 9 — рака, 10 — круглого червя, 11 и 12 — мелких дракообразных

¹ Сперматозоид и яйцо одного и того же вида организмов могут отличаться друг от друга только одной хромосомой (см. гл. XIV).

² За исключением некоторых случаев, о чем речь будет дальше (стр. 200).

гапизме половые клетки, сохраняющие эту способность воспроизведения целого организма? Они не могут возникать из телесных дифференцированных клеток, потерявших способность к воспроизведению новой особи. Действительно, первичные половые клетки, сохраняющие способность к развитию новой особи, обособляются в процессе развития зародыша на ранних стадиях его, когда клетки зародыша еще не дифференцированы. У некоторых организмов удалось проследить достаточно ясно это раннее обособление полового зачатка, например, у аскариды и целого ряда круглых червей, насекомых и др., а в последнее время удалось проследить обособление полового зачатка и у различных видов костистых рыб, земноводных, пресмыкающихся и птиц. Все эти исследования подтверждают вывод о раннем обособлении полового зачатка в процессе развития зародыша.

Интересно отметить, что совсем не удается проследить обособление полового зачатка у губок и некоторых кишечнополостных. Предполагают, что здесь половые клетки возникают из недифференцированных клеток, которые в большом количестве залегают между энто- и эктодермой.

При дальнейшем развитии зародыша половой зачаток дает путем деления первичные половые клетки, которые при образовании половых желез оказываются заключенными внутри этих желез. Эти первичные половые клетки, или гонии, мы и нахо-

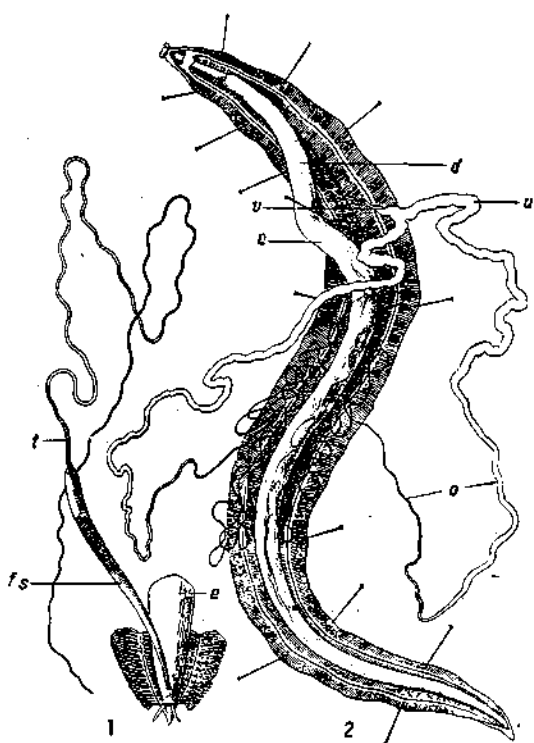


Рис. 103. Половая система аскариды (*Ascaris megalocephala*)

1' — самец; 2 — самка. t — семенник, fs — семяизвергательный канал, a, e — кишка, v — влагалище, u — матка, o — яичник.

дим в большом количестве в каждой половой железе. Они имеют диплоидное число хромосом, подобно соматическим клеткам.

Сперматогенез у аскариды

Процесс созревания мужских половых клеток, или сперматогенез, у аскариды происходит следующим образом. Семенник аскариды имеет вид длинной непарной трубки, очень тонкой на слепом начальном конце и постепенно утолщающейся к другому концу. Этот широкий конец трубки открывается половым отверстием на заднем конце тела, недалеко от анального отверстия (рис. 103).

Первый, самый тонкий, отдел этой железы заполнен первичными половыми клетками, или *сперматогониями*. Изучение в микроскоп этого отдела показывает наличие большого числа митозов вследствие постоянно продолжающегося деления сперматогоний. При этом все клетки остаются диплоидными, так как митотическое деление их сопровождается расщеплением хромосом. Этот отдел семенника называется *зоной деления* (рис. 104 и 105).

В следующем, более утолщенном, отделе семенника деления сперматогониев уже не происходит и наступает период роста их. Сперматогонии, вступившие в период роста, превращаются в *сперматоциты первого порядка*. Они также округлой формы, но крупнее сперматогониев. Этот отдел железы называется *зоной роста* (рис. 104 и 105). Но можно заметить, что еще в этой зоне роста сперматоциты первого порядка подготовляются к новым делениям, которые осуществляются в следующем, третьем, отделе железы, где происходит фактически два деления, быстро следующие одно за другим без стадии покоящегося ядра между ними. Каждый сперматоцит первого порядка делится в первый раз на две равные клетки, называемые *сперматоцитами второго порядка*, а каждый из них делится еще раз на две одинаковые по величине клетки. Эти два следующие друг за другом деления приводят к тому, что из одного сперматоцита первого порядка получают четыре одинаковых по величине клетки, называемые *сперматидами*, попрежнему округлой формы. Далее сперматиды без всякого деления превращаются в сперматозоиды, принимая форму, типичную для сперматозоидов данного вида животных.

Овогенез у аскариды Процесс созревания женских половых клеток, или *овогенез*, протекает очень сходно с процессом сперматогенеза. Женская половая железа аскариды парная и имеет вид различной толщины трубок, и длина каждой во много раз превышает длину тела червя, поэтому эти трубки, начинаясь слепым, очень тонким, концом и постепенно утолщаясь, образуют несколько поворотов. Так как эти трубки парны, то они лежат по обе стороны кишечника аскариды (рис. 103). Утолщаясь все более и более, они в конечном своем отделе срастаются вместе в одну очень небольшой длины трубочку, называемую *вагиналищем*. Вагиналище оканчивается половым отверстием на брюшной стороне аскариды на расстоянии приблизительно одной трети от переднего конца. Эти трубки в различных частях носят различное название: самые тонкие участки называются *яичниками*, самые толстые — *маткой*. Часть же трубки, лежащая между маткой и яичником, называется *яйцеводом*. В этих трубках аскариды происходит процесс развития и созревание половых клеток. Здесь так же, как и в семеннике, можно различить три отдела: зону деления, зону роста и зону созревания. В первой зоне, занятой *овогониями*, происходит многократное деление клеток (рис. 104). В следующем отделе железы деление прекращается, и овогонии, превращаясь в *овоциты первого порядка*, переходят в зону роста, но достигают в результате роста значительно больших размеров, нежели сперматоциты первого порядка. Далее овоциты первого порядка также делятся двумя, быстро следующими один за другим, делениями на четыре клетки. Но, в то время как сперматоциты делятся каждый раз

на равные по величине клетки, первое деление овоцита дает две *неравные* клетки: одну *большую* — *овоцит второго порядка* — и одну *очень маленькую* с небольшим количеством протоплазмы — *первое редукционное*, или *полярное, тельце* (рис. 105). При втором делении большая клетка (овоцит второго порядка) делится опять на *неравные* части, выделяя *второе редукционное тельце*, а маленькая (первое редукционное тельце) делится на *равные* части. В результате всех этих делений из одного овоцита первого порядка получается четыре клетки: одна большая, называемая *яйцом*, и три маленькие — *редукционные*, или *полярные, тельца*. Если сравнить овоциты первого порядка со зрелыми яйцами, а сперматиды первого порядка со сперматозоидами, то оказывается, что основное отличие этих клеток заключается в числе хромосом.

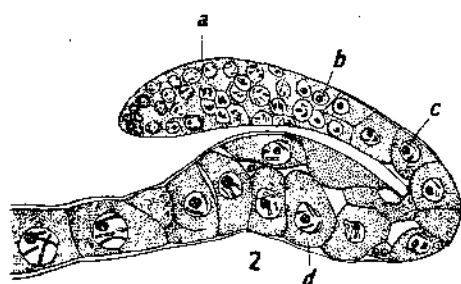
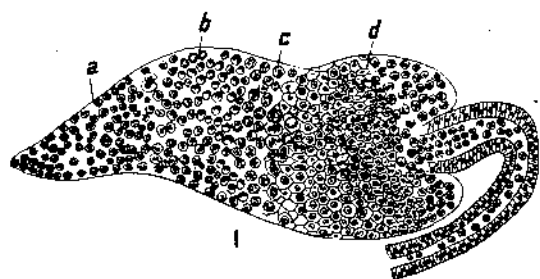


Рис. 104. Различные зоны созревания половых клеток в половых железах

1 — в семенике *Heteroscopus saliens*; 2 — в яичнике *Canthoscarmius staphylinus*. *a* — зона деления, *b* — зона роста и *c* — зона созревания, *d* — зона образования сперматозоидов

Изменения в ядре и хромосомах при созревании

В то время как в овоцитах первого порядка имеется диплоидное число хромосом, в зрелых яйцах и сперматозоидах их только гаплоидное число. Таким образом, уменьшение числа хромосом, или *редукция*, происходит только в третьей зоне, *зоне созревания*.

Это уменьшение числа хромосом происходит путем двух делений. Эти два деления протекают различно.

У большинства организмов первое из этих делений является *редукционным делением*, уменьшающим число хромосом вдвое, а затем следует *эквационное*. Но у некоторых видов организмов первое деление бывает *эквационное*, и тогда уменьшение вдвое числа хромосом происходит в результате второго деления.

Подготовка к этим двум делениям происходит одновременно еще в период роста цитов первого порядка и состоит в том, что прежде всего парные хромосомы сближаются и *конъюгируют* (подготовка к редукционному делению). Перед конъюгацией хромосомы сильно вытягиваются в длину, а затем, конъюгируя, парные хромосомы, изогнутые в виде петель, обращаются своими концами к одному полюсу ядра, образуя своеобразную фигуру, называемую *букетом*, или *синapsисом* (рис. 106). Затем конъюгирующие хромосомы каждой пары

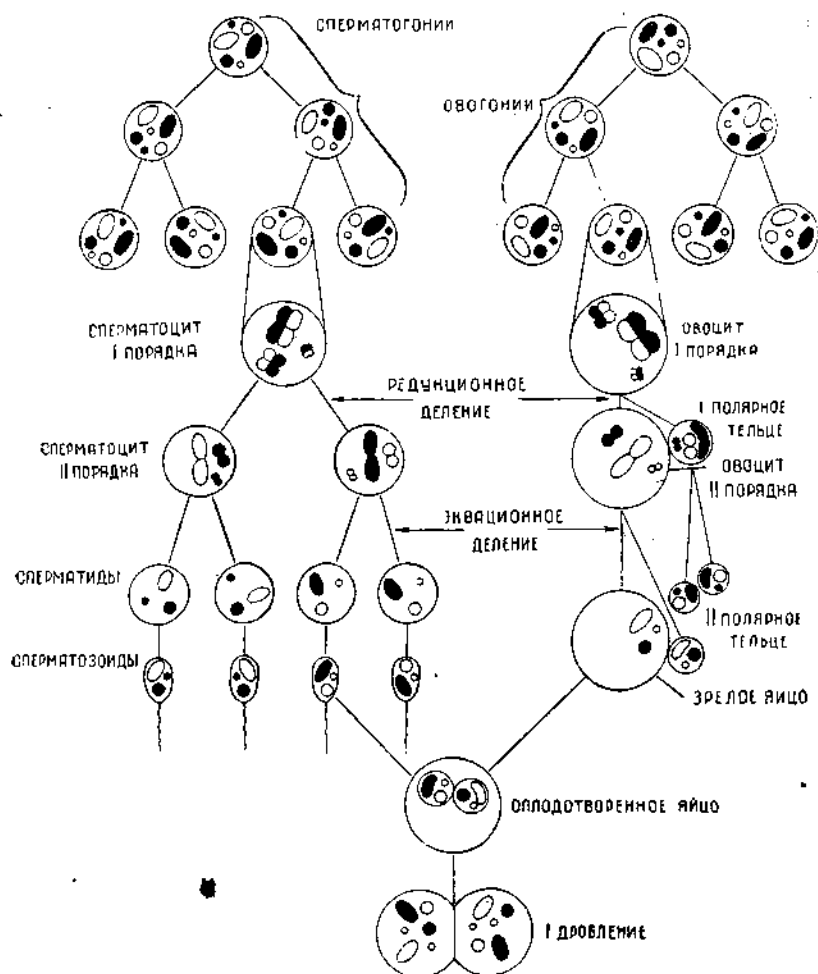


Рис. 105. Схема созревания половых клеток

слева — схема сперматогенеза, справа — овогенеза

выпрямляются, несколько укорачиваются и утолщаются и так близко подходят друг к другу, что кажутся одной хромосомой, вследствие чего число хромосом как будто уменьшается вдвое (рис. 106 и 107). Так, если диплоидное число хромосом равно 16, то в этот момент их кажется только 8. Этот процесс называется *псевдоредукцией* (ложное уменьшение), ибо на самом деле число хромосом осталось прежним. Но далее между конъюгирующими хромосомами каждой пары появляется щель, т. е. парные хромосомы вновь несколько отделяются друг от друга и в то же время перекручиваются одна вокруг другой (рис. 106 и 107).

Наряду с этим в каждой хромосоме намечается расщепление вдоль (подготовка к эквационному делению), и в то же время хромо-

зомы сильно укорачиваются, но так как они попрежнему конъюгируют, то в результате всего этого в сперматocyтах или овоцитах первого порядка укоротившиеся хромозомы располагаются четверками, или *тетрадами* (рис. 105 и 108). Каждая тетрада представляет собою пару конъюгирующих хромозом, причем каждая хромозома расщепилась. Если для клеток какого-либо животного характерно число хромозом 60, то они в цитах первого порядка образуют 30 пар, а так как каждая пара при расщеплении хромозом дает одну тетраду, то в сперматocyтах первого порядка образуется 30 тетрад; если клеткам организма свойственно 16 хромозом, то тетрад образуется 8, если 4 хромозомы, то 2 тетрады и т. д., т. е. тетрад всегда образуется столько, сколько пар хромозом.

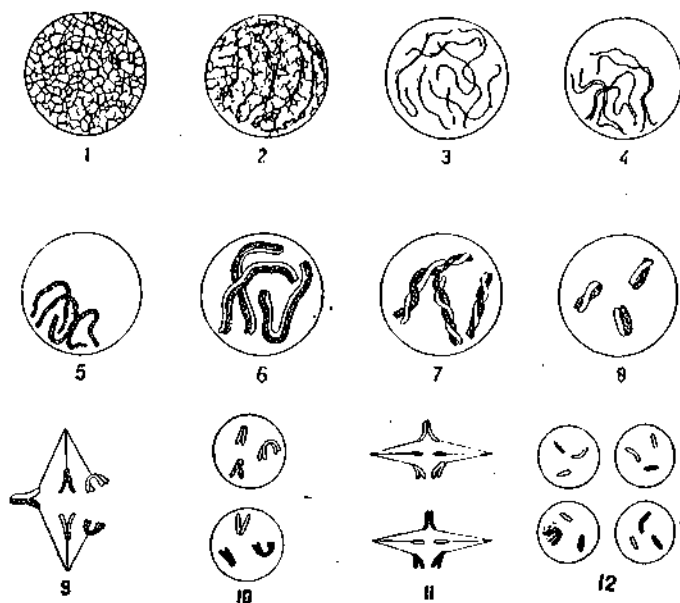


Рис. 106. Схема созревания при сперматогенезе

1 — покоящееся ядро; 2, 3 — обособление нитевидных хромозом; 4 — начало конъюгации хромозом (синианоме); 5, 6 — псевдоредукция; 7, 8 — перекручивание и укорачивание хромозом; 9, 10 — редукционное деление; 11, 12 — эквационное деление

После образования тетрад в сперматocyтах первого порядка осуществляется *редукционное* деление, приводящее к образованию сперматocyтов второго порядка, т. е. расходятся конъюгирующие хромозомы; но так как они уже расщепились при образовании тетрад, то фактически от каждой тетрады расходятся двойные хромозомы, и в сперматocyтах второго порядка вместо тетрад имеются уже *диады* (по-гречески двойки). Затем осуществляется эквационное деление, приводящее к образованию сперматид, т. е. расходятся расщепившиеся хромозомы, в результате чего в каждой сперматиде остается по одной хромозоме от каждой тетрады (рис. 107).

Как уже было отмечено, у некоторых животных первым из двух делений является эквационное, а за ним следуют редукционное.

Но и в этих случаях подготовка к этим делениям происходит также в период роста цитов первого порядка. По образованию в них тетрад при первом делении расходятся расцепившиеся хромозомы (а не конъюгирующие хромозомы, как это описано выше), и образуются сперматогонии второго порядка, содержащие пары конъюгирующих хромозом (соответственно диады), а затем при втором делении, приводящем к образованию сперматид, расходятся конъюгирующие хромозомы. И в сперматиде остается по одной хромозоме от каждой тетрады.

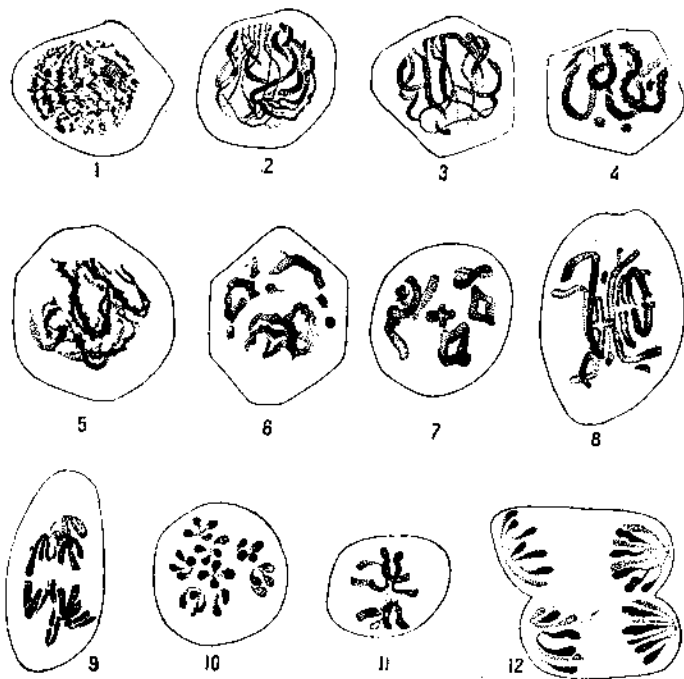


Рис. 107. Редукция хромозом при сперматогенезе у *Temnopterus onisciformis*

1 — сперматогоний; 2, 3 и 4 — стадия букета, во время которой парные хромозомы конъюгируют; 5, 6 — перекручивание хромозом; 7 — раздвигание парных хромозом; 8 — метафаза редукционного деления (здесь начало эквационного расщепления каждой хромозомы); 9 — анафаза; 10 — то же с полюсов; 11, 12 — эквационное деление

Какое бы деление ни являлось первым между этими двумя делениями, ядро не переходит в стадию покоящегося ядра, и одно деление быстро следует за другим.

При овогенезе веретено делений, как редукционного, так и эквационного, располагается у поверхности яйца, чем и определяется деление на неравные клетки (рис. 108). После первого деления получается овоцит второго порядка и первое полярное тельце, и, если это деление было редукционным, обе клетки имеют уменьшенное вдвое гаплоидное число хромозом. После второго деления получается яйццо и второе направительное тельце. Первое полярное тельце часто делится вторично. При последнем делении яйца центрозома его целиком переходят во второе полярное тельце, или же они дегенерируют еще в овоцитах первого порядка, как, например, у аскариды. Полярные тельца

ца к оплодотворению и дальнейшему развитию неспособны и вскоре погибают, так что из одного овоцита первого порядка образуется в процессе созревания одно яйцо, тогда как из одного сперматоцита первого порядка в конечном счете образуется четыре одинаковых сперматиды (рис. 105).

Развитие сперматозоидов из сперматид

Формирование сперматозоида из сперматиды протекает следующим образом: ядро сперматиды, имеющее вид пузырька, перемещается к одному из полюсов клетки. В нем хромозомы в этот момент не видны, а видны хроматиповые мелкие зерна; ядро постепенно принимает форму головки сперматозоида, уменьшается в размере и становится более плотным (рис. 109). Центриоли сперматиды располагаются так, что одна

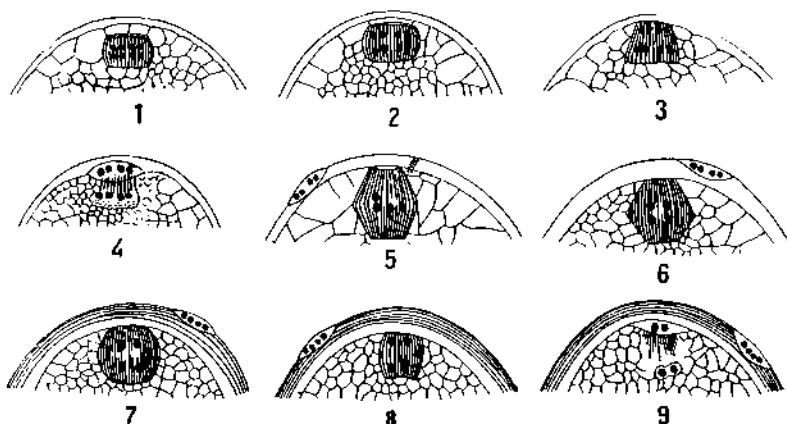


Рис. 108. Схема созревания при овогенезе у *Ascaris megalocephala*

1, 2 — образование тетрады — метафаза редукционного деления; 3 — анафаза; 4 — выделение первого редукционного тельца; 5—9 — эквационное деление и выделение второго редукционного тельца

из них становится почти у самой поверхности ядра, а другая удалена к противоположному краю клетки. Возле последней центриоли образуется жгутик, который при дальнейшем росте его образует нить хвоста сперматозоида. Протоплазма же клетки, облекая эту нить, образует футляр хвостика.

Строение семенной железы и сперматогенез у млекопитающих

Созревание сперматозоидов у млекопитающих и у человека происходит сходно с вышеописанным. Однако, мы вкратце остановим наше внимание на строении половых желез и на процессе созревания половых клеток у млекопитающих.

Семенники млекопитающего представляют собою тела овальной формы, помещающиеся в детском возрасте в нижней части брюшной полости и перемещающиеся при половой зрелости в особый мешочек — мошонку — уже вне полости тела. Каждый семенник на внутренней стороне своей имеет *придаток* — тельце удлинённой формы — и покрыт соединительнотканной оболочкой (рис. 110). Последний содержит кровеносные сосуды, эластические волокна, часто — мускульные клетки и значительно расширяется в месте соединения семенника с придатком, образуя *гайморово тело*. Отсюда эта оболочка пропьякает отдельными перегородками и ткань семенника, которые разделяют его на отдельные дольки. Перегородки от гайморова тела расходятся веерообразно и доходят до оболочки, покрывающей семенник. Таким образом, каждая долька семенника имеет форму конуса, основание которого располагается у наружного края семенника,

а вершина у гайморова тела. Каждая долька состоит из одной, сильно извитой трубки, длиной до 30—70 см. Между трубками располагается промежуточная соединительного характера ткань семенника, или интерстициальная ткань. Так как каждая трубочка сильно извивается, то на разрезе каждая долька представлена большим количеством кружков, гораздо реже попадаются продольные срезы их. В этих-то трубках и происходит весь процесс сперматогенеза. Далее семенная трубочка каждой дольки,

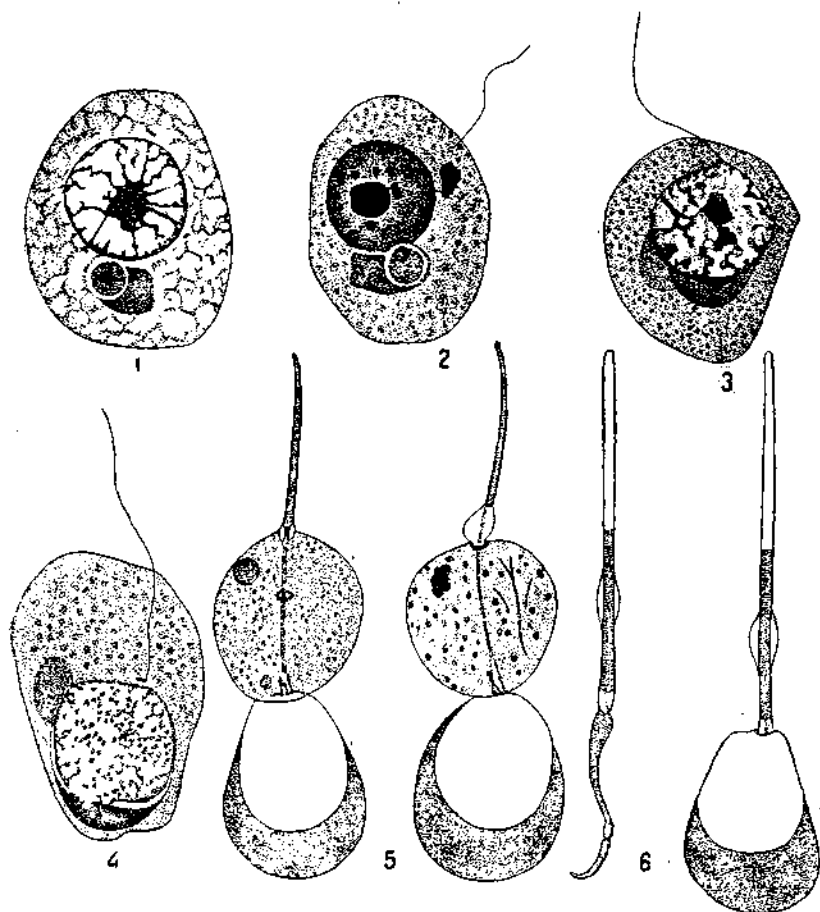
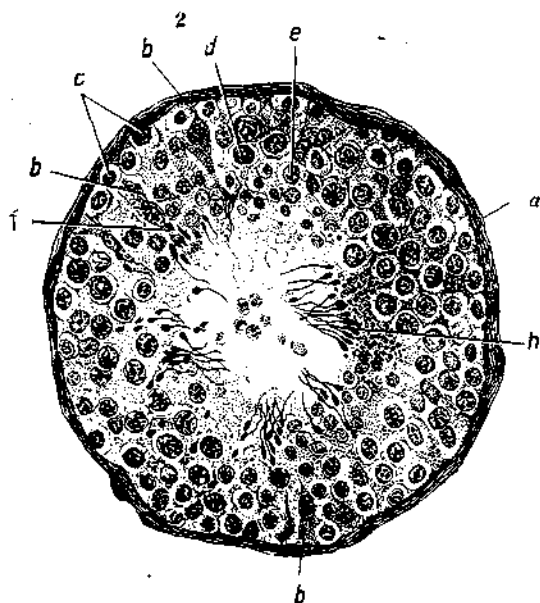
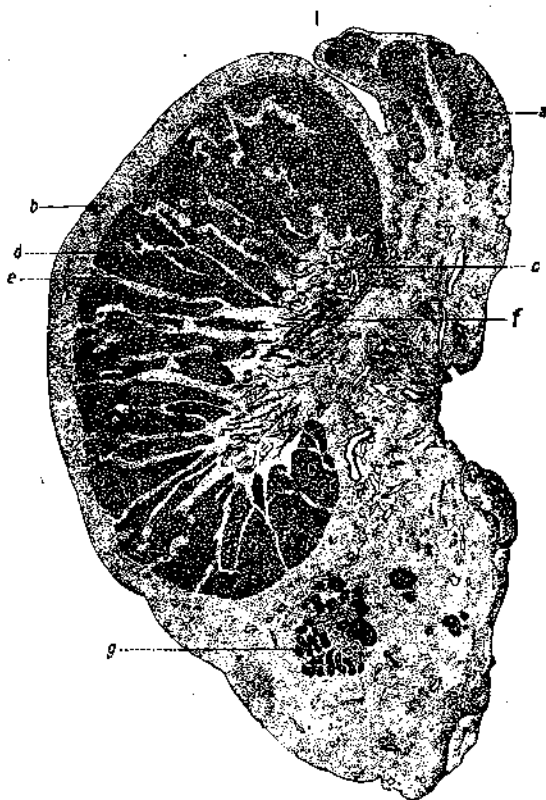


Рис. 109. Преобразование сперматиды в сперматозоид у морской свинки

1—4— сперматиды; 5 и 6 — сперматозоиды

вступая в гайморово тело, становится прямой, очень коротенькой трубочкой. Здесь эти последние сливаются по несколько вместе и, образуя небольшое число канальцев (от 7 до 15 у человека), переходят в верхнюю часть придатка семенника, или головку придатка, причем каналец, отходящий от самого верхнего участка гайморова тела, в головке придатка загибается и поворачивает вниз, а в него впадают постепенно все остальные канальцы, образуя один общий выводной канал. Этот последний, носящий название семявыносящего канала, извиваясь, образует тело и хвост придатка и только по выходе из него, в виде прямого протока, направляется к мочеиспускательному каналу, куда и впадает, образуя на этом пути целый ряд придаточных органов.

Что же касается семенных трубочек, то каждая покрыта соединительнотканной оболочкой с кровеносными сосудами, приносящими питание трубке, и выполнена внутри несколькими слоями клеток (рис. 110).



Одни из этих клеток имеют призматическую форму с расширенным основанием, прилежащим к стенке семенной трубки, и более узким телом, доходящим до просвета семенной трубки. Своими основаниями эти клетки, называемые *сертолиевыми*, соприкасаются друг с другом. Здесь же, у основания клетки, лежит ядро, имеющее вид большого пузырька с небольшим количеством хроматина, протоплазма же клетки выполнена различного рода питательными веществами. Сертолиевы клетки неспособны преобразоваться в сперматозонды, но, возможно, служат для питания сперматид при формировании их в сперматозонды. Между узкими частями сертолиевых клеток залегают слои половых клеток различной зрелости, причем у стенки семенной трубки залегают самые молодые из них — сперматогонии, находящиеся в состоянии деления, а в просвете трубки располагаются уже зрелые сперматозонды. На некотором расстоянии от наружной стенки сперматогонии перестают делиться и, переходя в стадию роста, становятся сперматоцитами первого порядка. Глубже лежат более мелкие сперматоциты второго порядка и, наконец, наиболее мелкие — сперматиды. Последние группируются у верхушек сертолиевых клеток, внедряясь внутрь их тела, и развиваются в сперматозонды, причем питательные вещества из сертолиевых клеток переходят в сперматиды. В выводных путях семен-

Рис. 110. Семенник млекопитающего (1) и отдельная семенная трубка (2) в поперечном разрезе

1 — *a* — придаток, *b* — оболочка, *c*, *f* — гайморово тело, *e* — перегородки, разделяющие семенник на доли (д), *g* — кровеносные сосуды; 2 — *a* — оболочка семенной трубки, *b* — сертолиевы клетки, *c* — сперматогонии, *d* — сперматоциты первого порядка, *e* — сперматоциты второго порядка, *f* — сперматиды, *h* — сперматозонды

яйца сперматозонды делаются подвижными, возможно, под влиянием секретов, выделяемых стенками этих путей.

Яичник млекопитающих

Яичники млекопитающих — небольшие, овальной формы тела, лежащие в задней части брюшной полости тела животных. Под соединительнотканной оболочкой яичника расположен слой эпителиальных клеток, называемых зародышевым эпителием (рис. 111.) Здесь же расположены многочисленные овогонии. К моменту рождения самки млекопитающего эти овогонии прекращают деление и переходят в стадию роста, т. е. с этого момента в яичнике находятся овоциты первого порядка. Овоциты первого порядка располагаются глубже зародышевого эпителия, в так называемом корковом слое яичника. Корковый слой яичника отделяется от зародышевого эпителия тонкой белковой оболочкой и состоит из соединительнотканного основного вещества и разбросанных в нем одиночных овоцитов первого порядка разного возраста, окруженных слоем эпителиальных клеток, называемых *фолликулярными*. Эти последние образуются из зародышевого эпителия

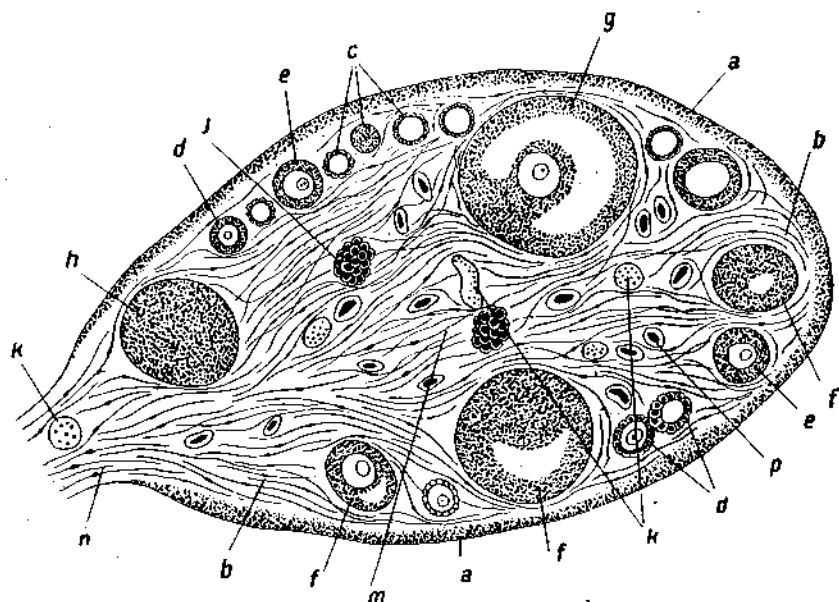


Рис. 111. Поперечный разрез яичника мыши

a — зародышевый эпителий, *b* — корковый слой, *c* — *e* — фолликулы различной зрелости, *f* — *h* — более зрелые фолликулы — графовы пузырьки с развивающейся полостью, *j* — желтое тело, *k*, *p* — кровеносные сосуды, *m* — мозговое вещество яичника, *n* — связка яичника

в эмбриональный период жизни организма. Следовательно, клетки зародышевого эпителия превращаются в фолликулярные клетки, которые служат для питания овоцита. Во время роста овоцита первого порядка, который продолжается все время, пока овоцит выйдет из яичника, происходит подготовка ядра овоцита к двум делениям созревания, причем после конъюгации и расщепления хромозом, ядро быстро принимает вид пузырька с большим ядрышком и остается таким до выхода овоцита из яичника.

Самые молодые, или примордиальные, фолликулы лежат вблизи зародышевого эпителия и состоят обыкновенно из одного цита небольших размеров с крупным ядром, окруженного одним слоем фолликулярных клеток (рис. 111). Таких *примордиальных* фолликул у новорожденной самки чрезвычайно большое количество. Они представляют собою весь запас для будущих яиц. Следовательно, число яиц уже предопределено в момент рождения млекопитающего. Но число их так велико, что до зрелого яйца доходят только очень немногие, остальные же рассасываются. Так, у новорожденной девочки число примордиальных фолликулов доходит до 40 000, а между тем за весь период половой зрелости женщины созревает всего около 500 яиц.

Созревание фолликулов начинается еще в первые месяцы жизни млекопитающего, но до половой зрелости идет очень медленно, и большинство фолликулов, не достигнув зрелости, рассасывается. В период же половой зрелости рост их идет чрезвычайно интенсивно, но и здесь идет частичное рассасывание фолликулов различной зрелости. По мере роста фолликула увеличивается в размерах, так как, кроме увеличения самого яйца (ооциты первого порядка), увеличивается и число фолликулярных клеток.

Одновременно с этими изменениями весь фолликул перемещается в глубь яичника, в мозговой слой его, который состоит из соединительнотканного основного вещества, отличающегося от такого же коркового слоя обильным содержанием эластических волокон, кровеносных сосудов и присутствием особых эпителиальных тяжей, образовавшихся в эмбриональный период и никакой роли в яичнике взрослого организма не играющих.

При дальнейшем созревании фолликула в последнем начинает накапливаться жидкость, и количество фолликулярных клеток увеличивается. В одном месте слой фолликулярных клеток образует выступ, бугорок, в котором помещается яйцо (рис. 111). Количество жидкости в таком фолликуле увеличивается все больше и больше, и он пре-

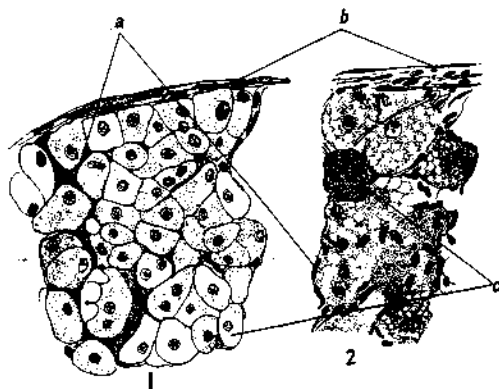


Рис. 112. Лутеиновые клетки из желтого тела яичника кролика (1) и кошки (2)

а — соединительнотканная прослойка, б — оболочка, в — лутеиновые клетки

вращается в пузырек, называемый *граафовым пузырьком*. Последний окружается на поверхности соединительнотканной оболочкой, образовавшейся из основного вещества мозговой части яичника. По мере увеличения количества жидкости граафов пузырек растет все больше и больше и выпячивается на поверхности яичника той стороной, где помещается яйцо. Тогда кровеносные сосуды соединительнотканной оболочки граафова пузырька, переполняясь кровью, сильно сжимают его, давление жидкости на стенки граафова пузырька увеличивается, и он неминуемо лопается на поверхности яичника, и ооцит, окруженный слоем фолликулярных клеток, вываливается в полость тела, а затем через воронку яйцевода попадает в самый яйцевод. В промежуток времени от выхода яйца из яичника до его оплодотворения яйцо быстро проходит редукционное и эквационное деления и, выделив таким образом редукционные тельца, становится зрелым яйцом, готовым к оплодотворению. У некоторых млекопитающих редукционное деление проходит еще в граафовом пузырьке, но эквационное — всегда уже после выхода яйца из граафова пузырька. Оставшийся в яичнике граафов пузырек зарубцовывается и преобразуется за счет деления и роста клеток фолликула в *желтое тело* (рис. 112 и 113), в клетках которого отлагается большое количество пигмента желтого цвета — *лютеина*, приносимого кровью сосудов желтого тела. Но постепенно желтое тело дегенерирует, и от него остается в яичнике небольшой рубец, который впоследствии совсем исчезает. Если яйцо почему-либо не оплодотворится, тогда желтое тело очень быстро рассасывается, если же беременность имеет место, тогда желтые тела разрастаются и остаются в яичнике в течение всего периода беременности животного, играя роль временной железы внутренней секреции, под влиянием секрета которой не происходит образования новых граафовых пузырьков во время беременности животного. По окончании беременности желтое тело рассасывается.

При рассасывании фолликулов, не доходящих до стадии граафова пузырька, первым гибнет овоцит, а затем и фолликулярные клетки.

По окончании полового периода, при старении животного все описанные процессы яичника постепенно затухают, и прежде всего прекращается образование граафовых пузырьков. Оставшиеся же фолликулы более молодого возраста постепенно рассасываются и исчезают в довольно позднем возрасте организма.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

У большинства животных нормально зрелые половые клетки, или *гаметы*, воспроизводят новый организм после слияния их, или *оплодотворения*. Оплодотворенная яйцеклетка называется *зиготой*.

Оплодотворение у животных организмов может быть внешним если зрелые яйца выделяются самками наружу и тогда только опло-

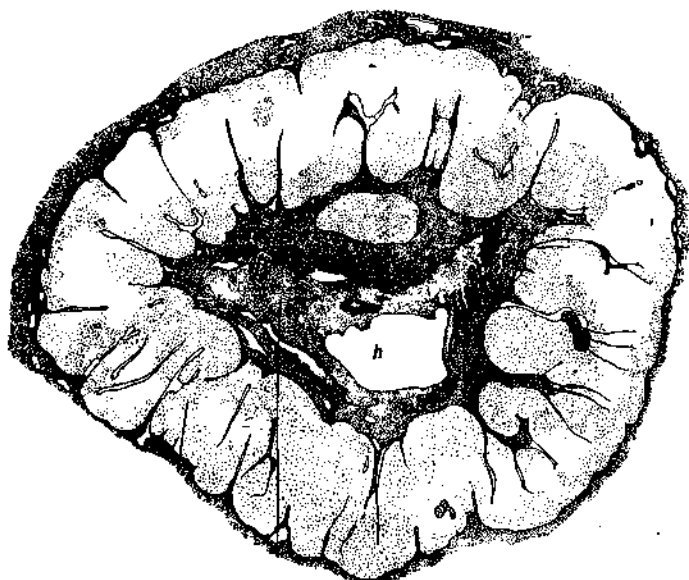


Рис. 113.

1 — разрез желтого тела женщины; h — остаток полости граафова пузырька

дотворяются сперматозоидами самца, или внутренним, когда яйца оплодотворяются внутри организма.

Внешнее оплодотворение имеет место только у тех животных, которые откладывают яйца и сперматозоиды в воду, например, у земноводных, рыб, медуз, иглокожих и др. Но не у всех водных животных имеет место внешнее оплодотворение. Так, у коралловых полипов, пиявок — оплодотворение внутреннее. Последнее наблюдается у всех наземных форм животных. В чем же заключается самый процесс оплодотворения? Прежде всего, зрелое яйцо окружается со всех сторон двигающимися сперматозоидами (рис. 114). Яйцо в это время, если оно не покрыто оболочкой с микропиле, образует восприимчивый бугорок навстречу ближайшему сперматозоиду. Последний проникает в яйцо головкой вместе с шейкой, а хвостик обычно остается в слизистой оболочке яйца и впоследствии рассасывается. У некото-

рых животных при оплодотворении проникает весь сперматозоид с хвостиком, например, у одного моллюска *Physa*, у некоторых червей. В головке и шейке сперматозоида протоплазмы очень мало, отсюда ясно, что для оплодотворения нужны главным образом ядро и центрозома, плазма же не играет роли. В некоторых случаях сперматозоид входит в незрелое яйцо, в котором деление созревания еще не закончилось. Проникший в яйцо сперматозоид тогда побуждает яйцо к скорейшему созреванию. Такое явление имеет место у аскариды и некоторых других животных (рис. 115). Как только сперматозоид проник в яйцо, на поверхности его образуется оболочка оплодотворения, которая препятствует проникновению в яйцо других сперматозоидов. Если яйцо животного покрыто на поверхности твердой оболочкой (насекомые, млекопитающие), то сперматозоид проникает в яйцо через микропиле, и оболочка оплодотворения образуется в этом случае на поверхности яйца, между яйцом и твердой оболочкой.

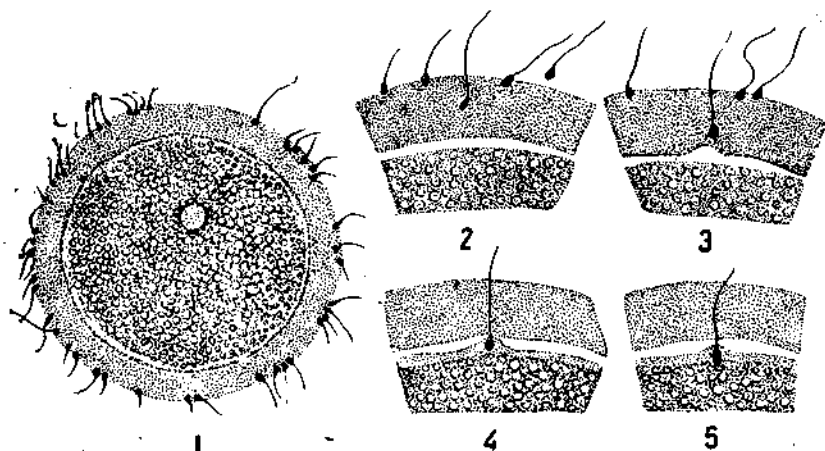


Рис. 114. Оплодотворение яйца морской звезды

1 — яйцо, окруженное сперматозоидами; 2 и 3 — проникновение сперматозоида в слизистую оболочку яйца и образование воспринимающего бугорка; 4 и 5 — проникновение сперматозоида в яйцо и образование оболочки оплодотворения

Ядро сперматозоида, освободясь от своей плазмы, которая распределяется в плазме яйца, поворачивается на 180° так, что центрозома его оказывается впереди головки (рис. 116). Мужское ядро, набухая, постепенно двигается вместе с центрозомой к центральной части яйца. В это время хромосомы женского ядра находятся еще на полюсе яйца, где после выделения редукционных телец образуется пузыревидное ядро, которое тоже перемещается к центру яйца. Наконец, оба ядра, мужское и женское, или иначе пронуклеусы, располагаются рядом, и часто их нельзя отличить друг от друга, так как мужское ядро одинаково по величине с женским ядром (у аскариды). Но в некоторых случаях мужское ядро меньше женского. В иных случаях оболочка ядра рассасывается, и из двух ядер образуется одно, или *синкарион*, состоящее из одинакового числа женских и мужских хромосом.

В других случаях ядра не сливаются, а яйцо начинает развиваться после растворения их оболочек без образования общего ядра (рис. 115).

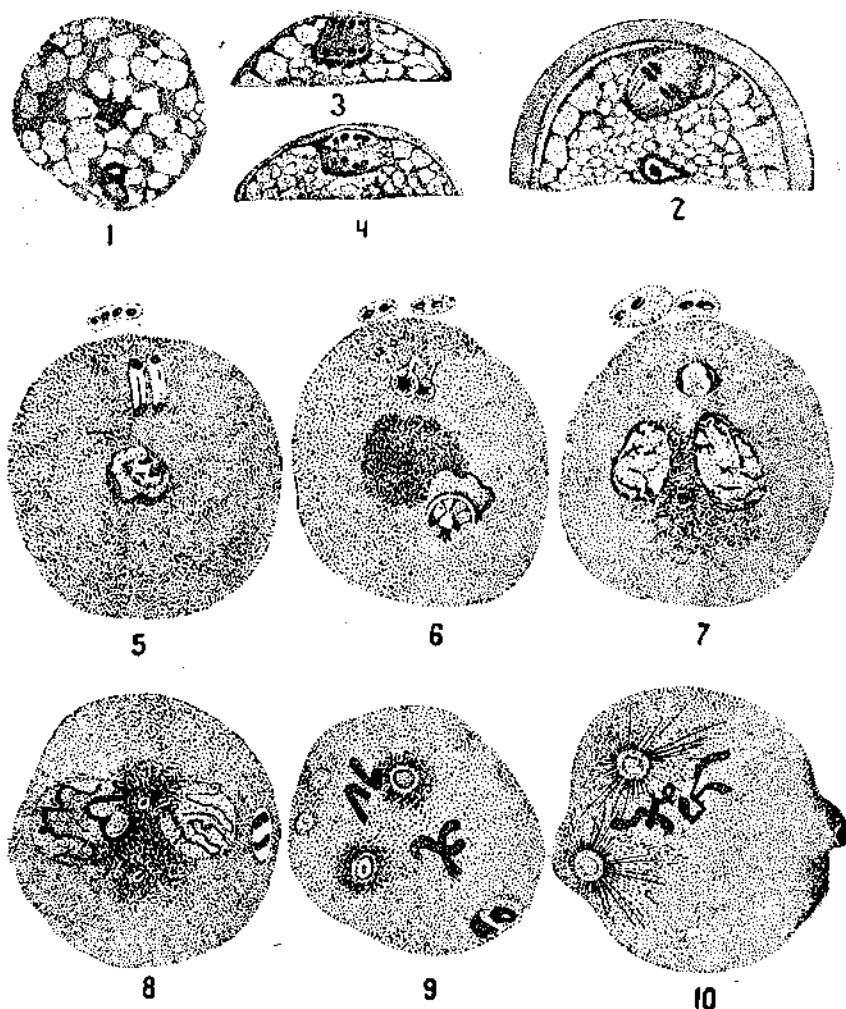


Рис. 115. Оплодотворение яйца аскариды (*Ascaris*)

1 — проникновение сперматозоида; 2 — 4 — развитие первого веретена созревания и выделение первого полярного тельца; 5 — образование веретена второго деления; 6 — выделение второго полярного тельца; 7, 8 — зигота с двумя пронуклеусами; 9, 10 — образование первого веретена дробления

Центриоли сперматозоида к этому моменту прилегают к ядрам клетки с характерным лучистым веретеном. После этого в большинстве случаев начинается развитие яйца.

Для некоторых животных очень характерны покоящиеся яйца, — когда яйцо после оплодотворения переходит в стадию покоя и только через определенный промежуток времени начинает развиваться. Такими покоящимися яйцами являются все зимующие яйца гидры, коловраток и др., которые, будучи оплодотворены осенью, перезимовывают и начинают развиваться только весной.

Бывают случаи, когда у некоторых животных, как правило, при оплодотворении в яйцо проникает несколько сперматозоидов. Подобное явление, или *полиспермия*, имеет место у тех животных, яйца которых отличаются большой величиной и в то же время имеют тонкую оболочку. Полиспермия объясняется тем, что оболочка оплодотворения образуется недостаточно быстро. Полиспермия имеет место у некоторых рыб (акулы, скаты), земноводных, птиц (голуби), также у некоторых насекомых, если в их яйцах имеется несколько микропиле. Однако при этом только один из всех сперматозоидов принимает участие в образовании синкарiona, остальные же постепенно передвигаются к периферии яйца и в конце концов рассасываются в плазме его.

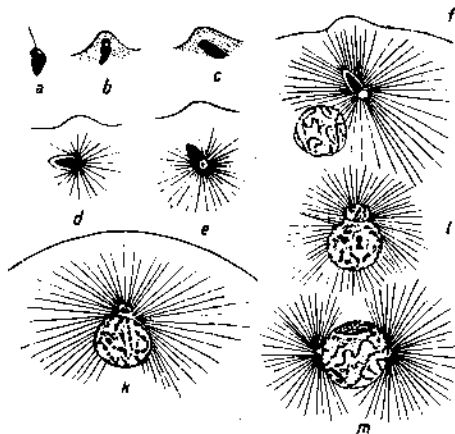


Рис. 116. Оплодотворение яйца *Toxopneustes*

а — ф — проникновение сперматозоида и вращение головки; к — т — сближение и прилегание друг к другу более мелкого ядра сперматозоида и более крупного явцевого ядра

В случаях же ненормальной полиспермии, т. е. если в яйцо, в которое обыкновенно проникает один сперматозоид, попадает их несколько, происходит ненормальное развитие зародыша.

В результате этого образуется несколько полюсов, и хромозомы неравномерно распределяются между этими полюсами. Ненормальную полиспермию можно вызвать, если яйцо до оплодотворения положить на некоторое время в хлороформ, стрихнин, кокаин и другие вещества или если оплодотворять незрелое яйцо.

Физиология оплодотворения

В процессе оплодотворения чрезвычайно

интересным является

факт окружения яйца сперматозоидами и попадания одного сперматозоида в яйцо. Почему сперматозоиды двигаются в направлении к яйцу и окружают его? Причину окружения яйца сперматозоидами долгое время объясняли явлениями положительного хемотаксиса. По этой теории яйцо выделяет определенные химические вещества, раздражающе действующие на сперматозоид и заставляющие его двигаться в сторону яйца (положительный хемотаксис), причем по мнению многих исследователей этим веществом у большинства яиц является CO_2 .

Эта теория долго господствовала в биологии и только сравнительно недавно, в 1910 г., благодаря работе Дженнингса над хемотаксисом инфузорий, вызвала сомнение. Дженнингс пробовал действовать на инфузорий различными химическими веществами и обнаружил, что инфузории спокойно проходят мимо отверстия капилляра, наполненного какой-либо жидкостью, действующей хемотактически, и опущенного в каплю воды с инфузориями. Но дойдя до определенного места, инфузория внезапно останавливается, поворачивает

и двигается в обратную сторону и опять, дойдя до определенного места, лежащего на том же приблизительно расстоянии от отверстия капилляра, что и в первый раз, внезапно останавливается и вновь поворачивает обратно. И так много раз, пока в конце концов при одном из движений инфузория случайно не попадет в отверстие капилляра с раздражающей жидкостью. Получается впечатление, что инфузория двигается в определенном, ограниченном пространстве, в центре которого помещается конец капилляра. От капилляра в центре этого пространства распространяется находящееся в нем вещество постепенно уменьшающейся концентрации и доходящее до некоторой границы, за пределами которой помещается уже чистая вода. Следовательно, инфузории, находясь в сфере действия определенного вещества, легко переносят разницу концентраций, но за пределы ее, в чистую воду, уйти не могут. Дженнингс называет это явление «физиологической западней». Инфузории, двигаясь здесь в разных направлениях, в конце концов случайно попадают в отверстие капилляра.

Беллер проделал подобные опыты с сперматозоидами, стараясь выяснить, действует ли яйцо на сперматозоиды так, что они двигаются все к нему как к источнику раздражения, или же движения сперматозоидов беспорядочны, но, находясь в сфере действия яйца, они остаются здесь как в физиологической западне, двигаясь беспорядочно, пока в конце концов какой-либо из них не попадает в яйцо. Результаты опытов дают возможность сказать, что сперматозоиды двигаются возле яйца, находясь в физиологической западне. Так, Беллер наполнял капилляр яичной водой (вода, в которой были промыты яйца) и погружал его в каплю жидкости со сперматозоидами, которые вели себя тогда подобно инфузориям. Наконец, этому же исследователю удалось заметить, что если сперматозоид проходит вблизи яйца так, что даже проникает в слизистый слой, окружающий яйцо, то, находясь так близко к поверхности яйца, он все-таки проходит мимо, не попадая в него. Следовательно, сперматозоиды, попав в сферу действия яйца, не могут уйти за пределы ее и двигаются беспорядочно вокруг яйца. В конце концов какой-нибудь сперматозоид при удачном направлении своего движения попадает в яйцо и оплодотворяет его.

С другой стороны, известно, что яйцо выделяет вещества, которые оказывают влияние на сперматозоиды, а именно: сперматозоиды гораздо быстрее двигаются в воде, в которой промыты яйца, или же в воде с экстрактом из яиц, нежели в чистой воде или семенной жидкости. Наряду с этим поверхность сперматозоида становится клейкой, что способствует удерживанию сперматозоида на поверхности яйца.

Искусственное осеменение

В природе обыкновенно, благодаря половому влечению, самцы и самки одного и того же вида спариваются. Возможность спаривания, кроме полового влечения, обеспечивается еще соответствующим устройством половых путей самца и самки. Однако еще Спаланцани в XVIII в. показал, что половой акт между самцом и самкой не является необходимым условием оплодотворения. Метод искусственного осеменения им был впервые применен на лягушках и собаках.

В настоящее время метод искусственного осеменения широко применяется в животноводстве и рыбоводстве. В отношении млекопитаю-

щих этот метод применяется так, что добытая от самца сперма (семенная жидкость) искусственно вводится в половые пути самки при помощи особых приспособлений. Еще проще методы искусственного осеменения в рыбоводстве: свежую рыбу икру смешивают со спермой самца, причем это осеменение можно производить и в водной среде и так называемым сухим способом, т. е. совсем без воды. Последний способ дает гораздо больший процент развивающихся мальков (до 90%).

Преимущества искусственного осеменения в хозяйственных условиях заключаются в том, что возможно производить таким образом скрещивание в различном и нужном для нас направлении, а главное, использовать сперму ценного производителя, применив разбавители (разбавляющие жидкости) для осеменения большого количества самок, тем более, что разработаны методы содержания спермы в различных жидкостях (разбавителях) и сохранения ее в течение нескольких дней.

Метод искусственного осеменения дает возможность решить вопрос, может ли сперматозоид особи данного вида оплодотворить яйцо особи другого вида или даже рода, когда естественное осеменение невозможно, и можно ли получить гибридов от естественно не скрещивающихся видов.

У некоторых низших организмов возможно развитие яйца под влиянием сперматозоида другого рода, даже другого класса и типа. Особенно интересные опыты проделаны по искусственному оплодотворению представителей различных родов и классов типа иглокожих. Купельвизеру удалось вызвать развитие яйца, правда, не дошедшее до конца, при оплодотворении яйца иглокожих сперматозоидами червей и мягкотелых. Однако в этих случаях сперматозоиды чужого вида, проникая в яйцо и побуждая его к развитию, затем погибли, а яйцо развивалось лишь при участии женского ядра.

Наряду с этим известны случаи, когда яйцо животных действует отравляюще на сперматозоиды другого вида.

Почему нормально яйцо не развивается без оплодотворения, и какова роль сперматозоида в процессе оплодотворения?

Ответ на эти вопросы дают опыты с искусственным партеногенезом.

Искусственным партеногенезом называется развитие яйца без оплодотворения, вызванное действием каких-либо раздражителей. Первые опыты по искусственному партеногенезу были поставлены московским зоологом Тихомировым в 1886 г. на яйцах тутового шелкопряда (*Bombyx mori*). Тихомиров, обрабатывая неоплодотворенные яйца серной кислотой или натирая их щеточкой, добился развития таких яиц. Таким способом ему удалось заставить неоплодотворенные яйца развиваться в довольно большом количестве.

Подобные опыты были повторены целым рядом других исследователей, которые применяли различные факторы, побуждающие неоплодотворенные яйца к развитию. Этими факторами были: хлороформ, толуол, ксилол, эфир, причем кратковременным действием этих веществ было вызвано образование оболочки оплодотворения, которая не появляется при действии на яйцо раствором кислот или солей.

Особенно важны в этом направлении работы Леба. Он показал, что очень разнообразные вещества способны вызывать к развитию неоплодотворенное яйцо, например, концентрированные растворы солей, щелочи, кислоты. Если применять метод двойного раздражения, сначала погружая яйца в слабый раствор масляной кислоты на 3—4 мин., а затем перенести их через 10—15 мин. в концентрированный раствор морской воды на 35—60 мин., то яйца образуют оболочку и начинают нормально развиваться.

Целый ряд исследователей — Деляж, Лилли и другие — вызывали развитие неоплодотворенных яиц путем слабого встряхивания, повышения температуры, действия электрического разряда, углекислого газа и т. д. Батайону удалось уколом платиновой или стеклянной иглы яйца лягушки не только побудить яйцо к развитию, но и получить из таких яиц взрослых лягушек, которые были вполне нормальны. Однако оказалось, что укол только тогда вызывает развитие яйца, если яйца смочены кровью. Дальнейшие исследования показали, что лейкоциты крови выделяют какие-то вещества, влияющие раздражающе на яйцо.

Итак, не только сперматозоид, но и целый ряд различных внешних факторов может вызвать развитие яйца с предварительным выделением желточной оболочки. Отсюда следует, что роль сперматозоида прежде всего заключается в том, что он является раздражителем, побуждающим яйцо к развитию, причем роль его как раздражителя не специфична, так как соответствующий результат вызывают и другие внешние раздражители, столь различные между собой. Но сводится ли в таком случае роль сперматозоида в оплодотворении только к роли раздражителя? Такое заключение было бы неверно, так как сперматозоид, проникая в яйцо, участвует в образовании ядра зиготы, внося половинное число хромозом, составляющих пары с хромосомами яйца. Но эти хромозомы могут быть по тем или иным наследственным факторам качественно отличны от хромозом яйца, и, следовательно, процесс оплодотворения даст новое сочетание наследственных свойств. В этом отношении роль сперматозоида является специфичной.

Какие же изменения вызывает сперматозоид при проникновении в яйцо, и почему яйцо после этого начинает развиваться? Несомненно, что под влиянием сперматозоида меняется физическая структура поверхностной зоны яйца или путем разрушения эмульсии кортикального слоя (Леб), или путем периодической смены коагуляции (сгущения) и разжижения в различных частях клетки (Деляж). Наряду с этим наблюдается и повышение газового обмена при развитии яйца, так что это дает возможность некоторым исследователям свести раздражение сперматозоида к повышению газового обмена, а обилие CO_2 считать причиной развития. Но опыты, ведущиеся в этом направлении, не дают утвердительного ответа на вопрос, какое же из вышеуказанных изменений в яйце вызывает сперматозоид.

Наряду с искусственным партеногенезом в природе существует и естественный партеногенез, когда яйцо в естественных условиях без оплодотворения развивается в новую особь. На явлениях естественного партеногенеза мы остановимся подробнее, в связи с явлениями чередований поколений, в следующей главе.

ГЛАВА VIII

РАЗМНОЖЕНИЕ

(продолжение)

СОДЕРЖАНИЕ. Половой процесс у одноклеточных. Копуляция. Гогогамия и изогамия. Анизогамия (гетерогамия). Образование гамет у одноклеточных (мерогамия). Конъюгация у инфузорий. Оплодотворение у многоклеточных водорослей и грибов. Изогамия у многоклеточных водорослей. Анизогамия у водорослей. Оогамия у водорослей. Оплодотворение у грибов. Оплодотворение у мхов и папоротников. Оплодотворение у мхов. Оплодотворение у папоротников. Оплодотворение у семенных растений. Созревание половых клеток семенных растений. Оплодотворение у низших голосеменных и эволюция полового процесса у растений. Заклчение. Естественный партеногенез и чередование поколений. Чередование поколений при естественном партеногенезе. Чередование поколений при вегетативном размножении. Первичное чередование поколений у одноклеточных. Первичное чередование поколений у растений. Вторичное чередование поколений у животных и растений

ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС У ОДНОКЛЕТОЧНЫХ

... туляция. Гогога-
мия и изогамия

Процесс оплодотворения имеет место в той или иной форме у одноклеточных организмов, причем в простейшем случае процесс оплодотворения ведет к слиянию, или копуляции, двух одноклеточных организмов в зиготу. Следовательно, гаметами во время оплодотворения являются сами одноклеточные. Процесс оплодотворения одноклеточных, когда копулируют отдельные особи, называется гогогамией. Во многих случаях копулирующие клетки морфологически одинаковы (изогамия). В большинстве случаев при копуляции сливается не только плазма, но и ядра копулирующих клеток; но у некоторых одноклеточных вслед за слиянием плазмы слияния ядер не наступает. Подобное явление имеет место у амебы диплоидной (*Amoeba diploidea*) (рис. 117). В течение всей жизни эта амеба имеет два ядра, и при размножении делением каждое ядро делится на два. Раньше полагали, что после копуляции у этой амебы слияния ядер не происходит. Но дальнейшие исследования показали, что оно имеет место перед новой копуляцией амеб, а именно: когда две новых амебы тесно присоединятся друг к другу и покроются общей цистой, в каждой из них сливаются два ядра в одно (рис. 117, 5). Затем каждое ядро, образованное из двух слившихся ядер, делится дважды на четыре ядра, причем одно из этих делений — редукционное, и получившиеся

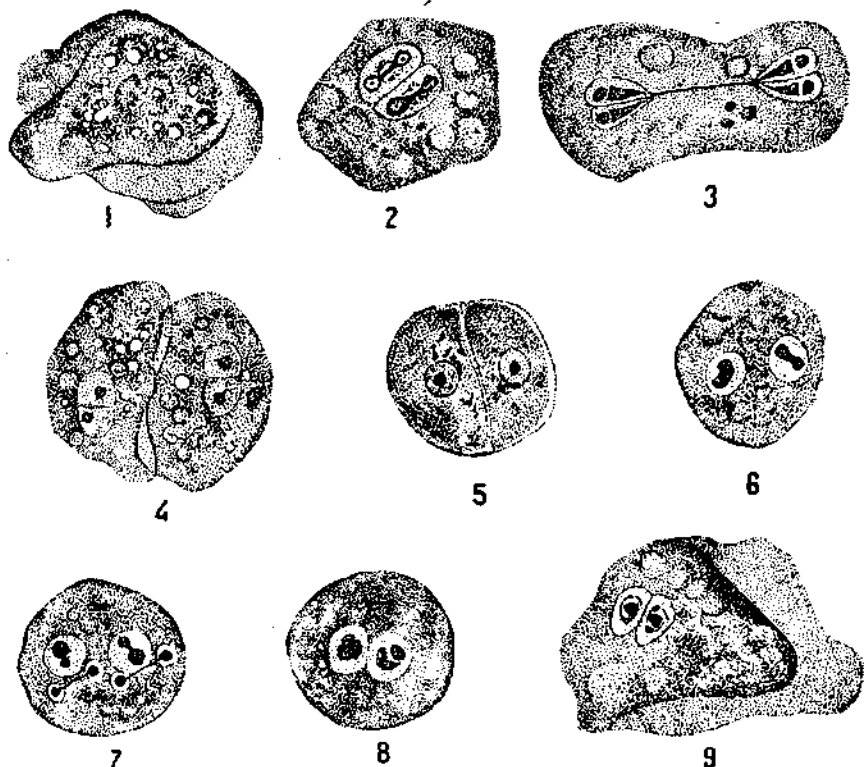


Рис. 117. Различные стадии копуляции у *Amoeba diploidea*

таким образом четыре ядра содержат по гаплоидному числу хромосом каждое. Вслед за этим три ядра каждой амебы рассасываются, и четвертые ядра слившихся к этому моменту двух амеб подходят друг к другу и остаются в таком состоянии до новой копуляции (рис. 117, 8—9).

Несколько иначе протекает процесс оплодотворения и сопровождающая его редукция у одноклеточной водоросли цилиндрицисты (*Cylindrocystis*), относящейся к группе конъюгат. Процесс оплодотворения происходит здесь путем слияния тоже двух морфологически одинаковых особей — гамет, причем сливаются и ядра и плазма (рис. 118). Зигота окружается оболочкой, инцистируется, и наступает период покоя. Гаметы этой конъюгаты гаплоидны, как и все особи, ведущие индивидуальный образ жизни, зигота же является диплоидной. Когда, после периода покоя, зигота приступает к размножению, то ее ядро быстро делится двумя последующими друг за другом делениями на четыре ядра, причем одно из этих делений является редукционным, так что четыре ядра зиготы являются уже гаплоидными. Вслед за делением ядра идет деление плазмы зиготы на четыре клетки, оболочка разрывается, и четыре новых организма ведут в дальнейшем самостоятельную жизнь и размножаются некоторое время путем деления. Следовательно, редукция при этом

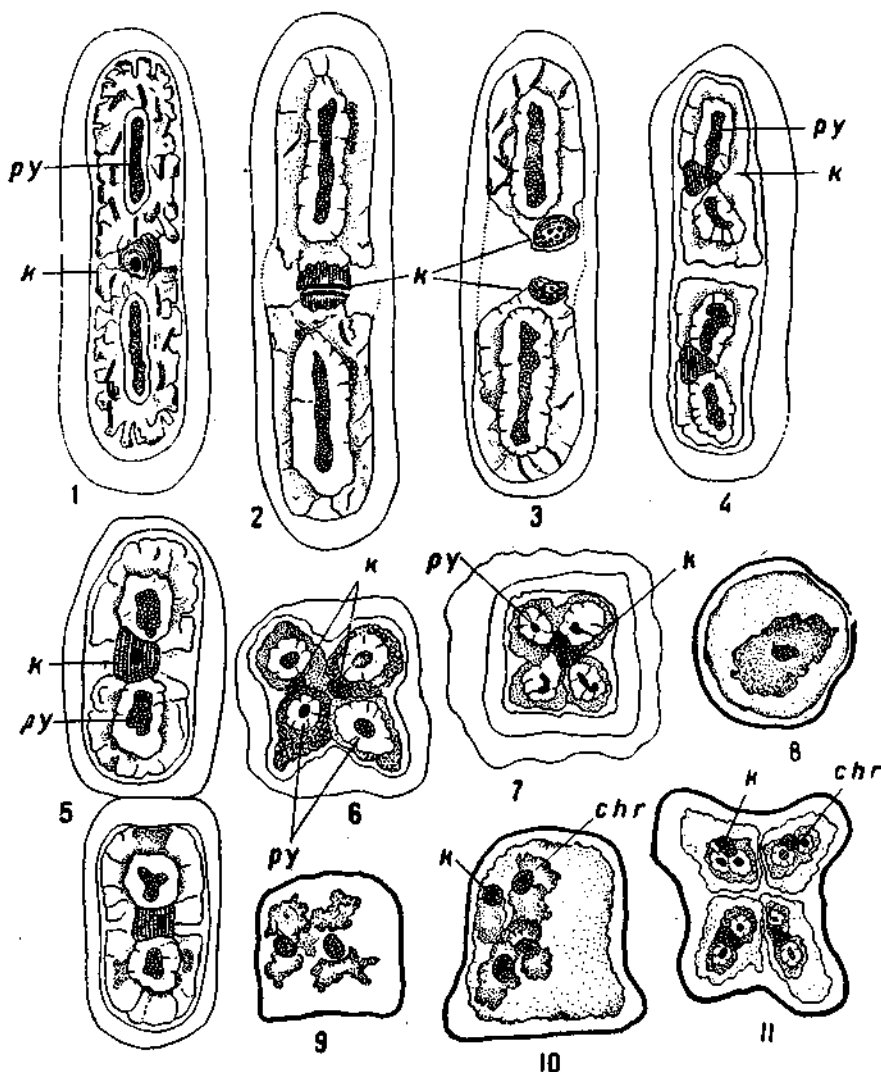


Рис. 118. Копуляция и дальнейшее развитие конъюгаты *Cylandrocystis Breibissonii*

1—5 — отдельные особи и размножение ее делением; 6—8 — копуляция и образование зиготы; 9—11 — образование спор. *py* — пиреноид, *k* — ядро, *chr* — хроматофор

оплодотворении также имела место, но происходила после копуляции гамет.

Процесс копуляции у других одноклеточных происходит по этим двум основным типам, т. е. редукция хромозом происходит у одних форм до копуляции, у других — после копуляции, при размножении зиготы, и в то время как у многоклеточных вслед за оплодотворением в большинстве случаев сейчас же идет развитие, у одноклеточных вслед за оплодотворением наступает период покоя.

Анизогамия (гетерогамия)

Но наряду с такими формами, у которых копулируют одинаковые особи, существуют и такие, у которых копулируют две различные по величине особи, как это имеет место, например, у одноклеточной водоросли хламидомонады (*Chlamidomonas*) (рис. 118). Этот процесс называется *анизогамией*.

Образование гамет у одноклеточных (мерогамия)

У других одноклеточных организмов процессу оплодотворения предшествует образование гамет путем деления одноклеточного в простейшем случае на две клетки или же на много мелких клеток

гамет. Эти гаметы копулируют по две и образуют зиготу. Половой процесс одноклеточных, когда копулируют специальные гаметы, называется *мерогамией*.

В одних случаях гаметы ни морфологически, ни физиологически не отличаются друг от друга, в других случаях имеет место большая или меньшая степень дифференцировки копулирующих клеток, начиная от различий только в величине и доходя до резкой разницы гамет, когда одна — велика и неподвижна, другая — мала и подвижна.

Так, например, у солнечника *Actinophrys*, относящегося к классу саркодовых, процессу копуляции предшествует деление этого одноклеточного на две клетки-гаметы, остающиеся друг подле друга, которые затем вновь копулируют (рис. 120). Но прежде чем они сольются, в каждой из гамет можно наблюдать редукцию хромосом по типу редукции в цитах животных организмов, так что в результате копуляции этих гамет солнечника число хромосом осталось таким же, какое было до деления его на две гаметы, но комбинация хромосом в зиготе теперь иная (рис. 120). Здесь еще интересно отметить, что в то время как одна из гамет остается неподвижной, другая образует псевдоподии по направлению к первой, при помощи которых она передвигается. Из всего этого можно сделать вывод, что солнечник представляет собой гермафродитную особь и при последнем делении перед копуляцией разделяется на две различные по полу гаметы.

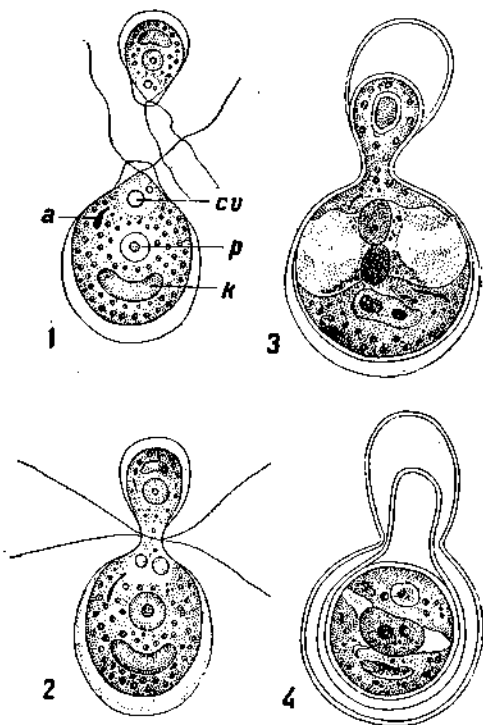


Рис. 119. *Chlamidomonas Braunii*

Копуляция двух неодинаковых по величине особей: а — глазок, к — ядро, р — пиреноид, cv — сократительная вакуоль.

У инфузорий процесс оплодотворения связан с конъюгацией особей. Наиболее просто процесс конъюгации протекает у инфузории хилодона (*Chilodon uncinatus*) (рис. 121), имеющей один макронуклеус и один микронуклеус. Во время конъюгации два хилодона прикладываются тесно друг к другу своими ротовыми отверстиями. Микронуклеус каждой особи делится один раз с расщеплением хромозом (эквационное деление), затем второй раз — без расщепления их (редукционное деление), в результате чего у каждой из инфузорий имеется по четыре ядра с гаплоидным числом хромозом (рис. 121). Три из этих четырех ядер каждой особи рассасываются, а одно направляется к месту соединения конъюгирующих инфузорий и образует веретено деления. Таким образом,

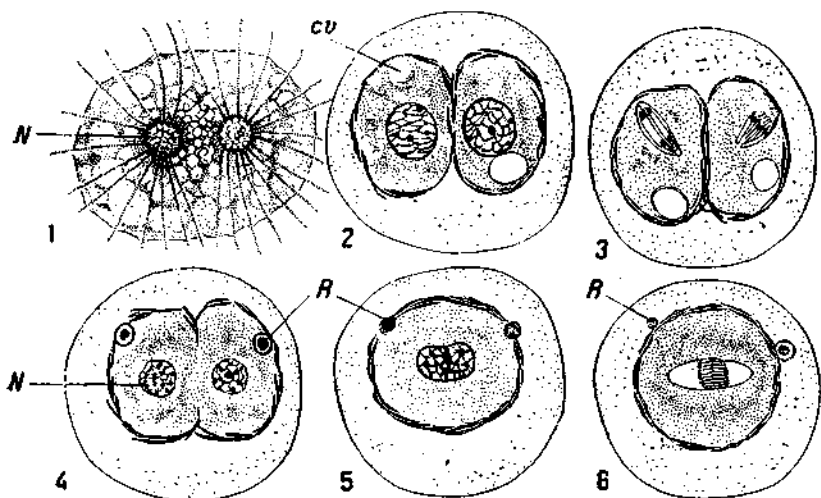


Рис. 120. Различные стадии конъюгации у солнечника (*Actinophrys sol*)

N — ядро, *cv* — сократительная вакуоль, *R* — выбрасывание хромозом

при последнем делении, протекающем с расщеплением хромозом, одно подвижное, или мужское, ядро переходит в другую особь и сливается там с оставшимся неподвижным, или женским, ядром, образуя синкарион. После этого слияния двух различных по полу ядер инфузории расходятся, синкарион каждой из них еще раз делится, старый макронуклеус рассасывается, и новый образуется за счет одного ядра синкариона, другое же ядро синкариона дает микронуклеус.

У *Paramecium* этот процесс конъюгации в основном протекает так же, с той только разницей, что последнее деление микронуклеуса перед слиянием дает два разных по величине ядра: большее неподвижное — женское и меньшее подвижное — мужское, и, во-вторых, процесс образования нового макронуклеуса идет значительно сложнее (рис. 122).

Синкарион парамеции делится три раза, в результате чего образуется восемь микронуклеусов, из которых три рассасываются. Из оставшихся пяти микронуклеусов четыре развиваются и дают макронуклеусы, а последний остается в качестве микронуклеуса. Вслед за этим

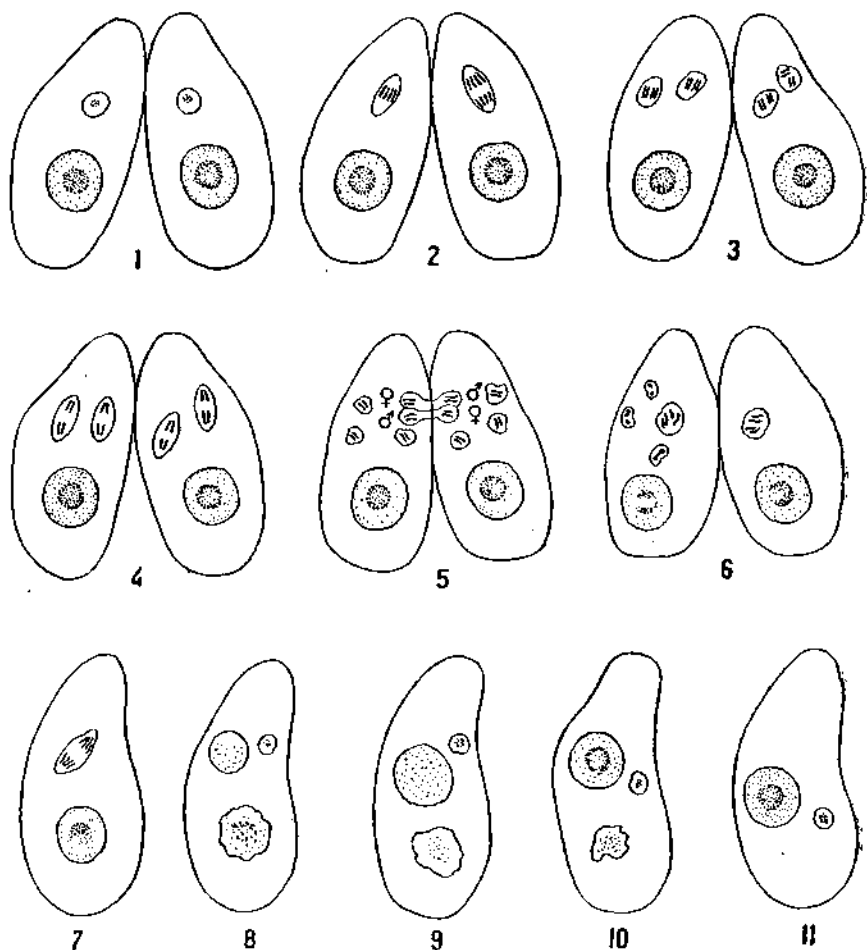


Рис. 121. Схема конъюгация у *Chilodon uncinatus*.

1 — сближение особей; 2, 3 — первое деление созревания; 4 — второе деление созревания; 5 — третье деление микронуклеуса и обмен ядрами; 6 — слияние ядер; 7—11 образование новых микро- и макронуклеусов

происходит два раза деление особи. При этих делениях четыре макронуклеуса распределяются по четырем дочерним особям, а микронуклеус каждый раз делится, так что в результате всех этих делений каждая особь имеет по одному макро- и микронуклеусу.

На основании всего этого можно заключить, что половое ядро, или микронуклеус, парамеции является половым зачатком его, так как, передаваясь из поколения в поколение, оно дает начало и соматическому ядру — макронуклеусу.

Наконец, у циклопостhium (*Cycloposthium*) при процессе конъюгации дифференциация ядер еще большая, так как мужское ядро образует хвостик и очень напоминает сперматозоид многоклеточных животных, что еще больше убеждает нас в его мужской природе (рис. 123).

Процесс конъюгации есть действительно процесс оплодотворения, хотя при этом сливаются только ядра, но отсутствует слияние плазмы. Его рассматривают как несколько видоизменившийся процесс оплодотворения, где при подготовке гамет к этому процессу вслед за делением ядер не следует деления плазмы, и поэтому самый процесс оплодотворения ограничивается только слиянием двух разных по полу ядер.

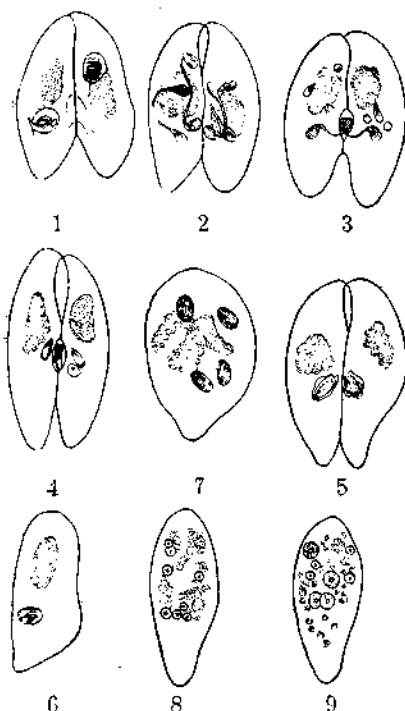


Рис. 122. Конъюгация у *Paramecium caudatum*

1 и 2 — первое и второе деления созревания; 3 — третье деление микронуклеуса и обмен ядрами; 4 — переход ядер; 5 и 6 — слияние ядер; 7, 8 и 9 — развитие новых микро- и макронуклеусов

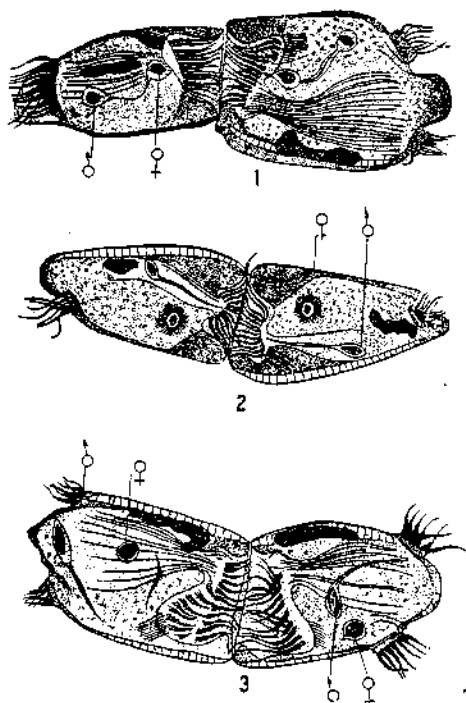


Рис. 123. Конъюгация *Cycloposthium bipalmatum*

1 — третье деление микронуклеуса на мужское и женское ядра; 2 и 3 — переход мужских ядер через ротовое отверстие партнера

Поэтому отдельные особи инфузорий никак не могут приравливаться к половым клеткам — гаметам.

Из процессов оплодотворения у инфузорий путем конъюгации следует, что все инфузории — гермафродиты, так как их ядро разделяется на два ядра (мужское и женское) только во время конъюгации.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ГРИБОВ

Половой процесс широко распространен во всех группах растительных организмов, как одноклеточных, так и многоклеточных, хотя в основном протекает так же, как и у животных.

У одноклеточных водорослей оплодотворение, как было уже указано выше, в основном протекает так же, как и у одноклеточных животных.

У многоклеточных водорослей роль гамет в одном случае выполняет какая-либо клетка тела, причем никаких отличий в гаметах различных особей нет. В других случаях большое количество гамет образуется путем деления в определенных клетках материнского организма гамет, дифференцированных по полу, и в таком случае те клетки, из которых развиваются женские гаметы, называются *овогониями*, те же, из которых развиваются мужские гаметы — *антеридиями*.

Изогамия у многоклеточных водорослей

Полное отсутствие дифференциации гамет имеет место, например, у водорослей рода *Дебария* (*Debaria*) (рис. 124). Последние представляют собою нитчатую зеленую водоросль, состоящую из одного ряда совершенно одинаковых клеток. При оплодотворении нити двух *Дебарий* близко лежат друг возле друга, и от клеток различных нитей вырастают маленькие почки, растущие навстречу друг другу в виде трубок. Трубки эти в конце концов срастаются, и протоплазма обеих клеток сливается вместе и образует зиготу, тогда зигота одевается плотной оболочкой и переходит в стадию покоя. При прорастании зиготы редукция хромозом происходит при первых двух делениях ее, а затем каждая клетка дает одну нить путем ее дальнейшего деления.

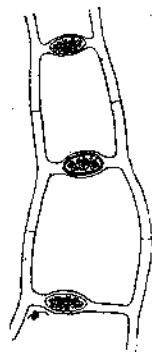
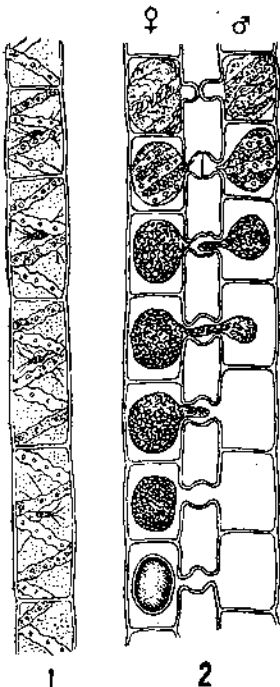


Рис. 124. Оплодотворение у *Debaria*

У спирогиры, наоборот, копулирующие гаметы проявляют физиологическую дифференциацию, так как одни гаметы, женские, неподвижны, тогда как мужские подвижны. При процессе оплодотворения в двух нитях спирогиры, лежащих рядом, плазма каждой клетки отделяется от оболочки, принимает шарообразную форму, и через образующиеся между клетками мостики содержимое одной клетки переходит в клетку соседней нити и, сливаясь с ней, образует зиготу. Зигота, покрывшись плотной оболочкой, остается некоторое время в покое, затем ядро ее, быстро делясь два раза, претерпевает редукцию. Три из этих ядер рассасываются, а четвертое, последнее, ядро остается в плазме, и путем дальнейшего деления этой клетки вырастает новая нить спирогиры (рис. 125).



У *Кладифоры* гаметы подвижны. В гонимых клетках *Кладифоры* происходит многократное деление плазмы, так что в общей оболочке материнской клетки образуются многочисленные споры, называемые зооспорами, так как каждая из них снабжена двумя жгутиками и способна к движению. Эти зооспоры все одинаковы. При разрыве оболочки зооспоры, самостоятельно двигаясь, копулируют по две и образуют зиготы. Иногда же зооспора без копуляции, путем ее деления, дает новый организм. Такое же отсутствие дифференцировки подвижных гамет имеет место у другой водоросли — *Улотрикс* (*Ulothrix zonata*) (рис. 126).

Анизогамия у водорослей

Более высокую степень дифференциации гамет мы видим у колониальной формы пандорины (некоторые виды). Пандорина размножается бесполом путем в течение лета (стр. 149), осенью же образуются гаметы двух родов, отличающиеся друг от друга размерами, но в остальном очень сходные между собой. Каждая из них имеет овальную форму и два жгутика на переднем конце тела, благодаря чему они подвижны. Большие женские гаметы называются макрогаметами, меньшие — мужские — микрогаметами, причем одни колонии дают макрогаметы, а другие — микрогаметы. Как первые, так и последние образуются из любой клетки колонии, причем в макрогаметы превращаются клетки колонии без видимого изменения; тогда оболочка колонии разрывается, и все макрогаметы распыляются в разные стороны. Микрогаметы образуются путем многократного деления отдельной клетки колонии. Далее происходит копуляция гамет, и образуется зигота (рис. 127).

Рис. 125. Спирогира (1) и процесс оплодотворения (2)

*Овогамия
у водорослей*

Еще более высокую степень дифференциации гамет водорослей мы наблюдаем у вольвокса. Гаметы здесь резко отличаются друг от друга, и в то время как женская гамета крупна и неподвижна, мужская мала и снабжена жгутиками для движения (рис. 128). У одних видов вольвокса гаметы обоего пола развиваются на одной и той же колонии, у других видов — на разных колониях, но не все клетки вольвокса способны давать гаметы (как и не все клетки способны бесполом путем давать колонии).

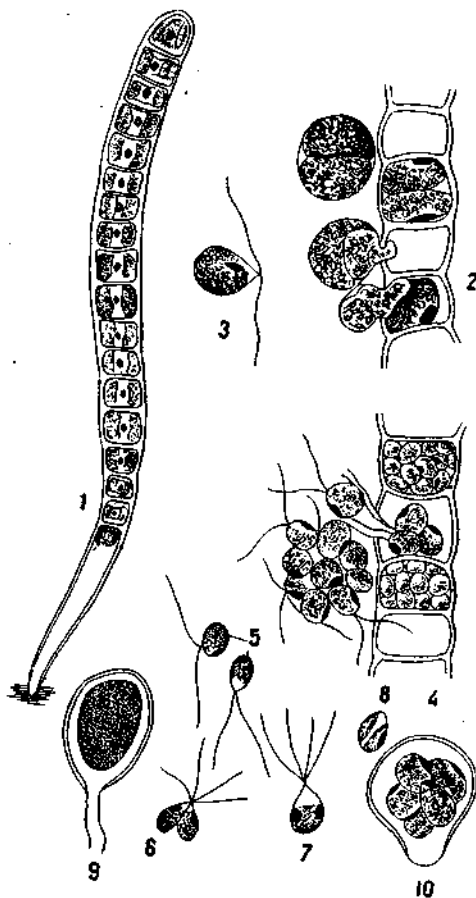


Рис. 126. Водоросль *Ulothrix zonata* и ее половой процесс

1 — молодая особь; 2 — часть нити с выходящими зооспорами; 3 — отдельная зооспора; 4 — часть нити с выходящими гаметами; 5 — гаметы; 6 — копуляция гамет; 7 и 8 — зигота, образовавшаяся при копуляции; 9 — зигота после периода покоя; 10 — прорастание зиготы

гамет мы видим, что в простейшем случае копулируют одинаковые гаметы, образующиеся на гифах в виде почек у одной и той же особи (рис. 130) или же образующиеся на гифах разных особей. Во всех случаях зигота покрывается оболочкой и, прорастая, дает вырост в виде ножки, на верхушке которой образуются спорангии с многочисленными спорами.

У высших грибов наряду с копуляцией резко дифференцированных гамет, образующихся в оболочке материнской клетки, наблюдается, что иногда сливаются просто две рядом лежащие вегетативные клетки нити гриба, а иногда сливаются только ядра.

Чтобы понять все разнообразие образования гамет у водорослей и уловить в этом разнообразии общее, необходимо познаться с процессами оплодотворения у водоросли рода вольверия (*Vaucheria*). Эта водоросль в виде ветвящейся нити содержит много ядер, клеточных же перегородок в ней нет, так что она представляет собою синцитий. Подготовка к оплодотворению у вольверии состоит в том, что в каком-либо месте ее вытягиваются особые почки (рис. 129). У основания почек образуется перегородка, отделяющая почку от остального тела вольверии. Обычно рядом образуются две почки, и в одной из них развивается одна большая клетка — яйцо, поэтому и почку эту называют овогонием. В другой, имеющей форму рога и называемой антеридием, путем многократного деления развиваются многочисленные жлочки, способные к самостоятельному движению. Затем обложка в обеих почках рассасывается в определенном месте, и жлочки, двигаясь, достигают яйца, и один из них сливается с яйцом, и возникает зигота на материнской вольверии. После определенного периода покоя зигота покидает материнский организм и, развиваясь, дает новую особь.

*Оплодотворение
у грибов*

Из грибов
половой
процесс более

типично выражен у низших, близких по своему строению к водорослям, причем гаметы и здесь имеют различную степень дифференцирования. Наряду с копуляцией резко дифференцированных

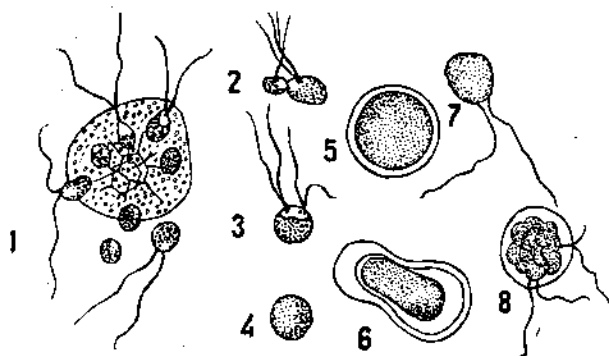


Рис. 127. Процесс оплодотворения *Pandorina morum*

1 — выход гамет; 2 и 3 — копуляция микроб и макрогометы; 4 — зигота, образовавшаяся после копуляции; 5 — зигота в периоде покоя; 6 — прорастание зиготы; 7 и 8 развитие новой колонии

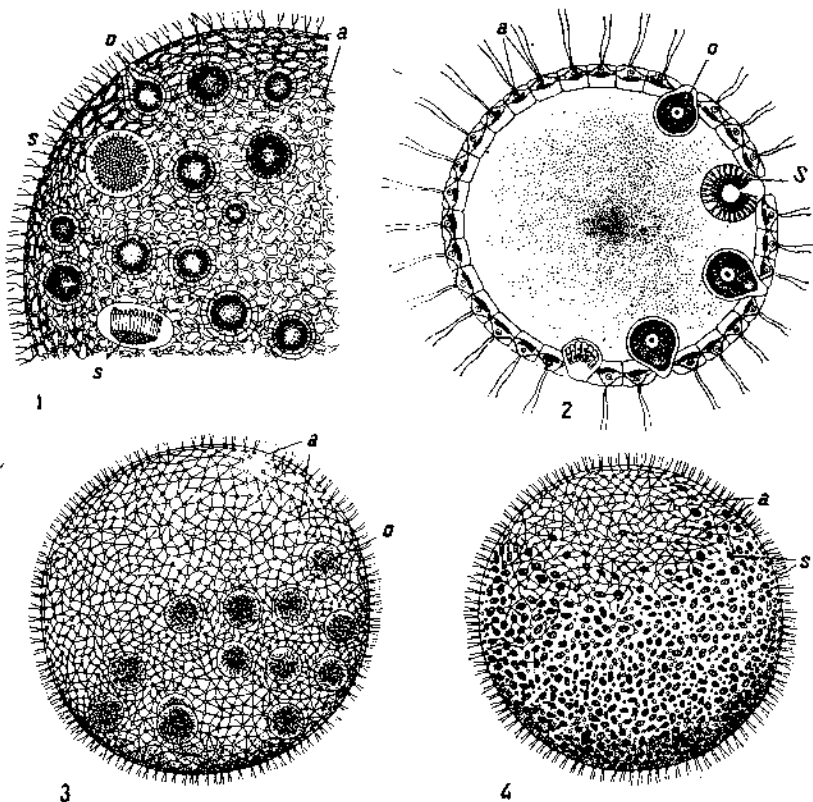


Рис. 128. Вольвокс

1 — часть колонии *Volvox globator*, содержащая в себе развивающиеся яйца и сперматозоиды; 2 — схема, типичный разрез гермафродитной колонии; 3 — женская колония *Volvox aureus* с развивающимися яйцами; 4 — мужская колония с развивающимися сперматозоидами. а — соматические клетки, о — яйцевые клетки, s — сперматозоиды

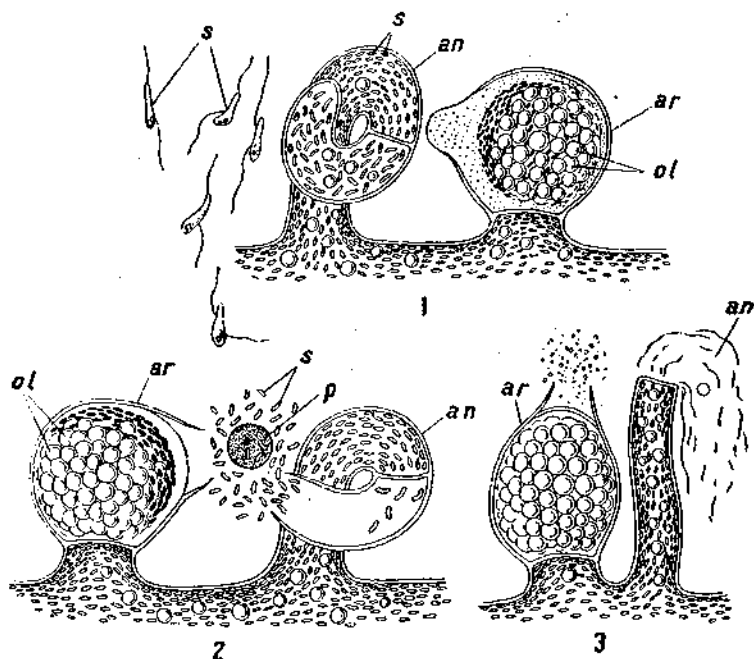


Рис. 129. Оплодотворение у водоросли *Vaucheria*

1 — часть нити водоросли с овогонием (ar) и антеридием (an); s — отдельные живчики; 2 — тот же момент оплодотворения; 3 — зрелая зигота (ar) и деградирующий антеридий (an); ol — капли жира

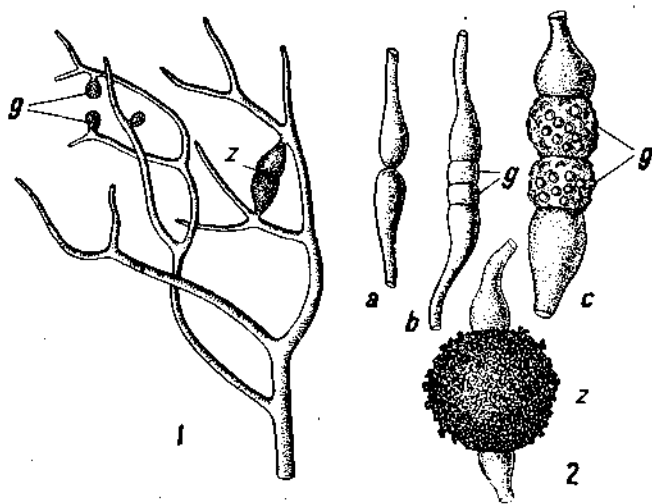


Рис. 130. Половой процесс у грибов

1 — *Sporadina grandis*: g — гаметы, z — зигота; 2 — *Mucor mucedo*: a — соприкосновение половых выростов, b — отщипывание верхушечных клеток гамет (g), c — копуляция гамет, z — зигота

Оплодотворение
у мхов

У различных мхов гаметы всегда резко дифференцированы и образуются в особых многоклеточных органах: архегониях и антеридиях. Архегонии и антеридии мхов образуются или в тканях слоевища мха, или на особых выростах, или на верхушках стеблей (рис. 131), причем различают однодомные мхи, развивающие архегонии и антеридии на одной и той же особи, и двудомные мхи, образующие архегонии и антеридии на разных особях.

Архегонии имеют бутылкообразную форму с вытянутой шейкой. В шейке при созревании образуется каналец, через который про-

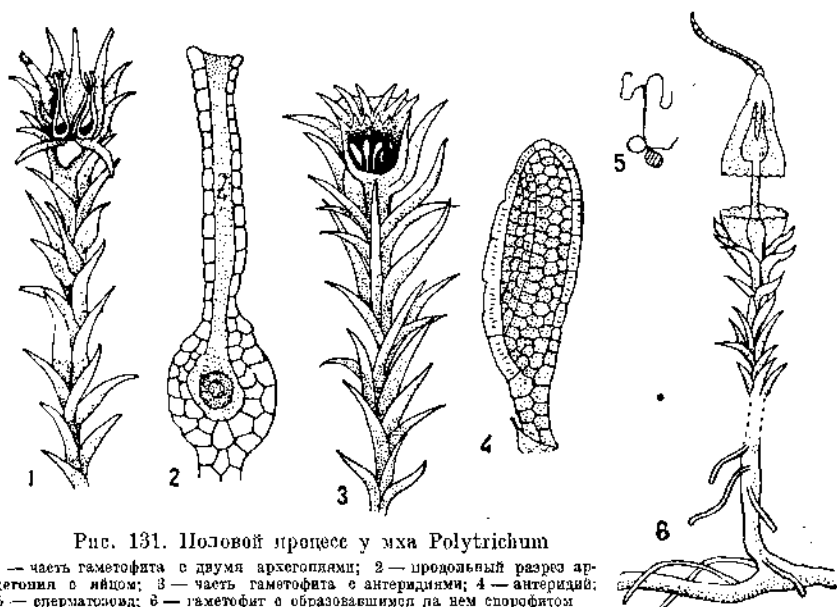


Рис. 131. Половой процесс у мха *Polytrichum*

1 — часть гаметофита с двумя архегониями; 2 — продольный разрез архегония с яйцом; 3 — часть гаметофита с антеридиями; 4 — антеридий; 5 — сперматозоид; 6 — гаметофит с образовавшимся на нем спорифитом

никает внутрь архегония живчик. Внутри архегония развивается одна крупная клетка — яйцо (рис. 131).

Антеридий имеет продолговатую форму и состоит из паружной оболочки и большого количества мелких клеток внутри, из которых каждая развивается в живчик, имеющий вид слабо закрученной нити и снабженный двумя длинными жгутиками на переднем конце. Зигота развивается, оставаясь на материнском организме. Из нее вырастает длинная многоклеточная веточка, на верхушке которой образуется спорангий в виде коробочки, закрытой колпачком (остаток архегония). Все это образование называется *спорогоном*. Здесь редукция хромосом происходит при образовании спор из клеток спорогона, из которых каждая делится на четыре споры, и во время этого деления и происходит редукция. Далее, каждая спора, прорастая, дает протонеми¹, из которой вырастает мох, все клетки которого, таким образом, гаплоидны.

¹ Протонема имеет вид разветвленной многоклеточной нити, очень сходной с нитями гриба.

У папоротников также имеет место развитие архегониев и антеридиев. В каждом архегонии развивается одно яйцо, в антеридии развиваются многочисленные живчики, имеющие штипоровидно-закрученную форму с многочисленными жгутиками на переднем конце. Весь цикл развития у папоротников протекает следующим образом.

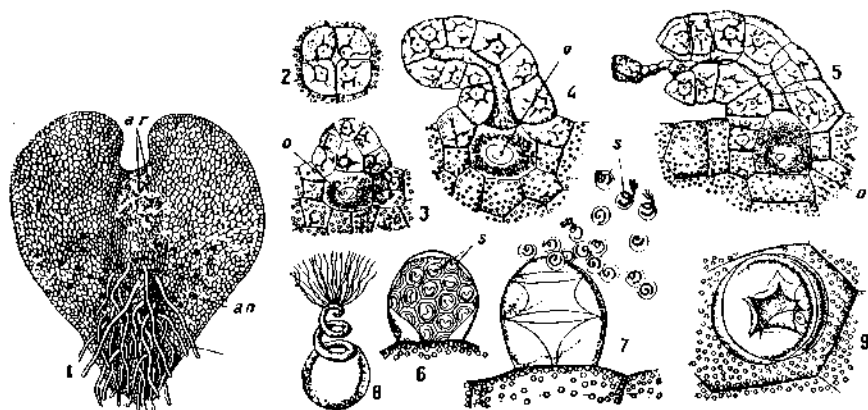


Рис. 132. Половой процесс у папоротника

1 — заросток папоротника с развивающимися на нем архегониями (ar) и антеридиями (an); 2—5 — развитие архегония: 2 — яйцо; 6 — зрелый антеридий; 7 — он же в момент выхода сперматозондов (s); 8 — сперматозоид в увеличенном виде; 9 — пустой антеридий сверху

Споры у папоротника обыкновенно развиваются на нижней стороне листьев, в особых мешочках — спорангиях (рис. 89). Каждая спора, попав во влажную почву, начинает прорастать и развивается в небольшую пластинку — заросток (protalium) (рис. 132), на нижней стороне которого, около корешка, развиваются многочисленные антеридии и архегонии. По оплодотворении яйца живчиком зигота прорастает тут же на заростке, но постепенно образует новые корешки, стебель же развивает листья папоротника; на листьях последнего впоследствии образуются споры. Редукция хромозом у папоротников, так же как и у мхов, происходит при образовании спор.

Интересно отметить, что у некоторых папоротниковых в спорангиях развиваются разной величины споры: макро- и микроспоры, причем макроспоры, разрастаясь, дают заростки, на которых разрастаются только архегонии, микроспоры же дают заростки, на которых развиваются только антеридии (рис. 133).

В этом отношении очень интересным является плаун селягинелла (*Selaginella selaginoides*). У селягинеллы у основания листовых пластинок развиваются макро- и микроспорангии, первые — у осно-

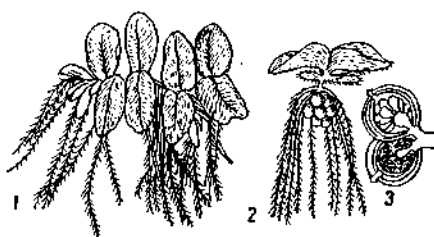


Рис. 133. *Salvinia natans*

1 — общий вид; 2 — вид сбоку, чтобы показать спорангии; 3 — спорангий в разрезе: сверху — макроспорангий, снизу — микроспорангий

вания нижних листьев, вторые — у основания верхушечных листьев (рис. 134). Макро- и микроспоры разрастаются в заростки еще в спорангиях, причем мужской заросток крайне примитивен и образует единственный одноклеточный антеридий с несколькими живчиками.

Половой процесс селягинеллы уже близок к тому, что наблюдается у семенных растений.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Напомним, что женская часть цветка — завязь — заключает семяпочку, а мужская — пыльники — образует пыльцевые зерна (рис. 135).

Каждая еще незрелая семяпочка представляет собою многоклеточное образование, где ряд наружных клеток образует покровы семяпочки, имеющие в одном месте узкий канал — семяход (микропиле), а внутри находится одна клетка — материнская клетка зародышевого мешка.

Созревание половых
клеток семенных
растений

При созревании семяпочки материнская клетка зародышевого мешка делится двукратно (одно деление редук-

ционное) и дает четыре клетки (рис. 136); три из них погибают, а четвертая разрастается в зародышевый мешок, причем ядро ее делится эквационным делением еще три раза, но деления плазмы при этом не происходит. Три из этих ядер передвигаются к одному полюсу, где образуются три клетки, три другие — к противоположному полюсу, где также теперь оказываются три клетки, а два ядра, оставшиеся в центре, сливаются позже и дают вторичное ядро зародышевого мешка.

На том полюсе зародышевого мешка, где помещается семяход (микропиле), среди трех лежащих здесь клеток одна разрастается больше других и представляет собой яйцеклетку, а две другие, лежащие возле нее, называемые синергидами (сотрудницами), при оплодотворении оказывают хемотропическое влияние на мужские клетки (рис. 138). Три клетки, лежащие на другом полюсе зародышевого

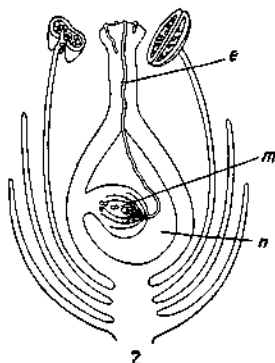
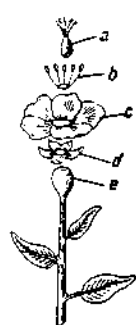


Рис. 135. Схема строения цветка

1 — a — лепестки, b — тычинки, c — венчик, d — чашечка, e — пестик; 2 — семяпочка в разрезе: m — зародышевый мешок, n — пыльцевая трубка.

го мешка, называются антиподами и никакой особой роли при оплодотворении не играют и впоследствии дегенерируют. Таким образом, в семяпочке завязи цветка развивается зародышевый мешок, состоя-

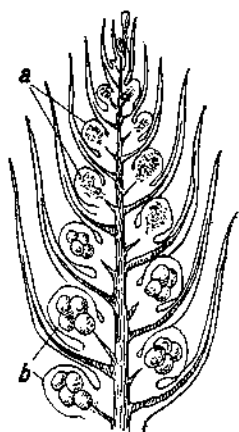


Рис. 134. Продольный разрез через спороную ветвь *Selaginella*
a — микроспорангия, b — макроспорангия

ший из семи клеток, причем одна из них представляет собою женскую клетку — яйцo.

В пыльнице каждая материнская клетка пыльцевого зерна впоследствии дает начало четырем пыльцевым зернам путем двукратного деления на четыре клетки, с редукцией хромозом, окруженным общей оболочкой (рис. 137). Затем каждая из этих четырех клеток отслаивается от стенок материнской оболочки и образует, таким образом, отдельное пыльцевое зернышко. Вскоре ядро последнего делится на два ядра — *вегетативное* и *генеративное*. Таким образом, зрелое пыльцевое зерно одето плотной оболочкой и содержит протоплазму с двумя ядрами.

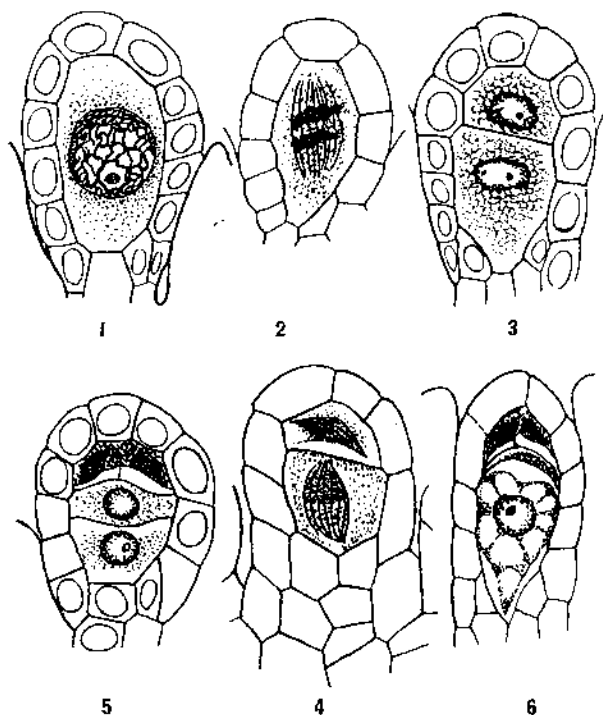


Рис. 136. Развитие зародышевого мешка

1 — материнская клетка зародышевого мешка; 2—5 — два деления материнской клетки; 6 — вытеснение трех верхних клеток нижней клеткой, выросшей в зародышевый мешок

Пыльца, попадая на рыльце пестика, удерживается клейкой жидкостью, выделяемой клетками рыльца, и вскоре начинает прорастать, образуя длинную пыльцевую трубочку, доходящую до семязноски; по пыльцевой трубочке вегетативное ядро движется вперед генеративного (рис. 138). Последнее делится на два ядра, и оба они передвигаются вслед за вегетативным ядром, пока не проникнут внутрь зародышевого мешка. Тогда одно из генеративных ядер сливается с яйцеклеткой и дает, следовательно, зиготу, из которой впоследствии развивается зародыш, а другое генеративное ядро сливается со вторичным ядром зародышевого мешка, и из этой клетки развивается эндосперм, содержащий запасы питательных веществ (рис. 138). Заро-

дыш вместе с этими тканями образует семя. Следовательно, особенность оплодотворения у семенных растений заключается в том, что здесь имеет место двойное оплодотворение, которое было открыто впервые русским ботаником, академиком С. Г. Навашниным.

Оплодотворение у низших голосеменных и эволюция полового процесса у растений

Чтобы понять эволюцию полового процесса у растений, пришедшую к тем своеобразным процессам оплодотворения, которые имеют место у семенных, следует несколько остановиться на явлениях оплодотворения у низших голосеменных, которые и являются связующим звеном между споровыми и семенными. Так, например, у гагового дерева макроспороангии (семяпочки цветковых) вместе с теми листовыми пластинками (плодолистиками), у основания которых они сидят, образуют примитивный женский цветок, а микроспороангии (пыльцевые мешки) — мужской цветок. Макро- и микроспоры развиваются, оставаясь в спороангиях. В то время как в каждом макроспороангии, заключающем одну макроспору, последняя, разрастаясь,

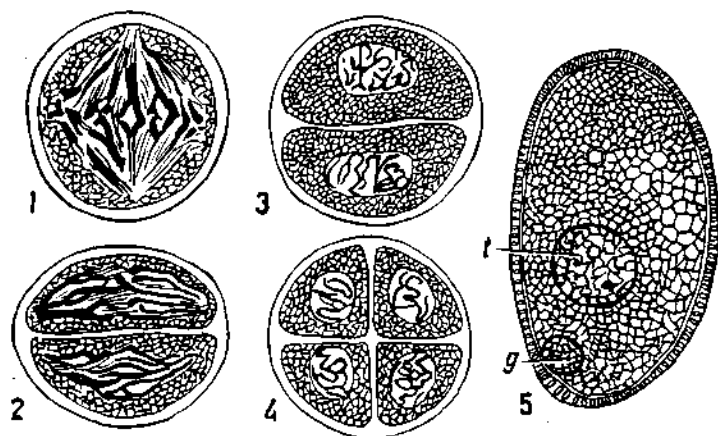


Рис. 137. Развитие пыльцевых клеток

1 — материнская клетка в процессе деления; 2 и 3 — первое деление материнской клетки; 4 — второе деление; 5 — отдельное пыльцевое зерно с двумя ядрами

даст заросток (зародышевый мешок) с семяножом и с небольшим количеством яиц в архегониях, в микроспороангиях каждая микроспора путем деления дает одну вегетативную клетку (вегетативное ядро), дающую впоследствии семенную трубочку, и две генеративные клетки, впоследствии дающие два подвижных сперматозоида, спускающихся по семенной трубке и оплодотворяющих яйца зародышевого мешка макроспоры (рис. 139).

Микроспоры переносятся на макроспору ветром и удерживаются на ней слизистой липкостью.

Заключение

На основании изучения процесса образования гамет у некоторых групп растений, занимающих промежуточное положение между покрытосеменными цветковыми, с одной стороны, и папоротниками и мхами — с другой (селягинелла), можно сделать вывод, что пыльник семенных представляет собою *микроспороангий*, пыльца его — *микроспору*. Прорастание пыльцы соответствует прорастанию микроспоры в мужской заросток (мужской гаметофит). Правда, этот заросток чрезвычайно редуцирован, представляет собою только одну клетку, в которой вместо антеридиев со сперматозоидами развивается только два генеративных ядра. В семя-

почке семенных растений развивается одна макроспора — это материнская клетка зародышевого мешка. Развитие зародышевого мешка из материнской клетки его с образованием яйца соответствует прорастанию макроспоры в женский заросток (гаметофит), причем яйцо здесь не заключено в архегоний, который чрезвычайно редуцирован и остается в виде двух синергид.

Редукция хромосом у всех семенных растений происходит при образовании пыльца в пыльнике и при первых двух делениях материнской клетки зародышевого мешка (редукция при образовании спор).



Рис. 138. Процесс оплодотворения у *Lilium martagon*

Слева — зародышевый мешок перед оплодотворением: *e* — яйцеклетка, *s* — синергиды, *a* — антиподы, *p* — ядра эндосперма; 1 — момент оплодотворения; 2 — конец растущей пылевой трубки; 3 — 6 — различные стадии слияния яйцевого ядра с генеративным ядром (*g*); 7 — 11 — различные стадии слияния генеративного второго ядра (*g*₂) со вторичным ядром зародышевого мешка

Итак, половой процесс, предшествующий развитию новой особи, наблюдается во всех группах организмов растительного и животного мира. Возникнув на низших ступенях развития органической жизни, еще до появления многоклеточных организмов, вслед за бесполом размножением, и, проявляясь вначале в чрезвычайно примитивной форме, когда отсутствует какая-либо дифференциация между копулирующими клетками, половой процесс эволюционирует в направлении дифференциации гамет, достигающей высшей степени у многоклеточных животных.

В основном половой процесс представляет собою при всем его многообразии замечательное единство во всем органическом мире.

У многих видов животных и растений яйцевая клетка в естественных условиях может развиваться без оплодотворения. Такое развитие яйца без участия мужской половой клетки называется *партеногенезом*, что означает девственное развитие яйца.

Естественный партеногенез представляет собою упрощенное половое размножение, при котором утратился процесс оплодотворения.

Явления естественного партеногенеза впервые наблюдал Бонне в 1765 г. у травяных тлей. В течение лета у тлей сменяется ряд поколений самок, размножающихся партеногенетически. Осенние самки откладывают яйца, из которых развиваются самцы, если эти яйца остаются неоплодотворенными. Самцы оплодотворяют самок, и из оплодотворенных осенних яиц, покрывающихся после оплодотворения плотной оболочкой, весной выводятся самки, и начинается новый, партеногенетический, цикл развития.

Партеногенез наблюдается также у коловраток, у которых из неоплодотворенных яиц, так же как и у тлей, развиваются в продолжение лета самки, а осенью самцы, из оплодотворенных же яиц всегда развиваются только самки.

И у тлей, и у коловраток партеногенез сезонный, тесно связанный с временем года. Но есть группы организмов, у которых партеногенетическое размножение не связано с временем года. Это, например, имеет место у пчел. Из оплодотворенных яиц пчелы всегда развивается или полноценная самка или рабочая пчела, а из неоплодотворенных — всегда самец. Поэтому такой партеногенез называется *постолным* и в то же время *односторонним*. Кроме тлей, коловраток и пчел, партеногенез наблюдается еще у низших ракообразных, у некоторых бабочек, червей, муравьев и др.

Среди растений партеногенез встречается у водорослей (один вид *спирогиры*), грибов, папоротников и семенных растений, например, у одуванчика (*Taraxacum*), кошачьей лапки (*Antennaria*) и др.

Имеет ли место редукция хромосом при естественном партеногенезе? В некоторых случаях редукция подавлена. Так, например, у тлей, дафний, коловраток при созревании яйца из двух делений созревания происходит только одно, эквационное. В результате такие яйца остаются диплоидными, и из них партеногенетически развиваются всегда самки.

Но у орехотворок при созревании партеногенетических яиц имеют место два деления созревания, но оба эквационные, так что яйцо тоже остается диплоидным.

Наконец, у *Artemia salina* редукция хромосом протекает нормально, но второе полярное тельце возвращается обратно в яйцевую

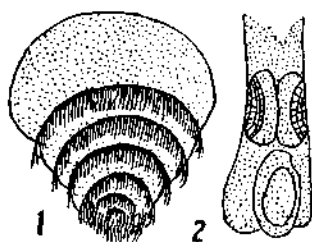


Рис. 139.

1—отдельный сперматозоид саговникового *Zamia integrifolia*; 2—кончик пыльцевой трубки перед оплодотворением с двумя спермиями

клетку, так что число хромозом яйца остается попрежнему диплоидным.

Но в других случаях, как, например, у пчел, осенних коловраток и тлей, яйца созревают вполне нормально, и поэтому они все являются гаплоидными, число же хромозом из поколения в поколение регулируется иначе. При партеногенетическом развитии этих яиц всегда развиваются самцы с гаплоидным числом хромозом во всех клетках. Но интересно, что и сперматозоиды этих организмов остаются с тем же числом хромозом. Так, например, самка пчелы имеет 32 хромозомы в клетках тела, яйца ее содержат 16 хромозом. При партеногенетическом развитии этих яиц всегда развиваются трутни с 16 хромозомами в соматических клетках. Но сперматозоиды трутней тоже имеют шестнадцать хромозом, благодаря тому, что при созревании сперматозоидов деление созревания происходит таким образом, что хромозомы в этом делении никакого участия не принимают, и в результате отделяется небольшой комочек плазмы без хромозом, и все шестнадцать хромозом остаются в сперматозоиде.

Подобным же образом созревают сперматозоиды у других насекомых, ос, муравьев, а также у коловраток и тлей.

Партеногенез следует рассматривать как упрощенный способ полового размножения, приобретенный в процессе эволюции некоторыми формами.

Партеногенез почти никогда не является исключительным способом размножения данного вида и обычно существует наряду с нормальным половым процессом и чаще всего связан с более или менее сложным жизненным циклом. Рассмотрим чередование поколений у коловраток, размножающихся нормально половым путем и партеногенетически.

Самки некоторых видов коловраток, например *Pterodina elliptica*, выводятся ранней весной из оплодотворенных яиц. Эти самки откладывают яйца с диплоидным числом хромозом, ввиду подавления редукционного деления, и из них развиваются партеногенетически самки. Эти самки вновь откладывают яйца, развивающиеся партеногенетически и дающие самок (рис. 140). Так продолжается в течение лета в ряде поколений. Но к осени самки дают яйца только с гаплоидным числом хромозом, благодаря нормальному их созреванию, и тогда из этих яиц развиваются самцы с гаплоидным числом хромозом во всех клетках тела. Здесь редукции хромозом при созревании сперматозоидов у самцов не бывает, ввиду того, что при делении отделяется лишь участок плазмы без хромозом. Эти самцы оплодотворяют самок, яйца которых, как уже упоминалось, в это время (осенью) все гаплоидны. И тогда образуются зиготы с диплоидным числом хромозом, покрытые толстой оболочкой. Из таких оплодотворенных яиц весной вновь развиваются самки.

Такая смена одного типа размножения, партеногенетического, другим, половым, называется *чередованием поколений*. Однако иногда бывают случаи, например, у некоторых дафний, из растений — у кошачьей лапки, когда партеногенез является единственным способом размножения. Эти организмы утратили половой способ размножения в процессе эволюции.

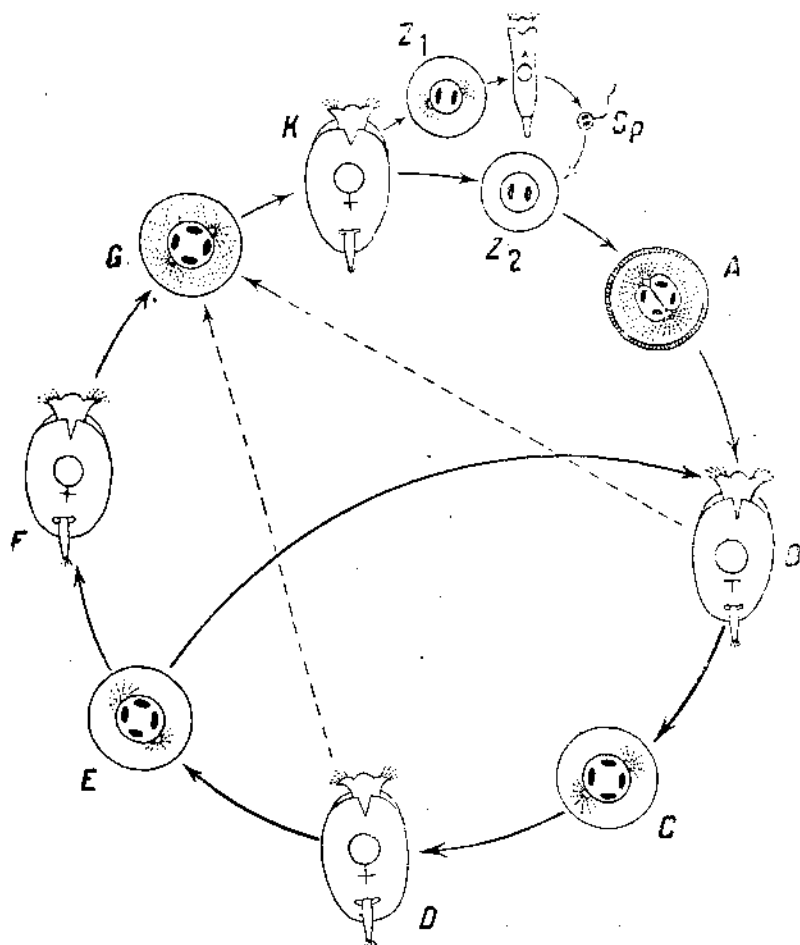


Рис. 140. Цикл развития коловратки (*Pterodina elliptica*) и чередование поколений

A — зигота с диплоидным числом хромосом, дающая при развитии самок (**B**); **C**, **E** и **G** — летние яйца коловраток с диплоидным числом хромосом, развивающиеся партеногенетически в самок (**D** и **F**); **Z₁** и **Z₂** — осемявшие яйца самки — **K**, с гаплоидным числом хромосом, развивающиеся партеногенетически в самоцов, или, при оплодотворении сперматозоидами (**Sp**), дающие зиготу, весной развивающуюся в самку

Чередование поколений при вегетативном размножении

Чередование поколений наблюдается не только при партеногенезе, но и в других случаях, когда наряду с половым размножением в жизненном цикле данного организма всегда наблюдаются и другие способы размножения — или бесполое, или вегетативное, причем, если половое размножение чередуется с бесполом, то такое чередование поколений называется *первичным*, так как бесполое размножение является первичным способом размножения организмов. Если же половое размножение чередуется или с вегетативным, или с партеногенезом, способами, приобретенными организмами вторично, то такое чередование поколений называется *вторичным*.

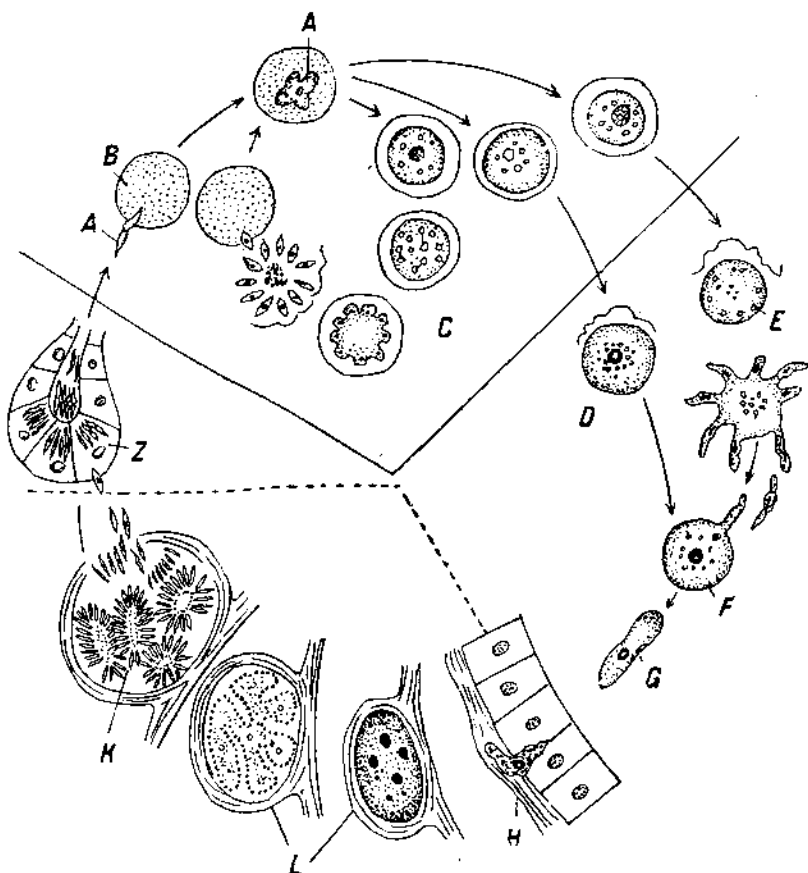


Рис. 141. Цикл развития малярийного плазмодия

A — проникновение спорозонта в красное кровяное тельце (B); C — размножение паразита (образование мерозоитов и проникновение их в новые кровяные тельца); D — макрогамет; E — микрогамет; F — оплодотворение; G — зигота; H — зигота проникла в стенку желудка комара; L — рост зиготы и размножение ядер; K — образование и выход спорозоитов из цисти; Z — слюнная железа комара со спорозонтами, которые попадают в кровь человека при укусе.

Первичное чередование поколений наблюдается у всех одноклеточных организмов и у всех растений; вторичное чередование поколений имеет место у некоторых многоклеточных животных и некоторых растений.

Первичное чередование поколений у одноклеточных

Очень хорошим объектом для знакомства с первичным чередованием поколений у одноклеточных являются малярийные плазмодии. Плазмодии относятся к классу споровиков. Плазмодий живет в эритроцитах крови человека и других животных, ведя паразитический образ жизни. Попадает плазмодий в кровь животного с укусом комара в виде спорозонта, имеющего удлиненную веретеновидную форму (рис. 141). Эти спорозонты проникают в эритроциты по одному в

каждый и, питаясь последними, растут и приобретают амeboобразную форму. Достигнув предельного роста, плазмодий распадается (споруляция) на несколько частей (от 10 до 16), которые называются мерозонтами. Эти последние, двигаясь амeboобразно, покидают эритроцит, который оказывается разрушенным и после этого погибает, и внедряются в здоровые эритроциты по одному в каждый. Здесь мерозонты растут, происходит снова споруляция и образование новых мерозонтов и заражение ими новых партий эритроцитов. Этот процесс повторяется много раз, и в результате бесполого размножения плазмодиев их количество в крови сильно увеличивается. Но наряду с бесполом размножением в жизненном цикле плазмодия имеет место и половой процесс. Подготовка к последнему состоит в том, что одни из мерозонтов вырастают в макрогаметоциты, другие в микрогаметоциты (рис. 141). Дальнейший процесс происходит в клетках желудка комара. Поэтому макро- и микрогаметоциты для дальнейшего своего развития должны из крови человека попасть в желудок комара, что и происходит при укусах комаром человека или животного, зараженного плазмодиями. Здесь макрогаметоциты развиваются в макрогаметы, а микрогаметоцит делится на микрогаметы. Интересно отметить, что при развитии макро- или микрогамет происходит редукция хромозом. При разделении микрогаметоцита на микрогаметы, последние некоторое время остаются прикрепленными к материнской клетке, отчего получается звездчатая фигура, известная под именем полимитуса (рис. 141). Зигота плазмодия принимает удлинённую форму, внедряется в слизистую оболочку кишечника комара, разрастается и покрывается оболочкой, а содержимое ее распадается на множество подвижных спорозоитов, имеющих удлинённую веретеновидную форму. Эти спорозоиты различными путями пробираются в слюнные железы комара, где и остаются, пока при укусе комаром человека не попадут со слюной в кровь человека. Здесь опять начинается развитие спорозоитов и образование многочисленных мерозонтов путем споруляции.

Из этого примера ясно, что целый ряд поколений плазмодия малярии, образовавшихся бесполом путем, сменяется половым поколением, дающим макро- и микрогаметы, при копуляции которых развивается зигота, дающая путем деления многочисленные спорозоиты. Такое чередование поколений имеет место и у других одноклеточных, где бесполое размножение делением сменяется половым (например у *Paramecium*).

Первичное чередование поколений у растений У всех растений существует первичное чередование поколений, заключающееся в том, что поколение, дающее споры, или *спорофит*, сменяется половым поколением, или *гаметофитом*, дающим половые клетки. У мхов эти два поколения не отделены друг от друга, а непосредственно на гаметофите — из зиготы — прорастет спорофит, дающий споры.

Следовательно, у мхов спорофитное поколение как бы является придатком гаметофитного, последнее же достигает значительно большего развития. Так как редукция хромозом здесь происходит при спорообразовании, то гаметофит, развивающийся из зиготы, является диплоидным поколением (рис. 142).

У папоротников спорофит достигает более мощного развития (спорофитом является само растение), гаметофит же сильно редуцирован (заросток), причем эти два поколения существуют отдельно друг от друга. Редукция хромозом у папоротников происходит при образовании спор. Следовательно, гаплоидным поколением является гаметофит, или заросток, вырастающий из споры, а диплоидным является спорофит папоротника, вырастающий из зиготы (рис. 142).

Наконец, у цветковых растений спорофит достигает еще более мощного развития, гаметофитное же поколение сильно редуцировано и развивается непосредственно на спорофитном (рис. 142). Спорофитом у цветковых растений является каждая отдельная особь цветкового растения, организм растения с корнями, стеблями и листьями. Женским гаметофитом цветкового растения является *зародышевый мешок*,

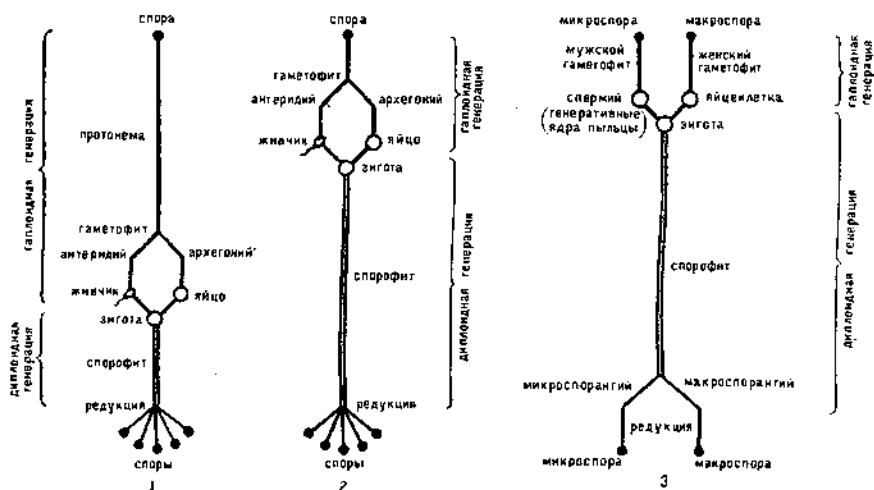


Рис. 142. Схема циклов развития и чередования поколений у различных типов растений

1 — у мхов; 2 — у папоротников; 3 — у семенных растений

развившийся из *макроспоры* — материнской клетки зародышевого мешка. Мужским гаметофитом цветкового растения является проросшая пыльцевая трубочка с одним вегетативным и двумя генеративными ядрами. Таким образом, гаметофит цветковых растений чрезвычайно редуцирован и развивается непосредственно на спорофите, т. е. отношения между гаметофитом и спорофитом обратные наблюдаемому у мхов.

Редукция хромозом происходит при развитии микроспор или пыльцы, и при развитии макроспоры, или материнской клетки зародышевого мешка, поэтому гаметофитное поколение является гаплоидным, спорофитное же поколение, развивающееся из зиготы, дающей зародыш в семени, является диплоидным. Все эти отношения гаметофита к спорофиту у различных растений изображены на прилагаемой схеме (рис. 142).

Вторичное чередова-
ние поколений
у животных
и растений

Вторичное чередование поколений, кроме уже известного нам случая, когда партеногенез чередуется с настоящим половым размножением, наблюдается еще у некоторых беспозвоночных животных и у многих растений, причем половое размножение чередуется с вегетативным.

Ряд поколений, размножающихся вегетативно, сменяется поколением, размножающимся половым способом. Примером такого вторичного чередования поколений могут служить гидроидные полипы.

Каждый гидроидный полип, размножаясь почкованием, дает большую колонию таких же полипов (бесполое особи), на которых путем почкования вырастают половые особи, или медузы. Последние, достигнув зрелости, отрываются от колонии и плавают свободно. Медузы являются раздельнополыми. В результате оплодотворения (наружного) из зиготы развивается полип, который путем почкования дает новую колонию. Итак, у гидроидных полипов из яйца медузы развивается полип, на полипе путем почкования вырастает медуза, дающая половые клетки (рис. 91 на стр. 155).

Такое же чередование поколений наблюдается у оболочников, у которых ряд особей, образовавшихся путем почкования, переходит к половому размножению, сменяющемуся размножением путем почкования.

Чередование вегетативного и полового способов размножения наблюдается и у растений, способных к вегетативному размножению, но у них нет собственно смены поколений, так как половое размножение и вегетативное могут существовать одновременно у одной и той же особи. Так, у луковичных растений из семян вырастает растение, образующее луковицы, но не дающее гамет. Впоследствии луковица дает при прорастании много новых луковичек, па которых вырастает стебелек, несущий цветы, т. е. наступает период полового размножения.

ЛИТЕРАТУРА К ГЛАВАМ VII и VIII

1. Гартман М., Общая биология, ч. II, изд. 1931 г.
2. Шимкевич В. М., Биологические основы зоологии, ч. I и II, изд. 1923 г.
3. Завадовский М. М., Динамика развития организма, изд. 1930 г.
4. Филиппченко Ю. А., Экспериментальная зоология, изд. 1931 г.
5. Талиев В. И., Основы ботаники в эволюционном изложении, изд. 1931 г.
6. Синют, Основы ботаники, изд. 1931 г.
7. Заваззин А. А., Гистология, ч. I и II, изд. 1933 г.

ГЛАВА IX

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМА

СОДЕРЖАНИЕ. Дробление яйца. Дробление гомологичитальных яиц — полное и неравномерное. Неравномерное дробление телолецитальных яиц. Дискoidalное дробление телолецитальных яиц. Поверхностное дробление центролецитальных яиц. Дробление яйца аскариды. Дробление яйца морского ежа. Единство различных типов дробления. Образование двуслойной стадии — гаструлы. Образование гаструлы путем инаугинации. Другие способы образования гаструлы. Гаструляция у лягушки. Единство процесса гаструляции у различных животных. Развитие среднего зародышевого листка — мезодермы. Образование мезодермы у ланцетника. Закладка осевых органов у хордовых животных. Закладка органов из различных зародышевых листков. Обособление полового зачатка в процессе эмбрионального развития. Зачатковый путь у *Sagitta*. Зачатковый путь у аскариды.

Одной из замечательных особенностей живых организмов является тот путь индивидуального развития, или *онтогенеза*, который проходит каждый организм животного или растения от яйцевой клетки до старости и смерти. Мы уже знаем из предыдущей главы, что в процессе полового размножения новый организм начинает свое существование с яйцевой клетки после оплодотворения ее спермием. Из оплодотворенного яйца постепенно развивается организм животного. Так, из оплодотворенного яйца лягушки развивается зародыш, превращающийся в конце концов в выходящего из икринки головастика. Этот последний растет, и развитие продолжается дальше — головастик, наконец, превращается в лягушку.

В процессе онтогенеза мы различаем два периода: *эмбриональный*, или *зародышевый*, и *постэмбриональный*, или *послезародышевый*. Под эмбриональным развитием мы понимаем весь процесс от начала развития яйца до начала самостоятельного существования нового организма вне тела матери или по выходе из яйца. Так, у рыбы, лягушки и у всех животных, у которых яйца развиваются вне тела матери, эмбриональный период заканчивается выходом из оболочек яйца. а у живородящих — рождением детеныша, после чего начинается постэмбриональный период. Конечно, деление всего процесса развития на эмбриональное и постэмбриональное — условно прежде всего потому, что у различных животных выход из оболочек яйца происходит на различных стадиях развития. Но, с другой стороны, это деление имеет значение постольку, поскольку эмбриональное развитие характеризуется тем, что эмбрион питается или за счет материнского организма или за счет запасных питательных материалов яйца, а постэмбриональный период связан с более самостоятельным существованием организма.

Подходя к изучению закономерностей онтогенеза, мы должны прежде всего ознакомиться с фактическим материалом, дающим представление о том, как происходит процесс, прежде всего, эмбрионального развития, какие последовательные изменения происходят с начавшим развиваться оплодотворенным яйцом, а затем перейти к вопросу о том, какие факторы определяют процесс развития. Наблюдая развитие яйца и зародыша, мы прежде всего должны отметить два явления, лежащих в основе процесса развития: 1) развитие связано прежде всего с делением клеток, их размножением. Так, из яйцевой клетки путем ее дробления развивается зародыш со все увеличивающимся количеством клеток и 2) на той или иной стадии развития наступает дифференцировка клеток: первоначально сходные, они становятся различными, образуя закладки различных органов животного.

Дробление яйца

Мы рассмотрим ранние стадии развития, начиная с дробления яйца, на примерах из животного мира. Необходимо вспомнить все сказанное в предыдущей главе о строении яйцевых клеток различных животных, главное о том, что они отличаются различной степенью нагруженности желтком и в связи с этим и различным положением ядра в яйцевой клетке. В зависимости от того, является ли яйцо гомолецитальным, телолецитальным или центролецитальным (стр. 161), и самый процесс дробления яйца будет происходить различно, хотя этими тремя типами структуры яйца и не исчерпывается все разнообразие первых стадий развития.

Дробление гомолецитальных яиц — полное и равномерное

Рассмотрим сначала наиболее простой случай дробления — дробление гомолецитальных яиц, т. е. таких, в которых мало желтка и ядро, окруженное протоплазмой, занимает более или менее центральное положение. Вспомним, что в яйце мы различаем анимальный (животный) полюс, называемый так потому, что в этой части яйца впоследствии закладываются так называемые органы животной жизни и, в частности, нервная система, и вегетативный (растительный) полюс, из которого в дальнейшем формируются кишечник и другие органы (так называемые органы растительной жизни).

Примером дробления гомолецитального яйца может служить дробление у голотурии (*Synapta*), у оболочников (принадлежащих к хордовым животным), у лапчатника и др. Прежде всего яйцо делится на две клетки, или на два *бластомера*, которые являются одинаковыми по величине. Первая борозда дробления, делящая яйцо на два бластомера, обычно проходит через анимальный и вегетативный полюсы, т. е. *меридионально* (рис. 143). Затем каждый из двух бластомеров делится снова на две клетки. Это второе деление обычно также происходит меридионально, но в плоскости, перпендикулярной первой плоскости дробления. В результате получается зародыш, состоящий из четырех клеток, прилегающих одна к другой, подобно долькам апельсина.

Третье деление приводит к тому, что каждая из четырех клеток дает по две клетки, но это деление происходит в плоскости экваториальной по отношению к анимальному и вегетативному полюсам (рис. 143). Следует иметь в виду, что вследствие округленных контуров каждого из бластомеров и на четырехклеточной и на восьмиклеточной стадии в центре образуется небольшая плоскость, сохраняющаяся и увеличивающаяся в дальнейшем по мере увеличения числа клеток.

Дальнейшее деление происходит таким образом, что каждая клетка делится на две и т. д., причем плоскости деления проходят поочередно то меридионально, то экваториально, и, таким образом, за восьмиклеточной стадией следуют стадии из шестнадцати, затем тридцати двух клеток, причем все клетки внешне не отличаются одна от другой. Таким образом получается зародыш, состоящий из группы шарообразных клеток. Эта стадия получила название *морулы* по внешнему сходству с ягодой малины. Описанный процесс дробления гомолецитального яйца называют *полным* и *равномерным*: полным потому, что яйцо, а дальше бластомеры, делится нацело, и равномерным потому, что размеры клеток остаются примерно одинаковыми.

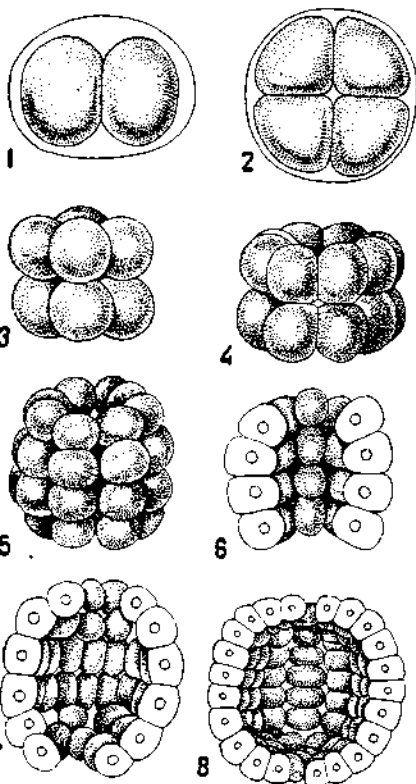


Рис. 143. Дробление яйца голотурии — *Synapta*

1 — стадия двух бластомер, 2 — четырехклеточная стадия (в поперек); 3 и 4 — восьми- и шестнадцатиклеточные стадии; 5 — морула; 6 — эта же стадия в разрезе; 7 и 8 — образование бластулы (в разрезе)

Дальнейшее деление клеток приводит к тому, что клетки, становясь все мельче, располагаются по поверхности, а полость в середине зародыша увеличивается. Так образуется пузыреобразная, однослойная *бластула*. Зародыш теперь представляет собою шарик, стенки которого состоят из одного слоя клеток, а внутри — полость бластулы, или *бластоцель* (рис. 143).

Несколько иначе происходит процесс дробления в том случае, если яйцо более богато желтком и ядро сильнее смещено к анимальному полюсу (телолецитальные яйца), например, яйца лягушки или тритона (рис. 144). Однако и в этом случае первые два деления происходят в меридиональных плоскостях, так что на стадии четырех бластомер получаются четыре *одинаковые* клетки (рис. 144—2). Однако третье деление (экваториальное) происхо-

дит так, что плоскость этого деления расположена ближе к анимальному полюсу, вследствие чего четыре клетки анимального полюса заметно меньше четырех клеток вегетативного и эти последние богаче желтком. Таким образом, дробление в этом случае также *полное*, но *неравномерное* (рис. 144—3). Эта неравномерность сохраняется и дальше, и в результате получается бластула, значительно отличающаяся тем от бластулы *Sagitta*, что клетки вегетативного полюса заметно крупнее клеток анимального. Кроме того, у земноводных (рис. 153) клетки

бластулы образуют не один слой клеток, окружающих бластоцель, тогда как в других случаях бластула и при развитии теллецитальных яиц может быть однослойной. Впрочем, трудно провести резкую грань между дроблением равномерным и неравномерным, так как у многих форм мы имеем переходные типы дробления.

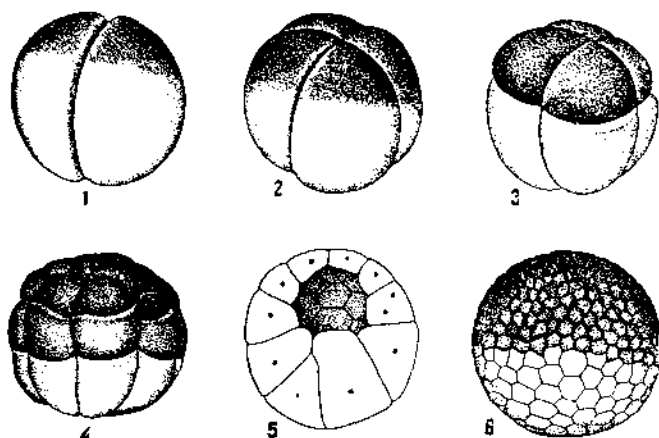


Рис. 144. Дробление яйца лягушки до стадии бластулы (6)

Дискондальное дробление теллецитальных яиц

Описанный способ дробления теллецитальных яиц, наблюдаемый у земноводных, у много и других животных, не является характерным для всех животных, имеющих теллецитальные яйца. В тех случаях, если питательного желтка в яйце много и ядро сильно смещено к анимальному полюсу и окружено небольшим участком протоплазмы, как это имеет место у рыб, у птиц, у пресмыкающихся и из бес позвоночных — у головоногих моллюсков и др., яйцо не делится пацело, а раз-

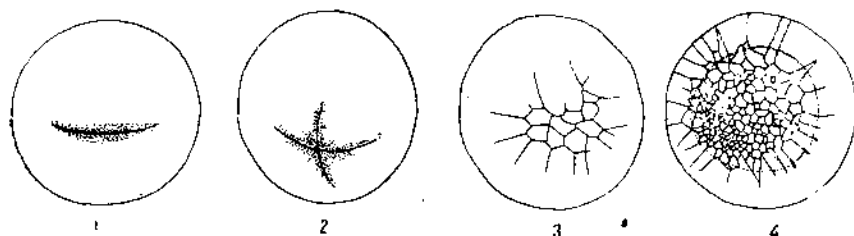


Рис. 145. Дискондальное дробление яйца курицы

деленными оказываются лишь ядро и прилегающая протоплазма, остальная же часть яйца представляет собой сплошную нераздробившуюся массу желтка (рис. 145). Наблюдая пачало развития такого яйца, мы замечаем бороздку лишь на анимальном полюсе, затем появляется вторая, перпендикулярная к ней, борозда (стадия четырех бластомер).

Вследствие продолжающегося деления ядер и протоплазмы анимального полюса на этой части яйца образуется диск, состоящий из слоя клеток; под этим диском образуется полость, а ниже лежит недробленая масса желтка. Так выглядит стадия бластулы у птиц и других животных (рис. 146), имеющих неполное дискоидальное дробление яйца. Диск далее увеличивается, охватывая постепенно желток слоем клеток.

*Поверхностное
дробление центро-
лецитальных яиц*

Если между всеми описанными выше типами дробления можно найти самые разнообразные переходные формы в связи с тем, насколько яйцо нагружено питательным желтком, то, с другой стороны, у целого ряда животных, имеющих центролецитальные яйца (например у насекомых), наблюдается совершенно особый тип дробления. Как мы знаем, центролецитальные яйца характеризуются тем, что яйцо нагружено также очень сильно желтком, окруженным с поверхности протоплазмой, ядро же помещается вместе с небольшим количеством протоплазмы в середине желтка (рис. 147). Развитие таких яиц начинается с того, что ядро делится повторно на несколько ядер (рис. 147),

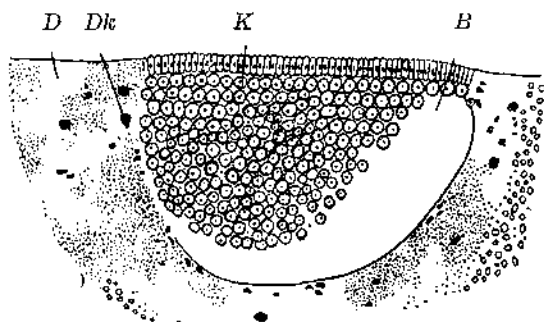


Рис. 146. Бластула акулы

D, Dk — желток, K — клетки, B — бластоцель

затем эти ядра продвигаются на поверхность яйца и распределяются в поверхностном слое протоплазмы, которая затем делится на участки. Таким образом, масса желтка оказывается с поверхности окружающей слоем клеток (рис. 147).

*Описанные
Дробление яй-
ца аскариды*
ми различ-
ными типа-
ми дробления яиц не ис-
черпывается все много-

образие в этом процессе, наблюдаемом у различных животных. Приведем два интересные случая, иллюстрирующие некоторые имеющиеся в этом отношении отклонения.

У лошадиной аскариды (*Ascaris megaloscephala*) первое деление происходит не в меридиональной, а в экваториальной плоскости, причем яйцо делится на два blastomeres, из которых верхний (анимальный) темного больше и беднее желтком, чем нижний (рис. 148). При втором делении один из blastomeres (верхний) делится меридионально, а нижний снова экваториально, вследствие чего образуется своеобразная Т-образная фигура. Затем blastomeres смещаются и принимают положение, показанное на рисунке 148 (3). На этом же рисунке (4) показана и восьмиклеточная стадия. В дальнейшем образуется более или менее типичная морула и бластула.

*Дробление яйца
морского ежа*

Другое интересное отклонение наблюдается, например, у морских ежей и в частности у *Strongylocentrotus*, имеющего гомолецитальные яйца, как это видно на рисунке 149. До восьмиклеточной стадии деление идет типично для гомолецитальных яиц, и получается стадия из

восьми одинаковых клеток (рис. 149). Однако при образовании шестнадцатиклеточной стадии происходит следующее: верхние (анимальные) четыре бластомера меридионально делятся на восемь одинаковых клеток, тогда как от нижних (вегетативных) четырех бластомеров отщипываются четыре маленьких клетки, и получается, таким образом, четыре крупных бластомера, так называемые *макромеры*, под ними — четыре *микромера*, а над ними — восемь средних по величине клеток анимального полюса — *мезомеров*.

Единство различных типов дробления

Несмотря на все многообразие различных типов дробления яйцевой клетки, можно без особого труда установить значительное единство в ранних

стадиях развития животных. Мы видели, что в значительной степени тот или иной тип дробления теснейшим образом связан со структурой яйца, а эта последняя со способом размножения животных и продолжительностью развития под оболочками яйца. Но все же в основе этого процесса лежит прежде всего деление клеток, причем или вовсе не наблюдается внешней дифференциации клеток, или эта дифференциация выражается соответственно в том, что бластомеры оказываются различными по величине. Во всех случаях дробление приводит к образованию пузыреобразной стадии бластулы, представляющей собою однослойный зародыш с замкнутой полостью — *бластоцелем* — внутри.

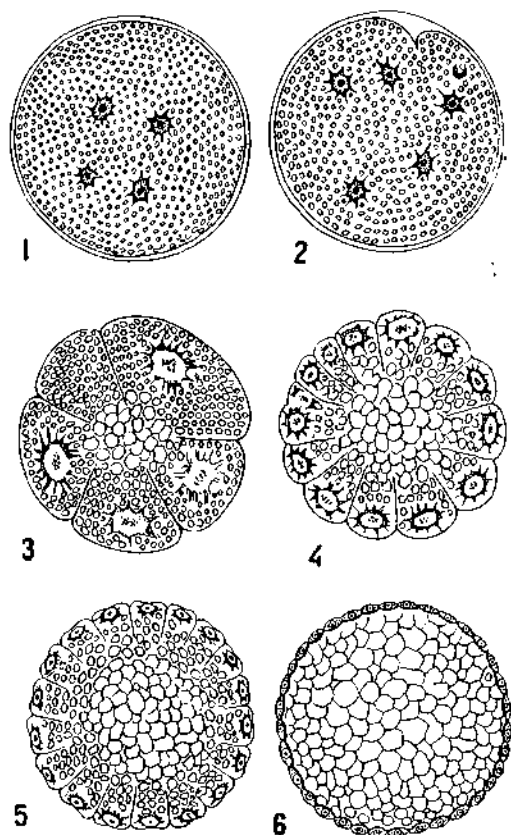


Рис. 147. Поверхностное дробление яйца краба *Drosophila*

1, 2 — деление ядер; 3—5 — передвижение ядер к поверхности яйца и дробление плазмы; 6 — бластула

из двух слоев клеток — *гастрола*.

Процесс образования гастролы происходит весьма различно. Рассмотрим наиболее часто встречающийся способ образования гастролы.

ОБРАЗОВАНИЕ ДВУСЛОЙНОЙ СТАДИИ — ГАСТРОЛЫ

После образования бластулы наступает очень интересный и важный момент в развитии, в результате которого образуется зародыш, состоящий уже

У очень многих животных, имеющих гомолецитальный или близкий к нему тип яйца, например у ланцетника, у иглокожих и др., гастроула образуется таким образом (рис. 150): на вегетативном полюсе бластулы замечается вначале небольшое впячивание внутрь, которое все более увеличивается, а полость бластулы соответственно уменьшается. Конечно, это впячивание обусловлено продолжающимся размножением клеток бластулы, составляющих так называемую *бластодерму*. Тогда зародыш оказывается состоящим уже из двух слоев клеток: наружного, или *эктодермы*, и внутреннего — *энтодермы*. Между этими двумя зародышевыми листками сохраняется еще

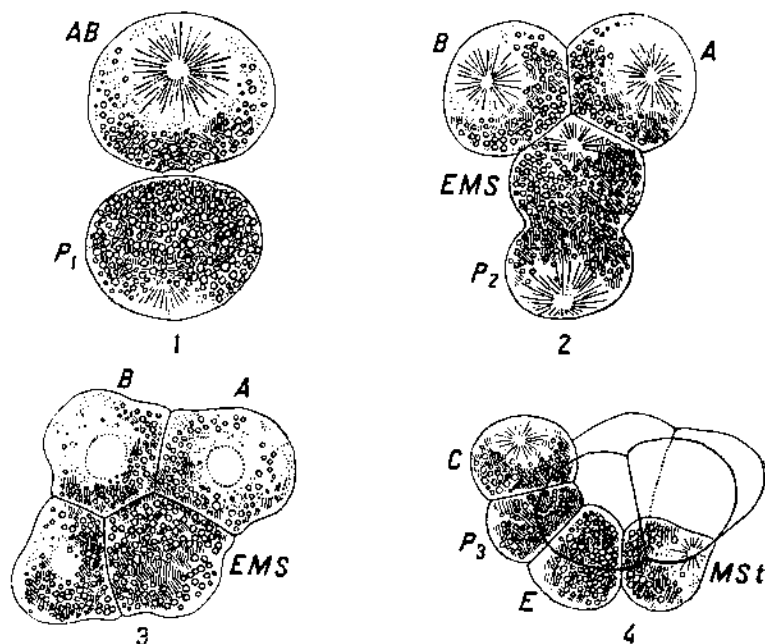


Рис. 148. Дробление яйца *Ascaris megalocephala* до восьмиклеточной стадии (4)

бластоцель, или полость бластулы, которая затем может исчезнуть совершенно, и тогда энтодерма прилегает к эктодерме. Такой способ образования гастроулы путем впячивания носит название *инвагинации* и, как уже было указано, является наиболее распространенным. Образовавшаяся вследствие впячивания полость, ограниченная энтодермой, представляет собой первичную кишечную полость, или *архентерон*. Эта полость сообщается с внешней средой отверстием, называемым *бластопором*.

Обращает внимание замечательное соответствие между строением гастроулы и строением животных, объединяемых в зоологии в тип кишечнополостных животных, представителем которых может служить наша обыкновенная гидра (рис. 32 на стр. 80). Ее тело по существу является несколько усложненной гастроулой. Стенки тела состоят также из двух слоев клеток: эктодермы и энтодермы, разделенных

тонкой промежуточной перепонкой; первичная кишечная полость является единственной полостью животного; щупальцы представляют собой выросты, имеющие то же строение, но при этом характерно наличие дифференциации, особенно среди клеток эктодермы, на клетки, выполняющие различные функции: кожно-мышечные, нервные, стрекательные. Таким образом, этот тип организации беспозвоночных животных представляет собой усложненную гастралу, тогда как у других животных развитие идет дальше и стадия гастролы является лишь ранним этапом в их развитии.

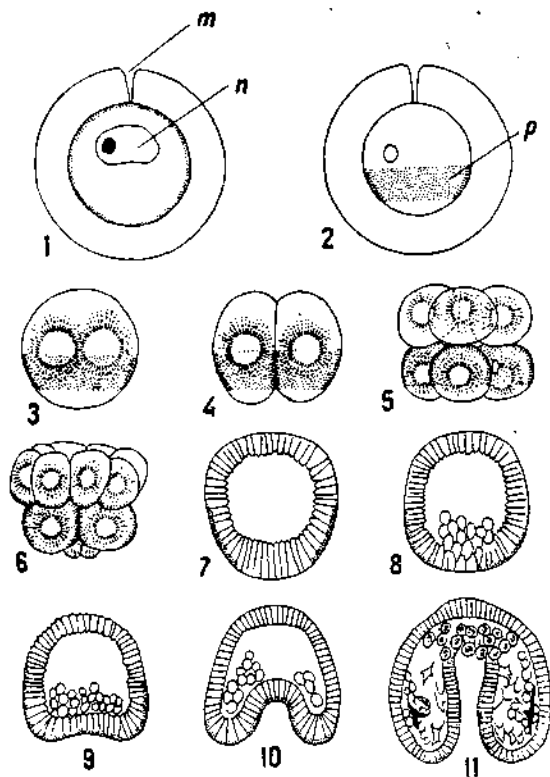


Рис. 149. Дробление (1—7) и гастрация (8—11) у *Strongylocentrotus*

m — микропиле, *n* — ядро, *p* — пигментированная зона яйца; 6 — шестнадцатиклеточная стадия с микро-, макро- и мезомерами; 7 — бластула; 8 — 11 гастрация и образование мезенхимы

Другие способы образования гастролы

Описанный выше способ гастрации при (помощи инвагинации не является всеобщим в животном мире. Тот же результат, а именно образование двуслойного зародыша, может получиться и иными путями, из которых отметим важнейшие.

Так, у кишечноротовых (медузы) наблюдается отщипывание и иммиграция клеток на вегетативном полюсе внутрь бластоцеля до тех пор, пока вся полость бластулы не окажется заполненной этими мигрировавшими клетками. Потом, вследствие расхождения этих клеток, образовавших внутренний листок — энтодерму, среди них

образуется полость (архентерон), прорывающаяся наружу бластопором. Этот способ образования гастрюлы носит название *иммиграции* (рис. 151).

В других случаях образование двуслойной стадии происходит таким образом (рис. 152), что клетки бластулы делятся каждая на наружную

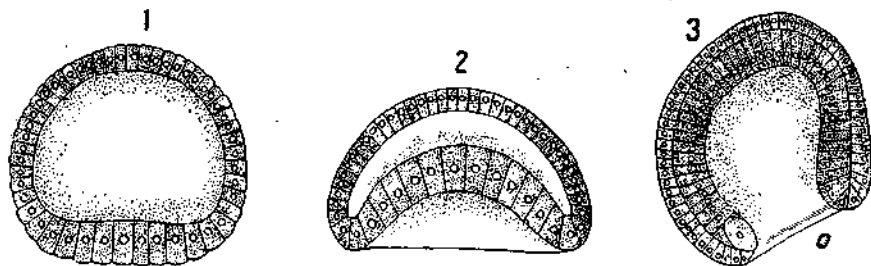


Рис. 150. Гастрюляция у лангетника путем инвагинации
о — бластопор;

и внутреннюю и путем расщепления одного слоя клеток надвое образуется гастрюла. В этом случае мы имеем образование гастрюлы путем *деламинации*.

Наконец, у некоторых животных (например у червей), имеющих телолецитальный тип строения яйца, вследствие чего клетки вегетативного полюса очень крупны и богаты желтком, часто образованию гастрюлы предшествует обрастание мелкими клетками анимального полюса крупных клеток, и в результате получается двуслойный зародыш, имеющий строение, показанное на рисунке 152. Внутри помещается несколько крупных, богатых желтком клеток — энтодерма, а снаружи — слой мелких клеток, образующих эктодерму. Этот способ гастрюляции путем обрастания называется *эпиболией*.

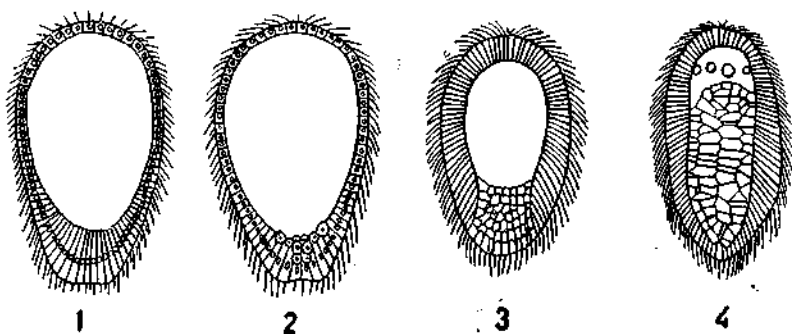


Рис. 151. Образование гастрюлы у медузы *Aequorea* путем иммиграции клеток

Гастрюляция
у лягушки

Вышеописанными четырьмя способами образования гастрюлы, а именно — путем инвагинации, иммиграции, деламинации и эпиболии, не исчерпывается все разнообразие процесса гастрюляции у различных животных. Весьма часто наблюдается более сложная картина, объясняющаяся сочетанием

различных, описанных выше, процессов. Рассмотрим в качестве примера процесс гастрюляции у земноводных, в частности у лягушки. Мы уже знаем, что бластула лягушки имеет своеобразное строение: бластоцель смещен больше к анимальному полюсу и сверху ограничивается более мелкими клетками, тогда как с нижней стороны поме-

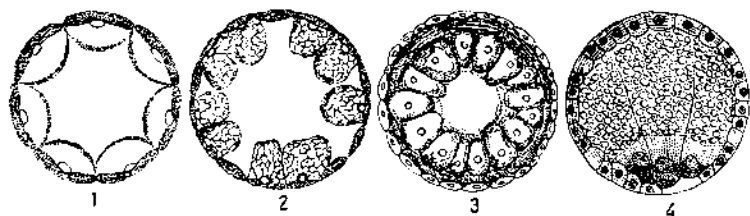


Рис. 152.

1 — 3 — образование гастрюлы путем даламинации у медуз *Gorgonia*; 4 — эпигонии у червя *Bonellia*.

щаются более крупные, богатые желтком, клетки вегетативной половины бластулы, причем стенка бластулы состоит не из одного слоя клеток. То же наблюдается и у тритона (рис. 153). Анимальное полушарие бластулы заметно пигментировано, тогда как вегетативный полюс светлый. При такой структуре бластулы трудно представить себе возможность впячивания со стороны вегетативного полюса. Однако инвагинация у земноводных имеет место, но происходит сбоку, на границе между желточными клетками и пигментированным слоем (рис. 153). Впячивание энтодермы увеличивается все больше и больше; бластоцель уменьшается, а затем и вовсе исчезает, но при этом, как это видно на рисунке 153, первичная кишечная полость смещена кверху, тогда как снизу сохраняется масса жел-

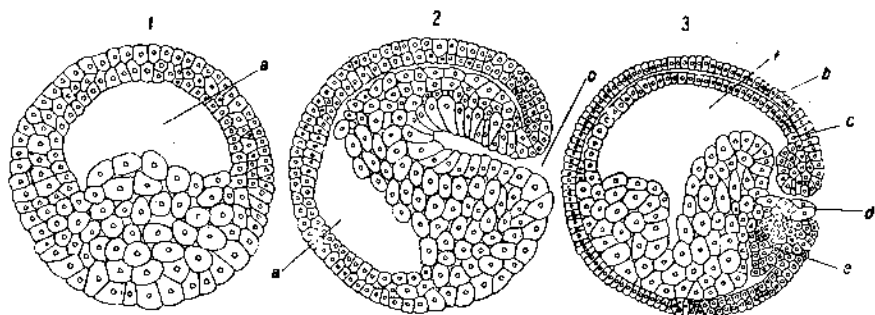


Рис. 153. Гастрюляция у тритона

a — бластоцель, o — бластопор, b — эктодерма, c — энтодерма, d — пробка бластопора, e — начало образования мезодермы, f — архентерон.

точных клеток, вдающихся в бластопор, образуя так называемую пробку бластопора. Но наряду с этим процессом инвагинации, сильно изменяемым в связи с обилием желтка в клетках вегетативного полюса, происходит другое, а именно: наблюдается, что по мере того как гастрюляция идет вперед, пигментированными оказываются не только

анимальное полушарие, но постепенно и весь зародыш, кроме пробки бластопора. Это происходит по двум причинам. Во-первых, происходит процесс деламинации, начинающейся со стороны, противоположной бластопору, где светлые клетки отшнуровывают клетки более мелкие, превращающиеся в эпидермические клетки, вследствие чего эктодерма постепенно как бы обтекает энтодермальные клетки (рис. 153). С другой стороны, два слоя, образующие верхнюю губу бластопора, вследствие роста этой части также надвигаются на богатые желтком клетки энтодермы. В результате получается расположение слоев, показанное на рисунке 153. Таким образом, процесс гастрюляции у земноводных происходит довольно сложно и наряду с инвагинацией сопровождается процессами деламинации и эпиболли.

Единство процесса гастрюляции у различных животных

Несмотря на самые разнообразные пути, какими осуществляется процесс гастрюляции, находящиеся объяснения в различной структуре яйца, мы можем без труда установить замечательное единство, заключающееся в том, что у самых разнообразных животных, стоящих на са-

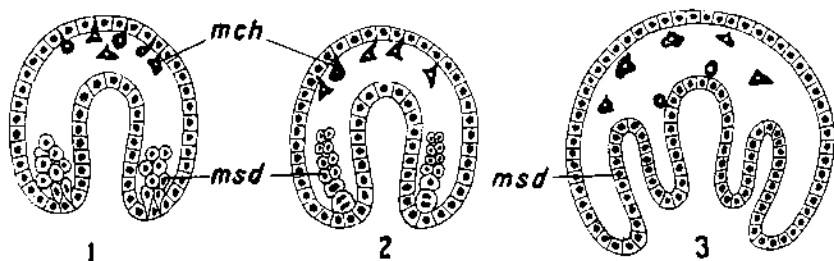


Рис. 154. Различные способы образования мезодермы (msd)

1 — миграция клеток от губ бластопора; 2 — образование мезодермы из двух телобластов; 3 — путем стягиваний по бокам бластопора; mch — мезенхимные клетки

мых различных ступенях развития, зародыш проходит в процессе эмбрионального развития стадию двух зародышевых листков. В этот период вся дифференциация заключается в образовании *зародышевых листков*: энтодермы и эктодермы, и образуется первичная кишечная полость — архентерон. Если у кишечнополостных эта гастральная стадия по существу сохраняется в более или менее измененном виде у взрослой формы (гидра и гидроидные полипы), то у других животных стадия гастрюлы сменяется другими стадиями, и развитие идет значительно дальше. Но то обстоятельство, что на ранних стадиях развития все животные проходят стадии бластулы и затем гастрюлы, является одним из многочисленных аргументов в пользу единства происхождения животного мира. Это единство не умаляется тем, что у многих животных стадия бластулы и гастрюлы видоизменяется в связи с тем или иным типом дробления яйца.

Развитие среднего зародышевого листка — мезодермы

У низших беспозвоночных, например у кишечнополостных, процесс развития ограничивается образованием двух зародышевых листков. У других форм и у позвоночных животных происходит обособление третьего среднего зародышевого листка, или мезодермы, расположенного между энтодермой и эктодермой. Образование этого

третьего слоя происходит также весьма различным образом, причем мезодерма образуется или путем втягивания энтодермы по направлению к эктодерме, или путем врастания групп клеток с двух сторон от губ бластопора, или путем отщипывания в этих же местах внутрь бластоцеля особых клеток — телобластов, дающих начало мезодерме (рис. 154).

От образования собственно мезодермы следует отличать другой процесс, наблюдающийся у некоторых типов беспозвоночных, например у кишечнополостных, иглокожих и др., заключающийся в том, что еще на стадии бластулы или позже в полость бластоцеля мигрируют отдельные клетки, которые в дальнейшем дают начало соединительной ткани и скелетным образованиям (например у морских ежей). Эти клетки не образуют еще среднего слоя мезодермы, и их называют мезенхимными клетками. У морских ежей эти мезенхимные клетки образуются из микромеров (рис. 149).

Образование мезодермы у ланцетника
Рассмотрим несколько подробнее образование мезодермы у хордовых животных. Это представляет интерес потому, что из мезодермы в дальнейшем образуются определенные органы развивающегося животного. Рассмотрим этот процесс на примере ланцетника. Ланцетник (*Amphioxus lanceolatus*) — крайне интересная для биолога форма низшего представителя типа хордовых, изучение развития которого дает весьма много для понимания происхождения всех позвоночных животных. Процесс образования мезодермы у ланцетника происходит следующим образом (рис. 155).

Если представить себе зародыш вскоре после гастрюляции несколько вытянутым, если далее представить себе поперечный разрез такого зародыша, то мы получим на разрезе как бы две вложенные одна в другую трубки, причем одна состоит из энтодермы, а другая из эктодермы. По бокам энтодермальной трубки, ближе к спинной (анимальной) стороне зародыша, образуются парные выпячивания энтодермы в сторону эктодермы, в виде пузырей. Эти пузыри все более углубляются, а затем отщипываются от энтодермы. В результате получается два ряда парных удлинненных мешочков, лежащих по бокам, между энтодермой и эктодермой. Это и есть мезодермальные пузыри, заключающие внутри полость (рис. 155). В дальнейшем эти мезодермальные пузыри разрастаются и занимают почти все пространство между эктодермой и энтодермой (рис. 155), кроме спинной области, где к этому времени уже заложены осевые органы, о которых речь будет ниже.

Таким образом, у ланцетника закладывается ряд парных мезодермальных пузырей, чем определяется сегментация тела. Дальше с мезодермальными пузырями происходит следующее. Каждый из них перешнуровывается на спинной отдел — *сомит*, остающийся в дальнейшем сегментированным и принимающим участие в образовании осевого скелета и мускулатуры у позвоночных, и на брюшной отдел, или *боковую пластинку*. Сомит и боковая пластинка остаются некоторое время соединенными шейкой сомита (рис. 155). Боковые пластинки дальше соединяются между собою попарно под кишечным каналом, а затем соединяются полости боковых пластинок на каждой стороне, и в результате образуется одна полость — *целом*, — вторичная

полость тела животного, ограниченная со всех сторон мезодермальными клетками боковой пластинки.

*Закладка осевых
органов у хордовых
животных*

Осевыми органами у хордовых и, в частности, у позвоночных называют скелет и нервную систему. Закладка этих органов происходит очень рано, одновременно с началом образования мезодермы и, конечно, представляет очень большой интерес, почему мы и рассмотрим вкратце этот процесс (рис. 155 и 156).

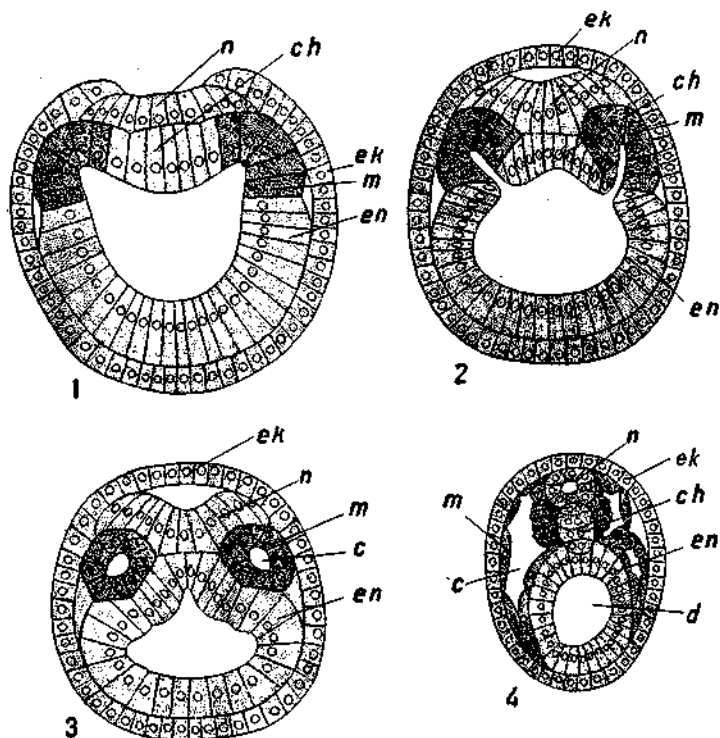


Рис. 155. Развитие мезодермы у ланцетника (на рисунке даны поперечные срезы зародыша)

ek — эктодерма, en — энтодерма, m — мезодерма, n — закладка нервной трубки, ch — хорда, d — кишечная полость, c — целом. На четвертом рисунке справа видно разделение мезодермального пузыря на сомат и боковую пластинку

На спинной, анимальной, стороне зародыша образуются два идущих параллельно валика из эктодермы, с желобком между ними, также состоящим из эктодермы. Эти валики называются медулярными, или нервными, валиками, образующими медулярную борозду. Борозда это все более углубляется, эктодерма смыкается над ней, и под эктодермой обособляется, таким образом, нервная трубка, из которой в дальнейшем развивается спинной и головной мозг (рис. 156).

Вместе с тем, из энтодермы в спинной области, между образующимися пузырями мезодермы, происходит выпячивание вверх — в сторону нервной борозды, и из этого выпячивания образуется зачаток

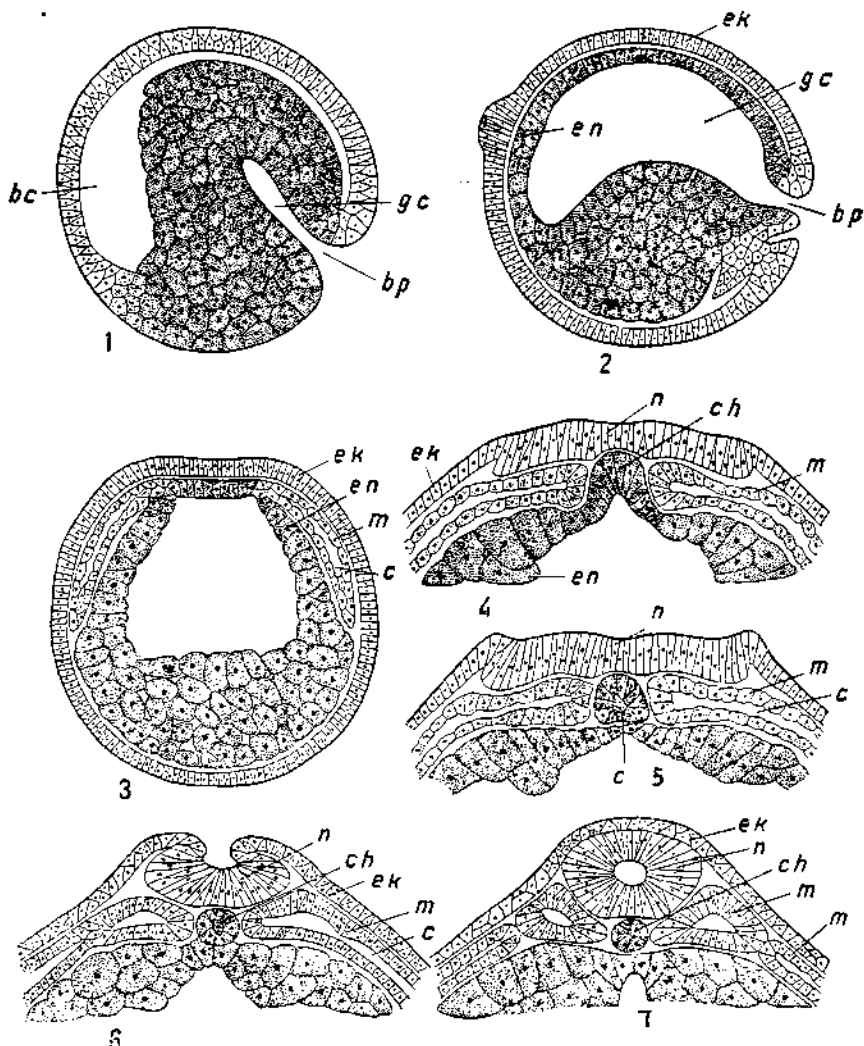


Рис. 156 Образование нервной трубки и хорды у зародыша тритона

1 — начало гаструляции; 2 — сформировавшаяся гаструла (1 и 2 — в продольном разрезе); 3 — поперечный разрез на несколько более поздней стадии развития; 4 — 7 — поперечные разрезы в спинной области (ряд последовательных стадий), *bp* — blastopore, *gc* — gastrula, *bc* — blastoderm, *ek* — ectoderm, *en* — entoderm, *m* — mesoderm, *n* — нервная борозда, в 7 — превратившаяся в нервную трубку, *ch* — хорда, *c* — кишечник

хорды в виде тяжа, состоящего из клеток. Хорда располагается, таким образом, над первичной кишкой, между нею и нервной трубкой (рис. 156).

Для лучшей ориентировки в расположении всех этих частей зародыша на разных стадиях следует обратиться к приведенным рисункам. На рисунке 156 показаны стадии образования нервной трубки и хорды, а на рисунке 157 — поперечный и продольный разрезы зародыша с уже образовавшейся нервной трубкой и хордой.

Все органы животного развиваются из какого-либо из трех зародышевых листков: энтодермы, эктодермы или мезодермы.

Выше мы уже ознакомились с закладкой некоторых органов, а именно: мы видели, что из энтодермы образуется хорда, а из эктодермы — нервная трубка, дающая потом центральную нервную систему позвоночного животного. Закладка органов вообще (из одного из трех зародышевых листков) происходит способами весьма разнообразными, но нами уже в основном разобранными: или при закладке органа образуются выпячивания или выросты, или обособляются группы клеток, или происходит иммиграция клеток из того или

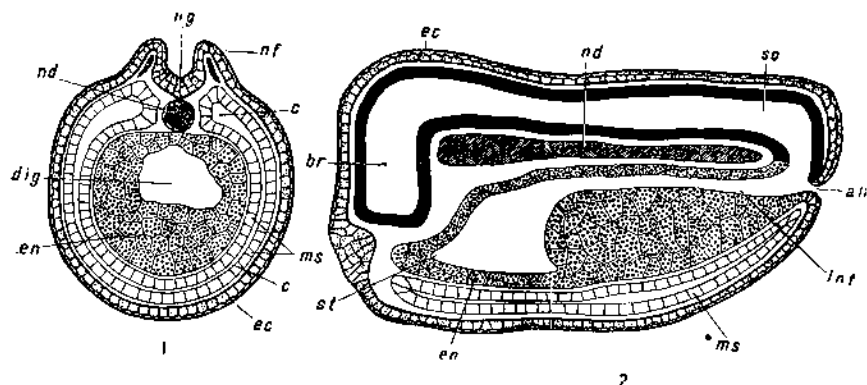


Рис. 157.

1 — схематический поперечный разрез зародыша лягушки на стадии закладки нервной трубки; 2 — продольный разрез на более поздней стадии. *nd* — хорда, *ng* — нервная трубка, *br* — нервная трубка, *so* — нервная трубка, *en* — энтодерма, *ec* — эктодерма, *ms* — мезодерма, *c* — целом, *st*, *int* (*dig*) — кишечная полость, *al* — бластопор, *nf* — нервный валик

иного зародышевого листка. В основе органогенеза лежит, таким образом, обособление той или иной группы клеток, а затем их дальнейшая дифференциация. Подробное рассмотрение процессов органогенеза не является нашей задачей. Эти вопросы рассматриваются подробно в курсе эмбриологии. Здесь мы только отметим, какие органы развиваются в дальнейшем из того или иного зародышевого листка или его части.

1. Из энтодермы, образующей первоначально первичную кишку, развивается пищеварительный канал, кроме самой передней части (полость рта) и самого заднего отдела. Затем из энтодермы, путем образования выростов кишечного канала, развиваются жаберные мешки, легкие, железы кишечника (печень и поджелудочная железа). Мы уже знаем, что из энтодермы развивается хорда.

2. Из эктодермы, конечно, прежде всего развивается нервная система, затем кожные покровы (собственно не вся кожа, а эпидермис), органы чувств.

3. Из мезодермы, причем из различных ее участков, развиваются различные внутренние органы. Мы видели выше, что мезодерма состоит у позвоночных из трех отделов: спинного — сомита, брюшного — боковой пластинки и шейки сомита.

Из сомита развивается осевой скелет, образующийся вокруг хорды, и сегментная мускулатура. Из шейки сомита — почечные канальцы, половые железы. Очень любопытна судьба боковой пластинки. Она, как и вся мезодерма, состоит из двух листков: *париетального*, прилегающего к эктодерме, и *висцерального*, обращенного к кишечнику. Между этими листками находится полость, которая затем превращается в брюшную полость тела. Из наружного листка боковой пластинки развивается брюшина, выстилающая полость тела, а из внутреннего листка образуются брыжейки, переходящие на кишечный канал и его производные. Из боковых пластинок развиваются также сердце, скелет и мускулатура конечностей.

ОБОСОБЛЕНИЕ ПОЛОВОГО ЗАЧАТКА В ПРОЦЕССЕ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

В главе VII, при изучении процесса созревания половых клеток, уже указывалось, что половые клетки образуются в половой железе из особых клеточных элементов, так называемых первичных половых клеток. Эти первичные половые клетки являются, в отличие от соматических клеток, недифференцированными, сохраняющими способность развития (по созреванию) в целый организм. Возникает вопрос: когда в процессе эмбрионального развития обособляются те клетки, которые дадут в дальнейшем первичные половые клетки половой железы? Мы видели, что в процессе органогенеза те или иные органы развиваются из одного из трех зародышевых листков — из эктодермы, энтодермы или мезодермы. Когда в процессе развития организма мы замечаем образование половых клеток, то оказывается, что у одних животных (низшие беспозвоночные) мы их обнаруживаем среди клеток эктодермы или энтодермы. У других же (например у позвоночных) половая железа как будто мезодермального происхождения. Однако надо иметь в виду, что половая железа состоит не только из первично-половых клеток, а и из других тканей, которые действительно мезодермального происхождения. Что же касается половых клеток, то их происхождение иное и не может быть связано ни с одним из зародышевых листков. Дело в том, что первичные половые клетки происходят из клеток, обособляющихся в процессе развития, повидимому, очень рано, задолго до формирования половой железы, в состав которой они затем входят; больше того, обособление клеток, из которых потом развиваются первичные половые клетки, вероятно, происходит ранее образования зародышевых листков, на самых ранних стадиях развития. Очевидно, обособление этих клеток является первым этапом клеточной дифференциации в процессе развития. В этом направлении мы располагаем весьма интересными данными, из которых приведем два наиболее ярких примера.

Зачатковый путь у Sagitta У морского червя *Sagitta* (рис. 158) в яйце, еще до дробления, обнаруживается небольшое окрашивающееся тельце. Это тельце получило название *тельца зародышевого пути*. Наблюдения Бухнера и Елпатьевского показали, что при дроблении яйца это тельце попадает лишь в одну из клеток двухклеточной стадии. При следующих делениях, до 64-клеточной стадии, это тельце оказывается только в одной из 4, 8, 16, 32 или 64 клеток. Другими словами, при каждом делении

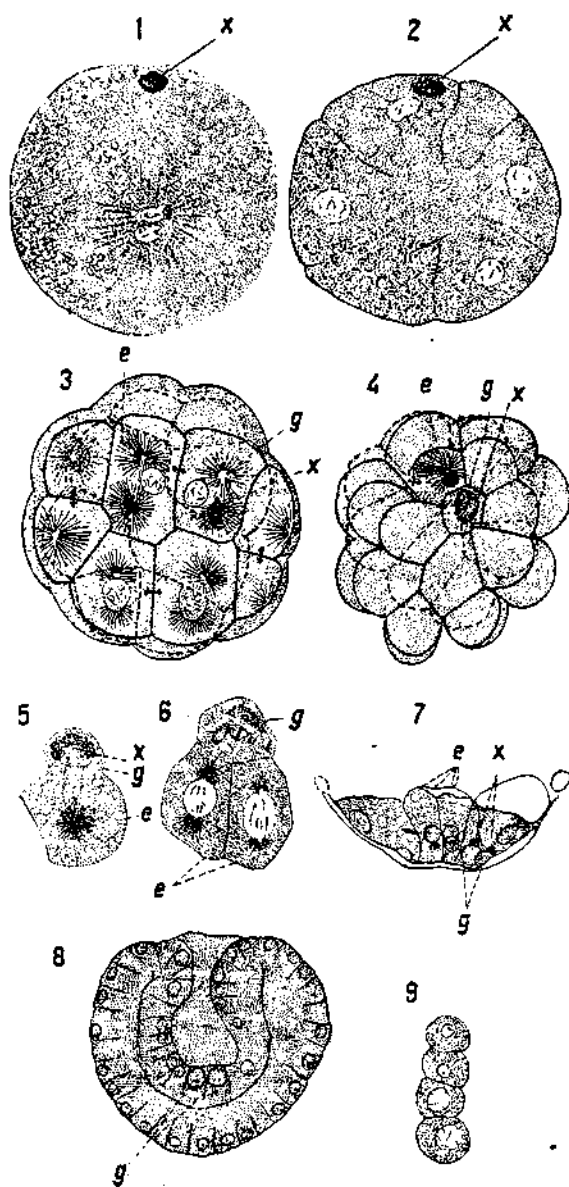


Рис. 158. Обособление зачатковых клеток у червя *Sagitta*

1 — оплодотворенное яйцо; *x* — *x*-тельце, переходящее при каждом делении лишь в клетки зачаткового пути (*g*) (клетки *e* не содержат *x*-тельца); 2 — стадия моргулы; 3 — 4 — шестнадцатидесяти- и тридцатидесятиклеточные стадии (*e*-тельце в одной из клеток); 5 — деление клетки на тридцатидесятиклеточной стадии (*x*-тельце переходит в одну из клеток); 6 — то же на 64-клеточной стадии; 7 — то же в начале гаструляции; 8 — гаструла (*g* — две клетки зачаткового пути); 9 — четыре первичнополовых клетки

клетки, содержащей это тельце, оно попадает только в одну из клеток, тогда как другая его лишена (рис. 158).

Однако при делении клетки, содержащей тельце, на 64-клеточной стадии тельце делится, и теперь уже две клетки оказываются содержащими подобные тельца. При образовании гаструлы эти две клетки оказываются помещающимися среди клеток энтодермы, на дне гастральной полости.

Деление этих клеток в дальнейшем оказывается замедленным по сравнению с другими клетками зародыша. С образованием мезодермы они делятся, получается четыре клетки (рис. 158). Эти клетки являются первичными половыми клетками, которые, попадая в дальнейшем в мезодермальную полость (в целом), дают начало половым клеткам четырех половых желез у *Sagitta* (*Sagitta* — гермафродит и обладает двумя личинками и двумя семенниками).

Таким образом, этот пример показывает, что у *Sagitta* еще при первом делении на два blastomeres один blastomer определяется как клетка, дающая в дальнейшем только соматические клетки, тогда как другая клетка (имеющая тельце) есть клетка зародышевого пути и при

делении дает в свою очередь соматическую клетку и клетку зародышевого пути. Так продолжается до 64-клеточной стадии, на которой только одна из 64 клеток есть клетка зародышевого пути. Она содержит тельце, которое также называют тельцем зародышевого пути или Х-тельцем. Но, начиная с 64-клеточной стадии, клетка, содержащая Х-тельце, замедляется делением, она не дает уже более соматических элементов, а образовавшиеся из нее четыре клетки и есть первичные половые (рис. 158).

Следует заметить, что так называемое тельце зародышевого пути в данном случае является для нас как бы своего рода отметкой, по которой мы можем проследить зародышевый путь у данной формы. Но каково его значение, что оно собою представляет, почему оно наблюдается только в клетках зародышевого пути и отсутствует в других клетках, об этом пока мы ничего не знаем. Вернее всего предположить, что это тельце сохраняется в клетках зародышевого пути в связи с тем, что эти клетки качественно отличаются от других клеток, что в них не происходит каких-то структурных изменений в протоплазме, которые имеют место в дифференцирующихся соматических клетках.

У других животных, однако, наблюдается

инного рода отличия между соматическими клет-

ками и клетками зародышевого пути, позволяющие проследить его с весьма ранних стадий развития. Интересное явление описано было Бовери у лошадиной аскариды (*Ascaris megaloccephala*) с дроблением яйца, с которым мы уже отчасти знакомы (стр. 212). При первом делении (рис. 148 и 159), которое у аскариды происходит в экваториальной плоскости, получаются две клетки, занимающие соответственно анимальный и вегетативный полюсы. При следующем (втором) делении нижняя клетка (P_1) делится нормально, тогда как при делении верхней клетки (S_1) наблюдаются изменения в хромосомах, заключающиеся в том, что хромосомы распадаются на кусочки, причем часть их остается в протоплазме. Это явление известно под названием

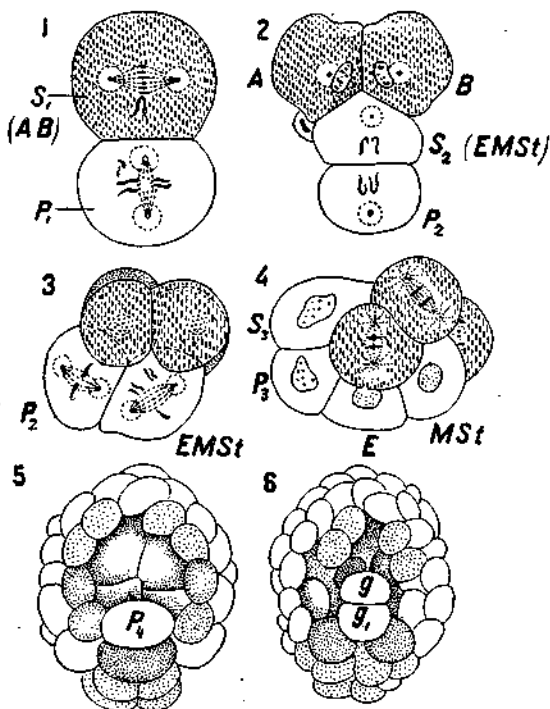


Рис. 159. Зачатковый путь у *Ascaris megaloccephala* (объяснение в тексте)

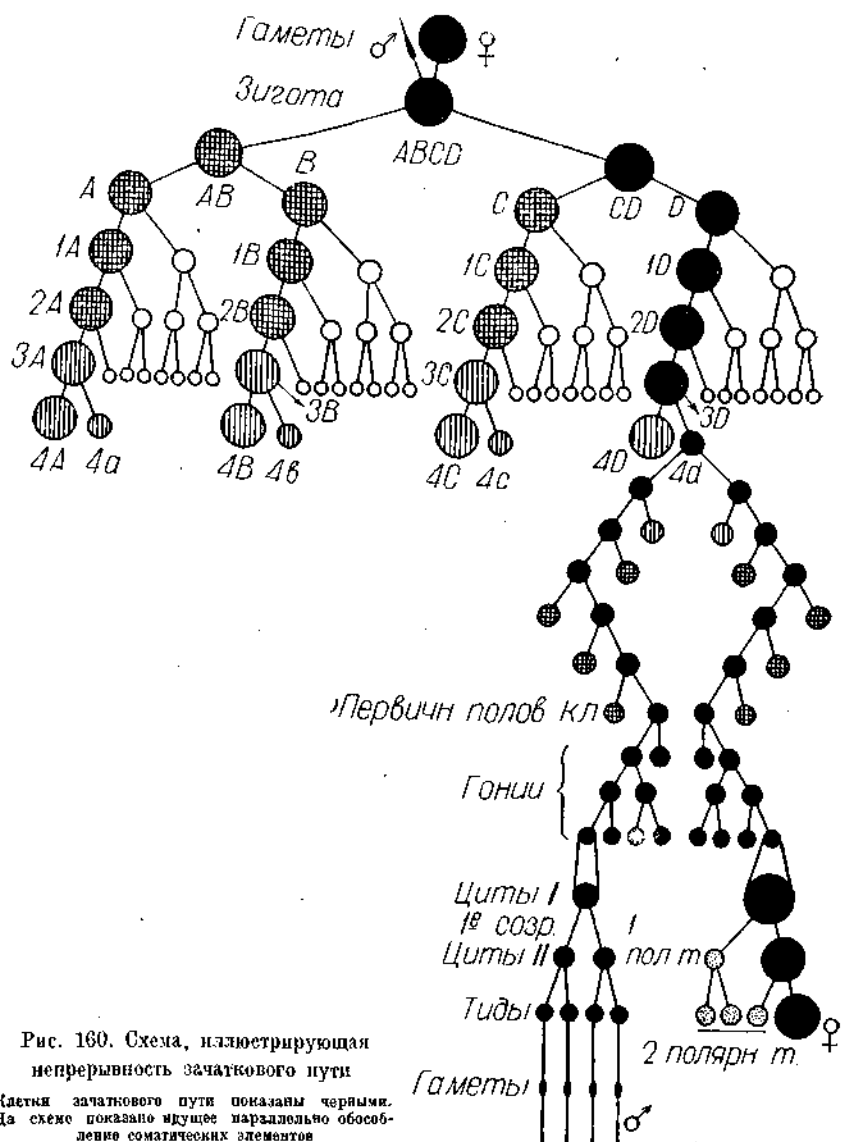


Рис. 160. Схема, иллюстрирующая непрерывность зачаткового пути

Клетки зачаткового пути показаны черными. На схеме показано идущее параллельно обособление соматических элементов

димиции хроматина. Из нижней клетки P_1 получаются две клетки (на рисунках обозначены EMS_1 и P_2). При следующем делении в клетке EMS_1 также наблюдается димиция хроматина, а в клетке P_2 деление происходит без димиции (рис. 159). В дальнейшем димиция не наблюдается в клетке P_3 , происшедшей от P_2 , тогда как в другой клетке, образовавшейся от деления P_2 , димиция наблюдается, и т. д., вследствие чего на шестнадцатиклесточной стадии только одна клетка сохраняет весь хроматин. Эта клетка (P_3) есть клетка зародышевого пути, из которой дальше образуются первичные половые клетки.

И в этом случае, так же как и у *Sagitta*, процесс диминуции хроматина является только показателем того, какие клетки отделяются как соматические и какие из них остаются клетками зародышевого пути. Надо признать правильным мнение Бовери, что процесс диминуции хроматина является лишь следствием той дифференциации, которая происходит в плазме клеток, и что, таким образом, неправильно усматривать в этом процессе так называемое неравнопоследственное деление ядра, которое допускал Вейсман и которое не существует и опровергается экспериментальными данными, о которых речь будет ниже.

Таким образом, существует достаточно оснований полагать, что обособление клеток зародышевого пути, клеток, из которых развиваются первичные половые клетки, происходит на очень ранних стадиях развития, а у многих форм — при первом же делении оплодотворенного яйца. Это понятно, так как первичные половые клетки не могут быть дифференцированными соматическими элементами, — они должны обладать способностью, став зрелыми половыми клетками, развиваться в целый организм. На ранних стадиях развития, как мы видели на примере *Sagitta* и *Ascaris*, клетки зачаткового пути при делении отделяют соматические элементы. Но уже скоро (например на 32- или 64-клеточной стадии) они замедляют темп деления, образуют обособленную группу (две-четыре клетки) и являются уже первичными половыми клетками, а на более поздних стадиях мигрируют к месту закладки половой железы, входя в ее состав и давая половые клетки (гл. VII). Прилагаемая схема (рис. 160) дает понятие о том, как надо представлять себе зародышевый путь в процессе эмбрионального развития.

ГЛАВА X

ДЕТЕРМИНАЦИЯ В ПРОЦЕССЕ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

СОДЕРЖАНИЕ. Преформация и эпигенез в учении о развитии. Роль протоплазмы и ядра в процессе детерминации. Детерминация в период дробления яйца на ранних стадиях развития. Мозаичные яйца. Регуляционные яйца. Критический разбор механистических и виталистических извращений в понимании детерминации. Опыты, опровергающие неравнонаследственное деление ядра. Организационные центры. Опыты Шпемана с пересадкой частей эмбриона. Общие выводы. Роль внешних для яйца факторов в индивидуальном развитии. Внешнее и внутреннее в процессе эмбрионального развития.

Процесс развития, как это уже было отмечено в предшествующей главе, заключается прежде всего не только в делении клеток, но и в происходящем наряду с этим дифференцировании клеток эмбриона. Нам уже известно, что в результате дробления яйца и образования зародышевых листков одни клетки становятся отличными от других, превращаясь в дальнейшем в зачатки тех или иных органов и тканей развивающегося организма. Основным вопросом поэтому является вопрос о детерминации в процессе развития, понимая под детерминацией определение в процессе развития судьбы тех или иных частей эмбриона. Собственно говоря, этот вопрос естественно распадается на два вопроса, теснейшим образом связанных между собой. Первое, что важно установить, это время, когда в яйце или у зародыша возникает та или иная дифференциация, и второй вопрос — какие факторы определяют ее. Надо признаться, что эти вопросы относятся к числу наиболее трудных в биологии и что, несмотря на обильный материал и большое количество экспериментальных данных, многое еще остается пока невыясненным, а существующие гипотезы нуждаются еще в проверке дальнейшими исследованиями в этой области. Это положение способствует тому, что в связи с обсуждением проблемы детерминации наблюдается особенно много извращений как механистического, так и виталистического характера, на которых мы дальше остановимся подробнее.

*Преформация
и эпигенез в учении
о развитии*

Вопрос о детерминации в развитии возник довольно давно, и еще на заре современной биологии пытались найти ответ на этот вопрос. Но эти попытки привели к совершенно ложным и неверным представлениям. В конце XVII в., в связи с открытием сперматозоидов (Левенгук и Гамм), у некоторых ученых возникает мысль о том, что в сперматозоиде человека, например, в миниатюре заключается уже

маленький человек-гомункулус, который растет и развивается после оплодотворения. Некоторые ученые (Дален — Патиус) утверждали, что они видели части маленького человечка в сперматозоиде. Другие полагали, что гомункулус заключен в яйце (анималькулисты и овулисты). Так возникло течение в учении о развитии, которое носит название *преформизма*. С преформистской точки зрения собственно все развитие сводится к питанию и росту, а не есть процесс, в результате которого из недифференцированной вначале половой клетки развивается путем постепенной дифференциации организм животного. Развитие сведено к преформации, или эволюции, заранее существующих зачатков.

Это учение, явно метафизического характера, держалось и в XVIII в. (Бонне). Возникал все же вопрос: если в сперматозоиде предположен будущий человек в виде гомункулуса, то, когда этот гомункулус вырастет в человека, откуда же возьмутся гомункулусы следующих поколений? Отсюда — учение о вложении зародышей, которое полагало, что в гомункулусе сидит другой, меньший, в нем еще более маленький и т. д., и о том, что в половой клетке предположены зародыши всех будущих поколений. Конечно, такого рода наивные представления не могли долго удовлетворять биологов даже в XVIII в., и реакцией на учение преформистов явились работы Каспара Фридриха Вольфа, который утверждал, на основании изучения развития куриного яйца, что зародыш развивается из недифференцированной массы и что процесс развития не есть преформация — развертывание предсуществующих зачатков, но что в процессе развития заново образуются различные части и органы зародыша. Так возникло другое направление в учении об индивидуальном развитии — *эпигенез*.

Если учение о преформации оказывалось несостоятельным, по мере того как обнаруживалось, что ни в яйце, ни в сперматозоиде не удается обнаружить зачатков органов, то и теория эпигенеза по существу не решала вопроса о том, как же объяснить, что из яйца определенного вида развивается молодой организм со всеми соответствующими особенностями именно этого вида, и чем определяется закономерная закладка тех или иных органов.

Однако во второй половине XIX в. эти два противоположных направления в решении проблемы развития находят сторонников, хотя и теория преформации и теория эпигенеза принимают иные формы.

Развившаяся техника микроскопических исследований исключала возможность допущения наличия в половой клетке чего-либо подобного гомункулусу XVII в., по вместе этого биологи полагали, что в яйце заложены какие-то зачатки, из которых потом развиваются те или иные части зародыша. Вейсман связывал это с ядром и хромосомами, полагая, что в хромосомах имеется полный набор *детерминант* — мельчайших зачатков, которые при дроблении яйца распределяются по клеткам, определяя тем самым их судьбу.

Однако царяду с распространением идеи преформации в новой форме некоторые биологи настаивали на том, что никаких зачатков, заложенных в яйце, не существует и что развитие есть эпигенез, т. е. связано с возникновением заново зачатков в процессе развития (Дриш). Если неопреформизм, отделившись от наивных представлений о гомункулусе, все же сохраняет по существу механи-

стический характер, сводя развитие к развертыванию существующих зачатков, то неогенез неизбежно должен стать перед вопросом о том, чем же направляется процесс развития бесструктурного яйца, и неудивительно, что эпигенетик Дриш является вождем витализма в биологии. Энтелехия — вот тот фактор, при помощи которого Дриш пытается объяснить процесс дифференцирования в развитии. Под энтелехией Дриш понимает нематериальный целедействующий фактор (энтелехия значит — имеющий цель в себе).

Как же следует правильно понимать процесс детерминации в эмбриональном развитии? Для того чтобы ответить на этот вопрос, необходимо последовательно рассмотреть хотя бы важнейшие из тех

данных, которыми располагает современная биология.

Роль протоплазмы и ядра в процессе детерминации. Первый вопрос, на который необходимо

при этом ответить, это вопрос о том, имеет ли место в яйце до дробления та или иная дифференциация плазмы яйца и какую роль в этой дифференциации играет ядро. Оказывается,

что у многих животных, даже еще в неоплодотворенном яйце, можно обнаружить некоторые различия. Сюда относится прежде

всего наличие полярности многих яиц, нам уже хорошо известное. Часто эта полярность выражена

более резко и заключается не только в большем или меньшем смещении ядра к

анимальному полюсу, но и характеризуется рядом других признаков. Так, у

лягушки анимальная половина яйца является пигментированной, в отличие от вегетативной. У других форм микропиле (если он в единственном числе) занимает определенное положение на анимальном полюсе

(рис. 161). Поскольку у этих форм первая плоскость дробления проходит через полюсы, то тем самым эта полярность определяет и положение осей зародыша и происхождение определенных зародышевых

лиستков от той или иной части яйца. Но еще любопытнее, что у целого ряда животных можно отличить различные участки протоплазмы, указывающие несомненно на наличие некоторой дифференциации.

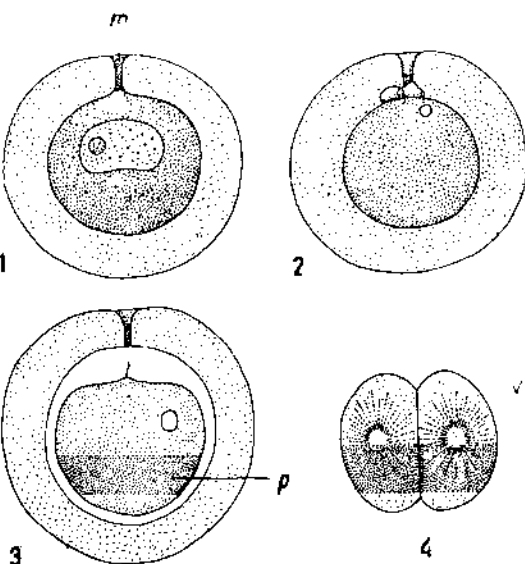


Рис. 161. *Strongylocentrotus lividus*

1 — оплодотворенное яйцо, *m* — микропиле (пигмент равномерно распределен по поверхности яйца); 2 — яйцо после сокращения; 3 — несколько позже — образовался пигментированный полюс (*p*); 4 — стадия двух бластомеров с пояском (по Бовери)

лягушки анимальная половина яйца является пигментированной, в отличие от вегетативной. У других форм микропиле (если он в единственном числе) занимает определенное положение на анимальном полюсе (рис. 161). Поскольку у этих форм первая плоскость дробления проходит через полюсы, то тем самым эта полярность определяет и положение осей зародыша и происхождение определенных зародышевых листков от той или иной части яйца. Но еще любопытнее, что у целого ряда животных можно отличить различные участки протоплазмы, указывающие несомненно на наличие некоторой дифференциации.

Интересный пример в этом отношении представляют яйца некоторых морских ежей. Так, у *Strongylocentrotus lividus* на неоплодотворенном яйце наблюдается красноватый пигментированный поясок,

смещенный несколько к вегетативному полюсу (рис. 161). Первые два деления происходят меридионально, и поэтому все четыре бластомера получают такой же пояс, но после третьего деления (на восемь бластомер) пигментированными оказываются только четыре нижние. Как нам уже известно, четыре верхних непигментированных бластомера дают в дальнейшем восемь мезомеров, из которых впоследствии развивается эктодерма. Четыре нижних бластомера отщипывают четыре непигментированных микромера, впоследствии дающих мезенхимные клетки, а пигментированные макромеры идут на образование эктодермы.

Еще более интересный пример в этом отношении представляет собой яйцо одной аспидии (*Styela*), в котором, кроме участков, дающих впоследствии эктодерму, энтодерму и мезодерму, различают (Конклия) еще участки, из которых развиваются впоследствии первная трубка и хорда.

Следует заметить, что наряду с этим в яйцах многих животных мы не можем обнаружить никакой дифференциации, что, однако, вовсе не значит, что ее в самой структуре протоплазмы действительно нет.

Дело в том, что, например, красный пигмент яиц морского ежа *Strongylocentrotus* является только внешним показателем внутренней дифференциации протоплазмы, что следует из того, что при центрифугировании яиц морских ежей Гарбовский, Морган и другие добавляли изменения положения пигментированной зоны, что, однако, не отражалось на внутренней дифференциации плазмы и образовании макромеров (пигментированы они или нет), энтодермы и т. д.

Так или иначе, а во многих случаях, несомненно, имеет место дифференциация плазмы даже в неоплодотворенном еще яйце.

Можно ли сказать на основании этого, что здесь имеет место в некотором роде преформация и что дифференциация существовала и ранее в незрелых половых клетках. Никаких данных для такого утверждения мы не имеем, и в этом отношении вполне правильна точка зрения Гартмана, который указывает, что первые этапы развития протекают еще до оплодотворения, иногда даже в незрелом яйце.

Каким же образом возникает дифференциация в яйцевой клетке, и какую роль в этом процессе играют протоплазма и ядро? Прежде всего, несомненно, что протоплазма яйца определенного вида животного обладает определенной видовой специфичностью в физико-химическом отношении, но наряду с этим мы не можем отрешиться от того несомненного также факта, что развитие всех наследственных особенностей организма находится в теснейшей зависимости от комплекса наследственных факторов — генов, локализованных в хромосомах ядра. Каждый вид характеризуется определенной структурой генного комплекса, наследуемого из поколения в поколение. В настоящее время проблема детерминации не может быть решена без учета этих выводов генетики. Вероятнее всего предположить, что начальная дифференцировка плазмы в яйце представляет собой результат сложных процессов взаимодействия между генным комплексом ядра и плазмой клетки, причем у различных видов этот процесс начинается очень рано, еще в незрелой половой клетке. Отсутствие мужского ядра в этом случае не должно смущать, так как нам известно, что гаплоидный набор хромосом материнской (или отцовской) клетки содержит весь

комплекс генов, который после оплодотворения оказывается двойным. Без этого нам не понять явления партеногенеза, когда не только начальная дифференцировка, но и весь процесс развития проходит под влиянием лишь материнских генов.

Говоря о том, что начальная дифференцировка есть результат взаимодействия плазмы и ядра, мы должны отметить, что ничего решительно нам неизвестно о характере тех процессов, которые, как в этом, так и в других случаях, на более поздних стадиях развития имеют место. Но клетку с протоплазмой и ядром мы представляем себе как единое целое, и поэтому наличие взаимодействия между плазмой и генами должны считать несомненным.

*Детерминация
в период дробления
яйца на ранних
стадиях развития*

Как же обстоит дело с процессом детерминации в то время, когда яйцо начало дробиться? Если анимальный полюс яйца определяет спинную сторону будущего эмбриона, если первая плоскость дробления проходит через анимальный полюс, то естественно предположить, что из первых двух бластомеров один должен быть детерминирован как правая половина зародыша, а другой — как левая. Так ли это на самом деле? Ответ на этот вопрос могли бы прежде всего дать опыты разделения бластомеров или уничтожения одного из двух бластомеров.

Такие опыты поставлены были в большом количестве различными учеными и прежде всего известным биологом Ру, положившим своими работами начало обширной области исследования — механике развития. В результате большого количества работ мы располагаем обширным материалом, который кажется на первый взгляд противоречивым.

На основании этих опытов можно заключить, что у различных форм процесс детерминации бластомеров происходит в различное время и что в общем можно все исследованные формы разделить на два типа: 1) формы, имеющие *мозаичные яйца*, у которых уже первые два бластомера являются детерминированными, дающими в дальнейшем определенную часть зародыша, чаще правую или левую половину, и 2) формы, имеющие *регуляционные яйца*, у которых бластомеры не являются еще окончательно детерминированными и при разделении которых развивается целый зародыш.

Мозаичные яйца

При помощи раскаленной иглы Ру разрушал один из двух бластомеров развивающегося яйца лягушки; в результате получались из оставшегося бластомера половинные зародыши (правая или левая половина зародыша, в зависимости от того, какой из бластомеров разрушался иглой, — рис. 162). Иногда, впрочем, получалась лишь передняя часть зародыша без задней, что объясняется тем, что в некоторых случаях, повидимому, у лягушки первое деление проходит не меридионально, а экваториально.

Из этого опыта как будто следует, что первые два бластомера уже детерминированы, один как зачаток правой половины тела, другой — левой или передней и задней, в зависимости от того, как пройдет первое деление по отношению к оси яйца. В дальнейшем мы увидим, что эта мозаичность у лягушки (и у земноводных вообще) не является абсолютной и что при других условиях опыта получается иной результат.

Ярко выраженный мозаичный тип с ранней детерминацией мы имеем у гребневиков, у моллюсков, асцидий и других животных. Так, у гребневика (*Veroë ovata*) в опытах Фишеля разделение яйца на две части приводит к тому, что развиваются личинки, имеющие каждая четыре гребня с ресничками вместо восьми (рис. 163).

Известное нам уже развитие яйца аскариды носит также мозаичный характер (рис. 148 и 159), и бластомеры AB и P_1 являются неравноценными. Бластомер AB дает в дальнейшем эктодерму, тогда как

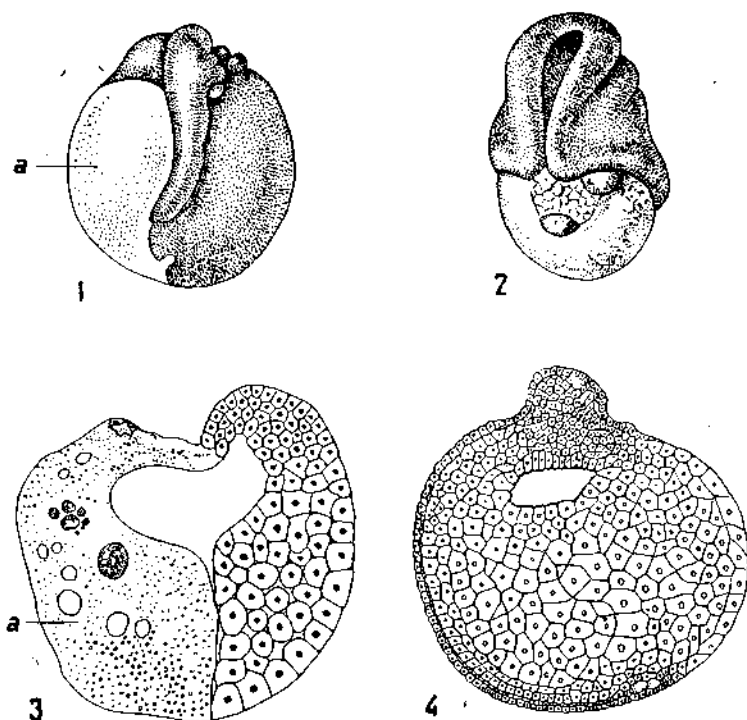


Рис. 162. Половинные зародыши, полученные Ру при разрушении одного бластомера

1 — развилась правая половина зародыша, a — разрушенный бластомер; 3 — такой же зародыш на более ранней стадии (полубластула); 4 — он же в разрезе, на стадии, изображенной на 1-м рисунке; 2 — другой зародыш — развилась только передняя половина

бластомер P_1 дает клетки зачаткового пути и эпидерму. Стивенс уничтожала тот или иной бластомер при помощи ультрафиолетовых лучей. Оказалось, что при уничтожении нижнего бластомера P_1 из оставшегося бластомера AB образовались лишь клетки, похожие на энтодерму. Если же уничтожался бластомер AB , то в этом случае бластомер P_1 развивался нормально, и образовался целый зародыш.

Все эти опыты указывают на раннюю дифференцировку развивающегося яйца у многих животных, и зародыш на стадии двух, четырех и т. д. бластомеров представляет собой как бы мозаику клеток, детерминированных в различном направлении.

Регуляционные яйца У других животных аналогичные опыты дают совершенно иной результат.

Особенно в этом отношении интересны опыты Дриша с яйцами морских ежей, Вильсона — с яйцами лаплетника, Моргана — с яйцами рыбки *Fundulus* и Зойя — с яйцами медуз.

Разделяя бластомеры развивающегося яйца морских ежей при помощи встряхивания, повышения температуры, изменения состава

морской воды и т. п., Дриш обнаружил, что из каждого, из двух бластомеров, в случае их разделения, получается целая личинка (рис. 164), но и в случае отделения одного из 4 бластомеров также удавалось получить целую личинку. Таким образом, здесь имеет место регуляция. Если бластомеры остаются соединенными вместе, каждый из них дает целый зародыш, при разделении их, однако, каждый бластомер развивается также в целый организм, только несколько меньших размеров. Дришу удалось даже получить нормальную гастралу из $\frac{1}{16}$ яйца (из одного макромера). Таким образом, у морских ежей и других животных, обнаруживающих подобную регуляцию, дифференцировка наступает значительно позже, и на ранних стадиях развития бластомеры являются равно-

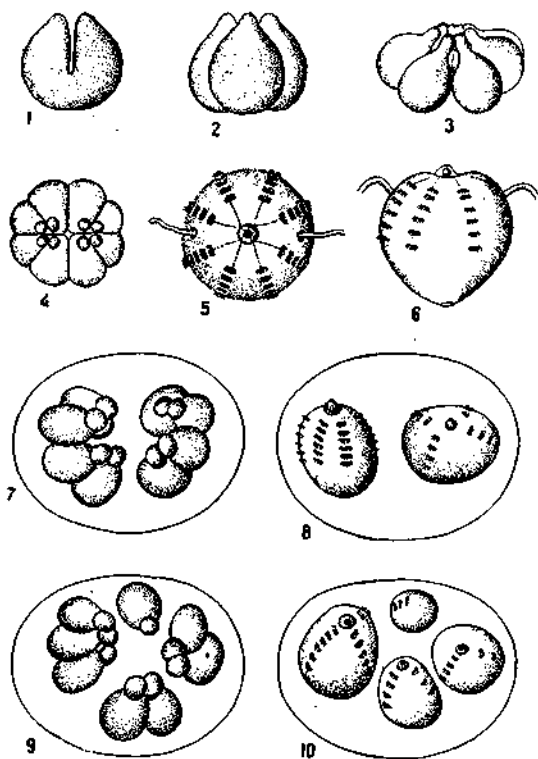


Рис. 163. *Beroë ovata*

1 — 6 — нормальный цикл развития: развивается восемь гребней; 7 — на стадии восьми бластомеров; зародыш разделен на две части; в результате: два зародыша с 4 гребнями каждый (8); 9 — на той же стадии: зародыш разделен на 4 части; 10 — получаются 4 зародыша с 1, 3 и 2 гребнями (по Феттеру)

ценными. Однако замечательно, что без разделения они все же дают только соответственную часть зародыша.

Различие между регуляционным и мозаичным типами яиц, однако, оказывается не так значительно, как это кажется.

Так, например, Гертвиг показал, что в том случае, если у лягушки бластомеры не уничтожались иглой, как это делал Ру, а изолировались перешнуровыванием яйца ниткой, то из отдельного бластомера развивается целый зародыш, т. е. яйца оказываются способными к регуляции. Это различие между опытами Ру и Гертвига объясняется тем, что, разрушая бластомер иглой, Ру неизбежно оставлял часть этого раз-

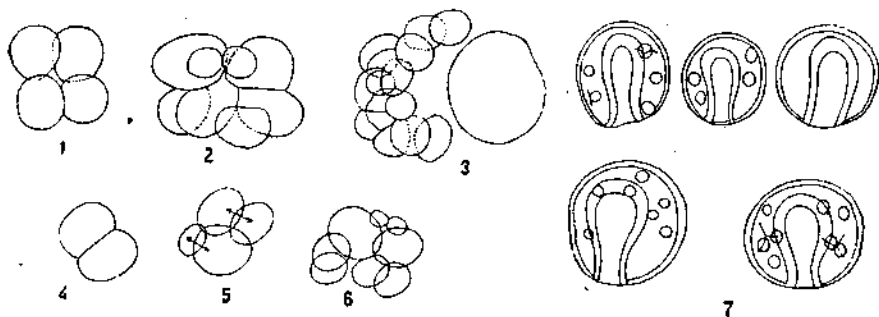


Рис. 164. Оокты Дриша с изолированными blastomерами морского ежа — *Echinus microtuberculatus*

— 3 — дробление $\frac{1}{2}$ яйца; 4 — 6 дробление $\frac{1}{4}$ яйца; 7 — гастролы, полученные из изолированных blastомеров (по Дришу)

рушенного blastомера, и это оказывало влияние на соседний, видимо, подобное тем влияниям, которые оказывают blastомеры друг на друга. Интересны в этом отношении блестящие опыты Шлемана с яйцами тритона. Перешнуровывая яйца на стадии двух blastомеров, Шлеман получил различные результаты (рис. 165) в зависимости от

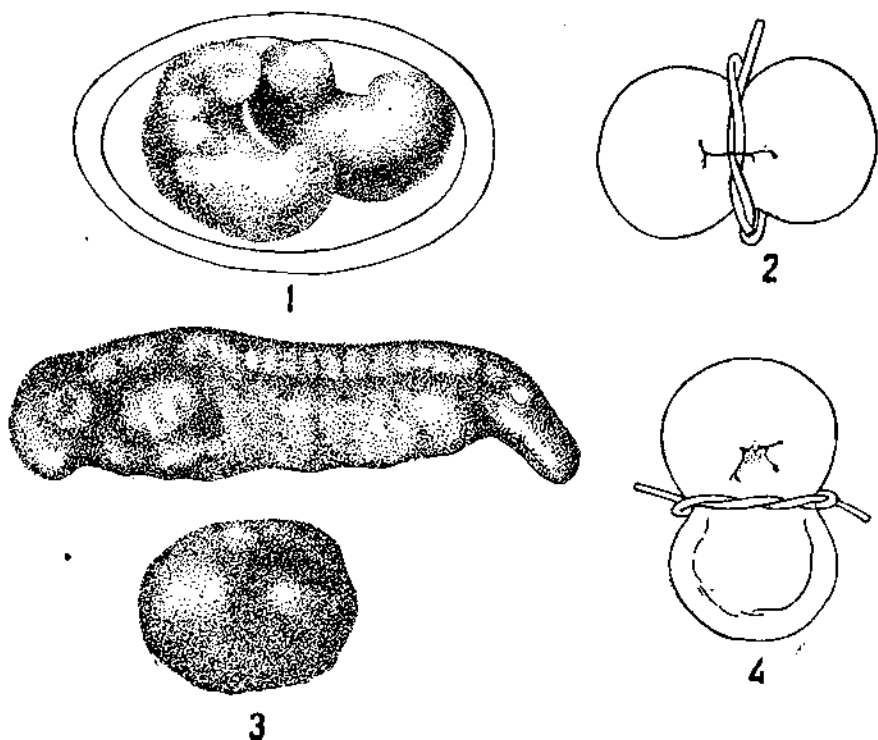


Рис. 165. Опыты Шлемана с перешнуровыванием дробящегося яйца тритона

1 — образовались два нормальных зародышка, если яйцо дробилось меридионально (2); 3 — один зародыш нормальный, другой (выказу) — без осевых органов, если яйцо делилось экваториально (4) (по Шлеману)

того, как намечалась первая борозда дробления. Если она проходит меридионально, то после перешнуровывания из каждого бластомера развивается целый зародыш, если же первая борозда проходит экваториально, то из анимального бластомера развивается нормальный зародыш, а из вегетативного — только брюшная часть зародыша.

В связи с этим представляют большой интерес опыты Мангольда. Мангольд брал двух зародышей тритона на стадии двух бластомеров, освобождал их от оболочек и накладывал крестообразно друг на друга (рис. 166). Зародыши срастались, и получались различные результаты: в одних случаях из сросшихся зародышей развивался один нормальный

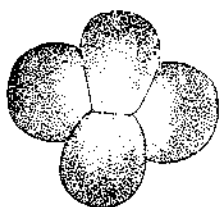
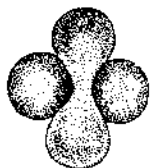


Рис. 166. Сращивание зародышей тритона на стадии двух бластомеров (по Мангольду)

зародыш больших размеров, тогда как в других случаях получались зародыши с двойной или даже тройной закладкой первой борозды и осевых органов. Объяснение этому опыту может быть дано такое: если яйца тритона дифференцированы в направлении оси, проходящей через анимальный и вегетативный полюсы, то при дроблении яйца экваториально верхние бластомеры отличаются уже от нижних. При накладывании и сращивании таких зародышей, эти два бластомера, расположенные рядом, дают один зачаток осевых органов. Если же яйца дробились меридионально, то бластомеры равноценны, и в таком случае каждый из четырех сросшихся бластомеров двух зародышей может дать начало осевым органам, что и ведет к закладке их далее в двойном и даже большем количестве. Эти факты, а также целый ряд других данных показывают, что яйца земноводных обладают в известной степени регуляцией, но эта регуляция ограничена в определенном направлении в связи с дифференцировкой плазмы яйца по отношению к его полюсам.

Критический разбор механистических и виталистических извращений в понимании детерминации

В связи со всеми приведенными данными возникает вопрос, какие выводы можно сделать на основании экспериментального материала относительно детерминации и дифференцирования в процессе развития.

Типичные регуляционные яйца, например у аскариды, у гребневиков, как будто указывают, что первые два бластомера являются уже детерминированными в определенном направлении, тогда как так называемые регуляционные яйца свидетельствуют о равнопотенциальности обоих бластомеров и способности их к регуляции.

Все это приводит многих биологов к неправильному пониманию процесса развития.

Для того чтобы объяснить то обстоятельство, что из отделенного бластомера морского ежа развивается целая личинка, а в том случае, если бластомеры остаются соединенными, каждая из них дает лишь часть зародыша, Дриш вводит понятия так называемой *перспективной потенции* и *перспективного значения*.

Перспективной потенцией Дриш называет возможную судьбу данной клетки, — то, во что она вообще способна развиться, тогда как про-

спективное значение — это ее действительная судьба, то, какую она стала в процессе развития. Один из двух бластомеров может развиваться, будучи отделенным, в целый организм, — это его проспективная потенция, но он развивается лишь в правую половину зародыша; если он не отделен от второго бластомера, — это его проспективное значение. На первый взгляд кажется, что это, как будто, правильно и соответствует действительно наблюдаемому в процессе развития. Но взятое без соответствующего пояснения, некритически (Филиппченко, Гартман), это положение Дриша оставляет широкую возможность для того, чтобы скатиться к виталистическому пониманию развития и вообще жизни. Дриш вовсе не думает, что проспективное значение есть результат реализации одной из многих возможностей в связи с конкретными условиями развития. С его точки зрения жизненные явления автономны; он отрывает их от внешних факторов, которые, с его точки зрения, являются лишь «индифферентными причинами», не могущими влиять на характер процесса развития. Что же получается? Бластомер обладает определенной проспективной потенцией, но почему же при сохранении целостности зародыша он развивается, например, в правую сторону тела, а при отделении наблюдается регуляция? По Дришу это определяется действием энтелехии. Дриш приходит к открытому виталистическому толкованию развития. Его учение о проспективной потенции и проспективном значении является поэтому для нас неприемлемым.

Таким образом, с одной стороны, мы имеем преформистское понимание развития, признающее так или иначе наличие зачатков в яйце, с другой — эпигенетик Дриш, полагающий, что развитие связано с новообразованием, является в то же время виталистом в понимании развития. Некоторые биологи, не решаясь стать ни на позицию преформизма, ни на позицию эпигенеза, говорят, что «развитие является одновременно и эволюцией и эпигенезом» (Филиппченко). Такая точка зрения является также неверной и представляет собой яркий пример эклектизма биологов. Как же надо правильно понимать описанные явления, наблюдаемые при развитии в нормальных и опытных условиях? Выше, на странице 229, уже было отмечено, что начальная дифференцировка плазмы яйца, происходящая у различных животных в различное время, может быть понята как результат сложных процессов взаимодействия между имеющей определенную видовую специфичность плазмой яйца, с одной стороны, и генным комплексом ядра — с другой. Эти процессы не снимаются и в дальнейшем, когда яйцо начинает дробиться и развивается зародыш, состоящий из двух, четырех и т. д. клеток. В зависимости от того, в каком направлении по отношению к оси яйца и плоскостям дробления дифференцирована плазма яйца, это дробление ведет к тому, что бластомеры получают неодинаковые качественно участки плазмы яйца, в связи с чем в каждом из бластомеров создаются иные условия при взаимодействии плазмы данной клетки и генного комплекса ядра, что определяет собою то обстоятельство, что из одних бластомеров развивается энтодерма, из других — эктодерма и т. п. Старая точка зрения Вейсмана о том, что при дроблении яйца происходят неравнонаследственные деления ядра, что наследственное вещество по мере дробления распределяется по клеткам дробящегося яйца так, что одни получают одни

наследственные факторы, другие получают иные и т. д., — эта точка зрения в настоящее время может быть опровергнута экспериментальными данными, достаточно убедительно показывающими, что такого неравнонаследственного деления ядра не происходит.

*Опыт, опровергающий
неравнонаслед-
ственное деление
ядра*

Шиеман поставил интересный опыт, заключающийся в следующем: яйцо тритона до дробления перешнуровывалось пополам таким образом, что ядро оказывалось в одной половине яйца, тогда как другая была вовсе лишена ядра. Обе половины яйца оставались соединенными тонким протоплазматическим мостиком (рис. 167). В безъядерной части дробления, конечно, не происходило, а содержащая ядро часть яйца дробилась нормально. На стадии шестнадцати клеток перетяжка ослаблялась, и удавалось добиться того, чтобы одно из шестнадцати ядер перешло по протоплазматическому мостику в недробленную часть яйца. Тогда яйцо перешнуровывалось нацело, и получившаяся ядро часть яйца начинала дробиться и давала нормальный зародыш. Этот опыт прямо указывает, что на шестнадцатиклеточной стадии ядра являются полноценными. Другой опыт, доказывающий отсутствие неравнонаследственного деления ядра, принадлежит Дришу. Он экспериментировал с яйцами

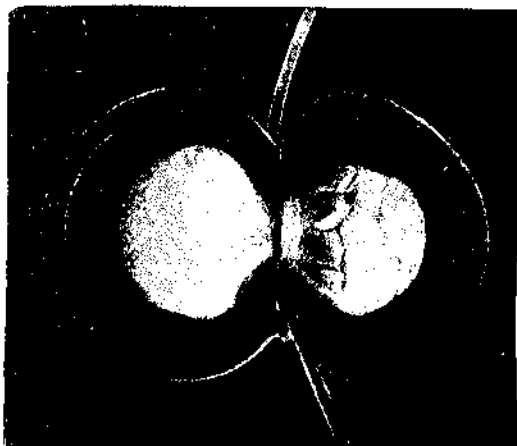


Рис. 167. Перешнуровывание яйца тритона

Правая половина, содержащая ядро, разделилась на бластомеры; левая осталась недробленной (по Шиеману)

морских ежей, подвергая развивающиеся яйца сдавливанию на стадии двух, четырех, восьми бластомеров так, что все бластомеры располагались в одной плоскости, в результате чего ядра попадали не в те клетки, в которых они находились бы нормально (рис. 168). Несмотря на это, после прекращения сдавливания, яйца образовали вполне нормальные зародыши.

Таким образом, неравнонаследственных делений ядра не происходит, и ядра всех клеток являются полноценными. Из этого отнюдь не следует делать вывод об исключительной роли плазмы в процессе дифференцирования, как это полагает Филиппенко, и забывать о постоянном взаимодействии плазмы и ядра клетки.

Сказанное выше объясняет, каким образом дифференцируются бластомеры в том случае, если плазма яйца в той или иной степени уже дифференцирована до дробления, если мы имеем дело с более или менее мозаичным типом дробления яйца. Из этого можно понять, почему из бластомера яйца аскариды или гребневика, перешнурованного на стадии двух бластомеров, развивается лишь соответствующая часть

зародыша, или почему яйцо тритона в опытах Шлемана (рис. 165) дает в одном случае двух нормальных зародышей, а в другом, если яйцо перешпуровано экваториально, одного — нормального и другого — лишнего закладки осевых органов. Так происходит потому, что в первом случае каждый бластомер получает все участки плазмы, слои расположены от полюса к полюсу, а во втором этого не происходит.

К этому следует прибавить, что интересные результаты дали опыты центрифугирования яиц аскариды, поставленные Бовери. Подвергая яйца аскариды продолжительному центрифугированию, можно добиться такого дробления яйца, когда между двумя бластомерами появляется маленький шарик, в который отходит часть плазмы, оба же бластомера одинаковы по величине, а плоскость дробления совпадает с осью яйца, т. е. происходит не экваториально, а меридионально. Наблюдение дальнейшего развития этих яиц показывает, что оба бла-

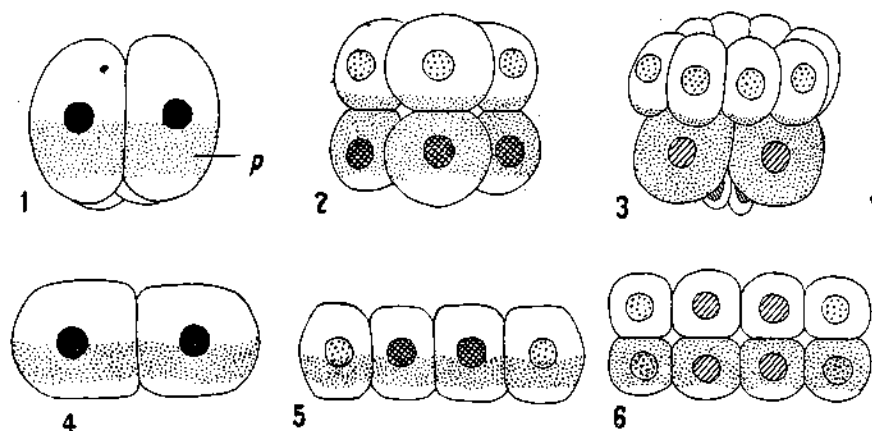


Рис. 168. Славливание развивающегося яйца (*Strongylocentrotus*) (4—6);
1—3—соответствующие нормальные стадии

стомера оказываются равноценными, оба соответствуют бластомеру P_1 нормально развивающегося яйца и не дают клеток, образуемых нормально бластомером AB (рис. 159 и 169).

Этот опыт станет еще более ясен, если мы вспомним, что в яйце аскариды плазма дифференцирована слоями, расположенными перпендикулярно к оси яйца, и что вследствие центрифугирования веретено деления располагается перпендикулярно к этой оси, что ведет к делению в меридиональной плоскости, и каждый бластомер получает все слои плазмы, кроме выделенного в «шарик» участка плазмы анимального полюса.

Что касается яиц регуляционного типа (например яйца морских ежей), то относительно их следует заключить, что дифференцировка плазмы здесь наступает значительно позже, вероятно, не ранее восьмиклеточной стадии, и потому в первых стадиях все бластомеры являются равноценными не только в отношении ядра, но и плазмы клетки, и при разделении дают целых зародышей, лишь несколько меньших размеров. Таким образом, то, что называют обычно «регу-

лцией» при развитии из части зародыша целого, с нашей точки зрения, ³ находит объяснение сравнительно простое, заключающееся в том, что такая часть еще недостаточно дифференцирована и включает все необходимое для нормального развития в целое.

Наиболее трудно объяснить, почему такие бластомеры, дающие при их изоляции целых зародышей, оставаясь соединенными, дают лишь часть, или, выражаясь словами Дриша, почему их проспективное значение оказывается уже их проспективной потенции. Для того чтобы найти правильный ответ на этот вопрос, надо иметь в виду, что развитие клетки и зародыша в целом происходит в определенных конкретных условиях, которые не могут быть безразличны для них. С тех пор как яйца раздробились на два бластомера, возникают новые ус-

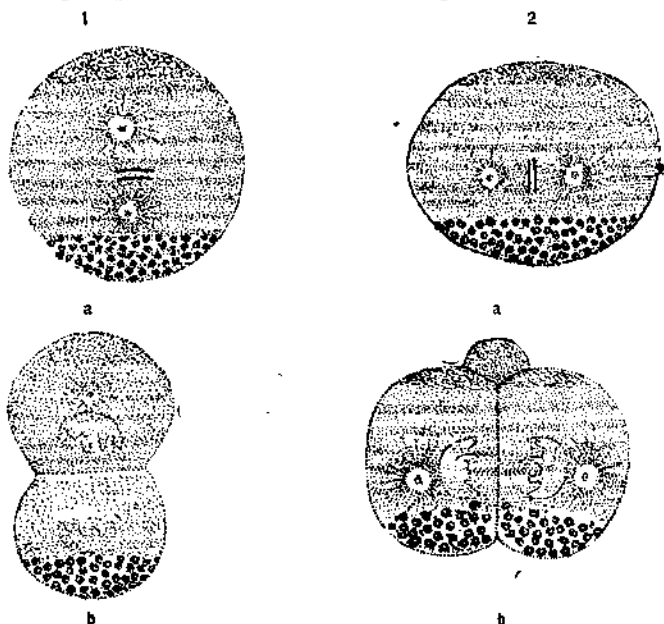


Рис. 169. Развитие яиц аскариды после центрифугирования
1 (а, б) — экваториальное деление, 2 (а, б) — меридиональное деление (по Бонери)

ловия в их развитии. Оба бластомера не являются автономными, независимыми друг от друга клетками. Имеются определенные данные (Гаммер, Эндриус, Кацнельсон), указывающие на наличие даже протоплазматической связи между бластомерами. Бластомеры развивающегося яйца оказывают взаимное влияние друг на друга, влияние регулирующего характера, обуславливающее нормальное развитие зародыша. Какого рода эти влияния бластомеров и вообще частей эмбриона друг на друга, мы об этом почти ничего не знаем. Таким образом, для правильного понимания процесса развития следует помнить, что зародыш не представляет собою механического собрания клеток, но представляет собою нечто целостное, все части которого взаимно оказывают влияние друг на друга.

Замечательно, что не только целые бластомеры оказывают влияние друг на друга, но и остаток разрушенного бластомера в опытах

Ру (с яйцами лягушки) задерживает развитие оставшегося бластомера в целый зародыш.

Таким образом, с того времени, как яйцо разделилось на две клетки и далее, к продолжающемуся процессу взаимодействия плазмы и ядра в каждой клетке присоединяется новый фактор развития: взаимное влияние клеток и частей развивающегося зародыша друг на друга, играющее регулируемую роль и обеспечивающее развитие целого зародыша с нормальным расположением тканей и органов.

Понять этот процесс мы сможем только в том случае, если не будем забывать, что каждый из существующих видов животных и растений, со всеми характерными для данного вида признаками не только взрослого организма, но и с его циклом развития и особенностями развития, есть результат исторического процесса развития данного вида в процессе эволюции органического мира на земле. В этом процессе эволюции должны были выработаться наряду с другими и такие приспособления, которые обеспечивают нормальное развитие эмбриона, приспособления, выражающиеся в закрепленном эволюцией взаимном регулирующем влиянии частей зародыша.

Организационные центры. Опыты Шпемана с пересадкой частей эмбриона До сих пор мы указывали на наличие взаимного влияния клеток развивающегося зародыша друг на друга, но оказывается, что на довольно ранних стадиях развития эмбриона обособляются особые участки, группы клеток, которые оказывают регулирующее влияние на развитие зародыша. Такие участки развивающегося эмбриона были обнаружены известным биологом Шпеманом и названы им *организационными центрами*.

Исследования Шпемана заключаются в целой серии опытов, поставленных им и его учениками с трансплантацией (пересадкой) частей зародыша. Пересаживались различные участки зародышей земноводных на различных стадиях развития. Эти опыты, представляющие собой большие трудности, требующие очень большого искусства экспериментатора, дали замечательные результаты, очень важные для понимания процесса эмбрионального развития. Рассмотрим некоторые из наиболее ярких опытов Шпемана. У зародышей тритона (*Triton taeniatus*) на ранней стадии, вскоре после начала гаструляции, при помощи тонких стеклянных игл вырезался кусочек эктодермы из той области, где впоследствии должна была развиваться медулярная пластинка, и этот кусочек пересаживался другому зародышу в другую область, сбоку от blastopora, или на брюшную сторону, где нормально должен развиваться эпидермис, и, наоборот, вырезанный кусочек будущего эпидермиса пересаживался в область медулярной пластинки первого зародыша (рис. 170). Этот опыт должен был показать, наступила ли на данной стадии развития дифференцировка соответствующего участка зародыша. В результате оказалось, что каждый трансплантированный кусочек развивается на новом месте в соответствии с тем местом, на который он был пересажен, а именно будущий эпидермис (презумптивный эпидермис по Шпеману), пересаженный в область будущей медулярной пластинки, развивается в медулярную пластинку, и, наоборот, презумптивная медулярная пластинка, пересаженная в область, где должен развиваться эпидермис,

развивается также в эпидермис. Этот опыт, таким образом, показывает, что в начале гаструляции эти участки зародыша еще не дифференцированы в большой степени и развиваются в соответствии с тем местом, куда они пересажены.

Однако, если подобная пересадка производилась на более поздней стадии развития, в конце гаструляции, результат получался совершенно иной (рис. 170 и 171), а именно: презумптивная медулярная пластинка, пересаженная в область эпидермиса, развивалась здесь

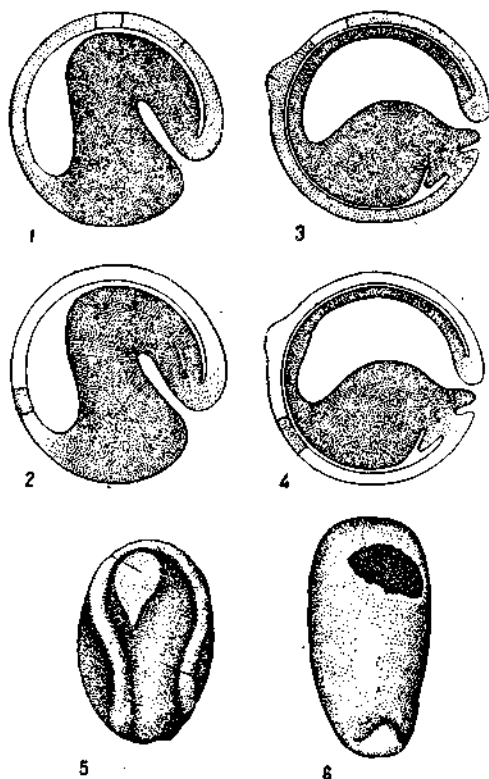


Рис. 170.

1—2—схема пересадки части будущей медулярной пластинки на брюшную сторону зародыша (2) и обратно в начале гаструляции; 5—6—результат опыта: пересаженный участок развивается в соответствии с местом пересадки; 3—4—такая же пересадка на более поздней стадии (в конце гаструляции). Результат этого опыта — на рис. 171 (по Шпеману)

эпидермиса, развивалась здесь в медулярную пластинку, а презумптивный эпидермис в области медулярной пластинки давал эпидермис, а не медулярную пластинку. Таким образом, на этой стадии соответствующие участки являются окончательно дифференцированными, и новое положение не может изменить направление их развития.

Пересаживая различные участки будущей (презумптивной) медулярной пластинки из различных мест зародыша, Шпеман обнаружил, что дифференцировка будущей медулярной пластинки начинается от верхней губы blastopore и, таким образом, постепенно распространяется к противоположной части зародыша.

В связи с этим возникло предположение, что где-то в области blastopore находится особый участок зародыша, который оказывает регулирующее влияние на дифференцировку. Такие организаторы были обнаружены следующим любопытным экспериментом (рис. 172). У зародыша гребенчатого тритона (*Triton cristatus*) вырезался участок, прилегающий сверху к blastopore, и пересаживался зародышу другого вида тритона (*Triton taeniatus*) на брюшную сторону. Такого рода гетеропластическая (от одного вида животного к другому) пересадка представляет интерес потому, что дает возможность потом на препаратах отличить клетки трансплантата от клеток хозяина и проследить их судьбу в развитии.

В результате, по мере развития зародыша, обнаружилась закладка, помимо нормальной медулярной пластинки, нервной трубки

и хорды,—вторая закладка осевых органов на брюшной стороне вокруг пересаженного кусочка верхней губы бластопора *Triton cristatus* (рис. 172). Так как клетки *Triton cristatus* на препаратах хорошо отличимы от клеток хозяина, то можно было установить, что добавочная нервная трубка и прилегающие органы развиваются не из трансплантата, хотя и он принимает в этом участие, но из клеток хозяина. Таким образом, участок верхней губы бластопора оказывает индуктирующее влияние на недифференцированные клетки зародыша и определяет их развитие в ином направлении. В дальнейшем было установлено работами ряда исследователей, что организационным центром на стадии гаструляции является верхняя стенка первичной кишки, замыкающая сверху бластопор, и что организаторы уже существуют и на более ранних стадиях развития зародыша.

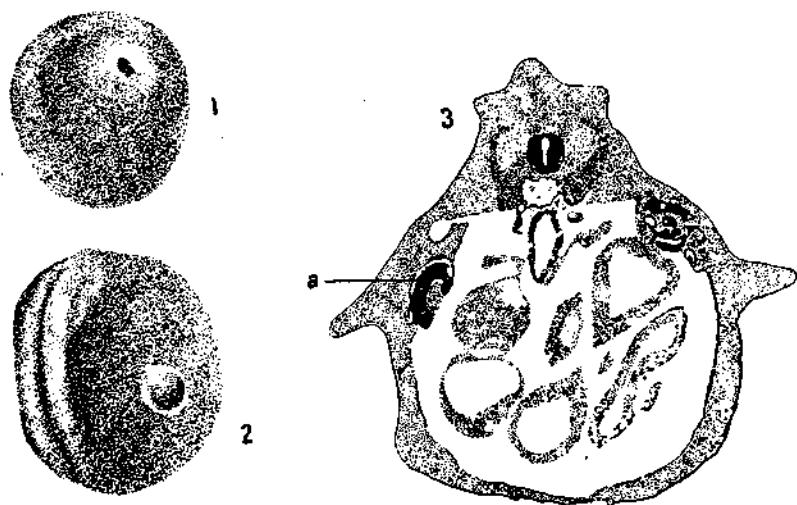


Рис. 171.

Пересадка кусочка из области будущей медулярной пластинки (1) на боковую часть другого зародыша жерлянки (2); 3 — поперечный разрез такого зародыша на более поздней стадии развития: *a* — глазной бокс с участком мозга, развившийся из пересаженной медулярной пластинки (по Шпеману)

В связи с этими и другими опытами Шпемана и других биологов и открытием организаторов, обладающих индуктирующей способностью, определяющих, что разовьется из данного участка зародыша, находящегося под влиянием организатора, возникает ряд вопросов, требующих специального исследования.

Во-первых, как понимать действие организатора, короче говоря, что представляют собою добавочные осевые органы зародыша, развивающиеся под влиянием чужого (другого вида) организатора: являются ли они по своей специфической структуре нервной трубкой, хордой и т. п. хозяина, или, развиваясь под влиянием организатора другого вида, они имеют строение, характерное для этого вида?

Исследования, произведенные в этом направлении, показали, что организаторы по своему действию не обладают видовой специфичностью. В одной из своих последних работ (1932 г.) Шпеман и Шотте, применяя метод так называемой ксенопластической пересадки, по-

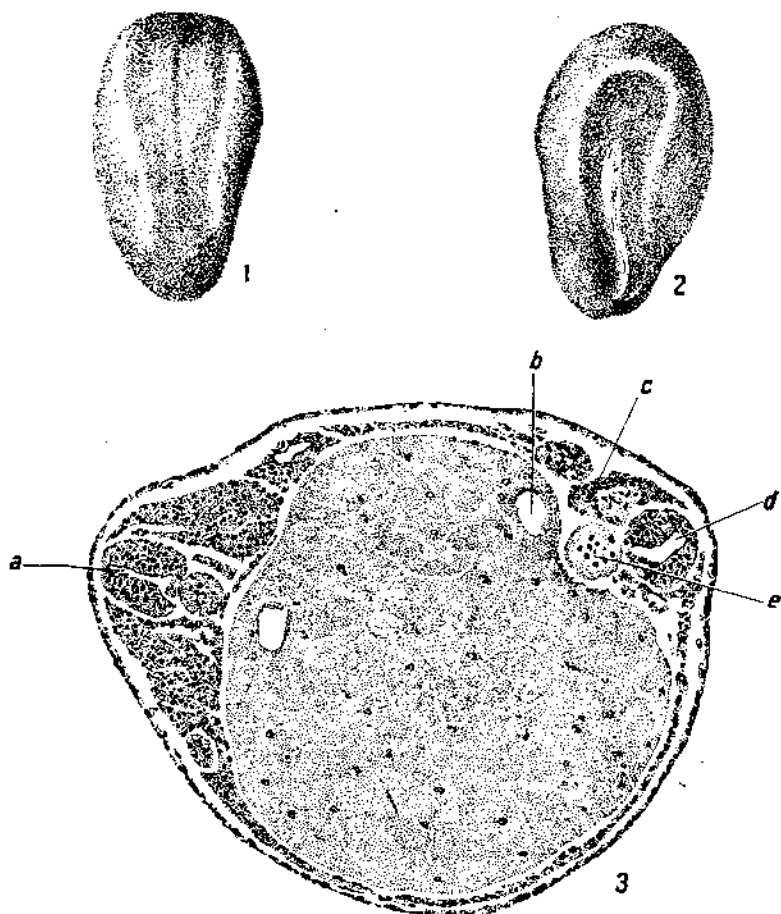


Рис. 172. Пересадка организационного центра из области медулярной пластинки *Triton cristatus* на бок зародыша *Tr. taeniatus*

1 — зародыш *Tr. taeniatus* сверху — видна нормально развивающаяся нервная трубка; 2 — тот же зародыш сбоку с вторичной медулярной бороздой (светлая полоса — трансплантированный участок *Tr. cristatus*); 3 — поперечный разрез такого зародыша: *a* — первичная нервная трубка и хорда, *d* — вторичная нервная трубка, *e* — вторичная хорда, *b* — вторичный почечник, *c* — правый сомит. Заметно, что вторичные органы частью образовались из тканей *Tr. taeniatus* (темные), частью из тканей *Tr. cristatus* (светлые участки) (по Шлеману и Мангольд).

лучили очень интересные для решения этого вопроса результаты (ксенопластической называется пересадка между далекими формами, например — от хвостатых земноводных к бесхвостым: лягушка и жаба). Опыты заключались в том, что или на зародыш жабы пересаживался организатор тритона, или организатор лягушки пересаживался зародышу тритона на ранней стадии гаструлы.

Рассмотрим результат лишь одного из этих опытов. Оказалось, что эпидермис брюшной части лягушки, имплантированный на зародыш тритона, в область, где образуется рот, приживался и развивался на новом месте, причем образовал эпидермис головы, но с характерными признаками не тритона, а лягушки, и из него развивались (на зародыше тритона)

дыше тритона) характерные для головастика лягушки органы прилипания. Это показывает, что организатор (в данном случае организатор зародыша тритона) влиял на трансплантированный участок таким образом, что он развивался согласно новому месту, на которое он пересажен, не изменяя, однако, видовой специфичности тканей этого пересаженного участка. Выражаясь словами Шлемана, организатор определяет лишь то, что должно развиться на данном месте, не влияя на то, как это развитие осуществляется.

Другой вопрос, который возникает в связи с изучением организаторов, заключается в необходимости выяснить, что представляют собой сами организаторы и какого рода воздействия имеют место при действии организаторов на развивающиеся клетки. В последнее время выяснилось (работы Вауцмана, Гольдфретера, Шлемана и Мангольда), что, повидимому, действие организаторов сводится к выделению организационными центрами каких-то химических веществ, причем, вероятно, не очень сложных. Это заключение можно сделать на том основании, что организаторы не теряют своего индуцирующего действия в случае высушивания, нагревания, содержания в 96° спирте, т. е. тогда, когда никакого сомнения не оставалось в том, что клетки убиты тем или иным способом. Эти работы, конечно, имеют большое значение, так как снимают совершенно тот покров таинственности, которым в значительной степени окружалось открытие анализаторов, что давало повод для виталистических спекуляций в этом направлении.

Общие выводы На основании всего изложенного материала современной механики развития можно сделать, таким образом, некоторые общие выводы о том, что же представляет собою процесс индивидуального развития и каково наше отношение к теориям преформации и эпигенеза. В противоположность часто выдвигаемому биологами положению, что развитие представляет собою и преформацию и эпигенез, мы склонны думать, что развитие не представляет собою ни преформации, ни эпигенеза, а диалектический процесс чрезвычайной сложности, в основе которого лежат сложные процессы взаимодействия.

Яйцо, половая клетка, обладает специфической структурой, наследуемой от тех клеток зачаткового пути, из которых оно происходит. Эта специфичность яйца выражается в видовой специфичности протоплазмы в отношении ее физико-химических свойств и в качественном составе того комплекса генов, которые, по современным воззрениям, локализованы в хромосомах ядра. Никаких зачатков органов тканей, клеток в яйце первоначально нет, и они закладываются на различных ступенях развития эмбриона. Нельзя считать преформацией наличие наследственной структуры, так как гены являются лишь факторами, влияющими на дифференцировку плазмы клетки. Но здесь нет и эпигенеза, так как яйцо каждого вида и разновидности обладает все же специфической структурой, определяющей специфику развития яйца. Эта структура плазмы и определенной комплекс генов представляют собою продукт эволюционного процесса. Мы уже видели, что преформизм ведет неизбежно к механистическому пониманию процесса развития. Этой участи не избегает и неопреформизм, к каким бы примитивным зачаткам ни сводили сторонники этой точки зрения

преформацию. С другой стороны, признание эпигенеза неизбежно ставит вопрос о том, под влиянием чего из аморфного недифференцированного яйца возникают зачатки органов. Так как все опыты показывают, что внешние для яйца условия не могут изменить специфики развития яйца, то объективно эпигенетические позиции ведут к витализму, к признанию энтелехии или чего-нибудь подобного.

*Роль внешних для
яйца факторов
в индивидуальном
развитии*

Внешняя среда, в которой происходит развитие яйца, конечно, имеет очень большое значение и оказывает часто существенное влияние на развивающийся организм. Целый ряд внешних условий является необходимым для того, чтобы развитие протекало нормально. К числу таких условий должны быть прежде всего отнесены: определенная температура, наличие кислорода в окружающей среде,

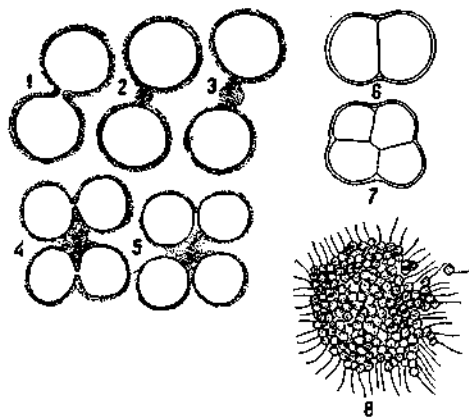


Рис. 173.

1—5—дробление яйца морского ежа в морской воде, лишенной Са; 6—7—контрольный опыт — дробление в нормальных условиях; 8—бластула, состоящая из легко-отделяющихся клеток на культуре, лишенной Са (по Гербсту)

осмотические свойства среды, химизм среды и т. д. Мы не будем здесь обсуждать, какие условия являются необходимыми для нормального развития яйца. Для яиц различных животных необходимый оптимум тех или иных условий является довольно разнообразным, в зависимости от того, к каким условиям оказываются приспособленными яйца того или иного вида. Особый интерес представляет, однако, изучение влияния измененных условий, поскольку при этом наблюдаются те или иные изменения в процессе развития.

В этом отношении представляют значительный инте-

рес опыты Гербста с изучением влияния различных химических веществ на развитие. Наблюдая развитие яиц морских ежей в искусственной морской воде, лишенной каких-либо веществ, нормально имеющихся в морской воде, Гербст обнаружил, например, что в отсутствии калия развитие не идет далее стадии бластулы, но и бластула получается меньших размеров и с весьма измененной протоплазмой клеток. В отсутствии кальция наблюдается иное, а именно: бластомеры совершенно отделяются один от другого, и получается груда клеток, не связанных друг с другом (рис. 173).

Прибавление же к морской воде солей лития оказывает своеобразное влияние на развивающиеся яйца морских ежей, так что гаструляция невозможна и образуется своеобразная форма с выпяченной наружу первичной кишкой (рис. 174).

Особенно интересны для нас в данной главе те случаи, когда внешние условия оказывают влияние на те или иные зародышевые стадии и на характер дробления яйца. На странице 237 мы уже приводили опыты с действием центробежной силы при центрифугировании яиц

аскариды. Вследствие перемещений под влиянием центробежной силы внутри яйца, оно дробится на две равнопотенциальные клетки.

Как мы уже знаем, яйцо лягушки при разрушении одного бластомера дает половинного зародыша. Морган ориентировал такие оперированные яйца вегетативным полюсом вверх и получил таким образом целых зародышей.

Внешнее и внутреннее в процессе эмбрионального развития

В современной биологии в понимании того, какие факторы развития следует считать внешними и какие внутренними, а также и относительно того, какова роль внешних и внутренних факторов, существует довольно большое разнообразие взглядов, часто сильно затемняющее проблему. Так, например, Дриш считает внешние факторы индифферентными причинами или средствами, отрывая их от внутренних, что вполне гармонирует с его признанием автономности жизнедея-

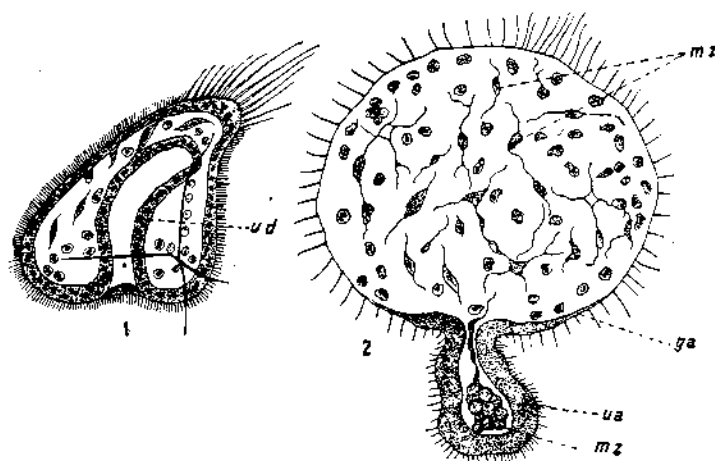


Рис. 174.

1 — нормальная гаструда морского ежа и 2 — гаструда, образовавшаяся в культуре с прибавлением солей литая. *ga* — стенка гаструды, *mz* — мезенхима, *ua* — стенка первичной кишки, *ml* — первичная кишка (по Гербсту)

ных процессов. При этом он различает внешние средства развития — свет, химические условия, тепло и т. п., и внутренние — осмотическое давление и т. п., выделяя особо внутренние *физиологические средства*, к которым он относит рост, деление клеток, клеточную секрецию. Все эти факторы по Дришу, однако, являются индифферентными причинами.

Ру различает также специфические и индифферентные причины в развитии, причем под последними он понимает внешние условия развития. К внутренним *специфическим* факторам многие вместе с Гербстом относят так называемые *формативные раздражения*. К ним могут быть отнесены и взаимные влияния бластомеров, и организаторы Шлемана, и влияние скелета на развитие «рук» у личинки морского ежа «плутеуса» и т. п.

Еще большую неясность вносит, например, Филиппенко в своей книге «Экспериментальная зоология», где он пишет: «Изучение специфической структуры, или, что то же, генотипа, не относится к меха-

нике развития», и он снимает, таким образом, генотип при обсуждении факторов развития.

Между тем именно генотип, т. е. тот комплекс генов, который заключается в ядре клетки, является комплексом специфических внутренних факторов, определяющих специфику развития данного яйца. Мы уже указывали выше, что именно влияние генов на плазму клетки обуславливает то, что эта клетка дифференцируется определенным образом, как первичная, мускульная или энтодермальная клетка зародыша лягушки. Тот комплекс генов, который характерен для данного вида, есть результат исторического процесса развития данного вида, и влияние генов, конечно, не ограничивается теми признаками, которые обычно изучаются генетикой, но, несомненно, они оказывают влияние и на специфику эмбрионального развития, начиная с дифференцировки плазмы яйца, обособления организационных центров и т. п.

Эти специфические внутренние факторы, наследуемые из поколения в поколение, являются практически очень устойчивыми, — настолько, что возможность их изменения в течение жизни индивидуума ничтожна. Это обстоятельство привело многих к метафизическому представлению о независимости гена и генотипа в целом от внешней среды. Такое представление, несмотря на действительно большую устойчивость генов, неверно. В современной генетике хорошо известна зависимость гена от внешней среды и процесс его изменения — мутирование. Но поскольку, во-первых, мутация гена происходит не часто и, во-вторых, что самое главное, это изменение происходит еще до развития яйца, постольку, рассматривая проблему индивидуального развития организма, мы можем рассматривать генотип как весьма устойчивую систему факторов, определяющих специфику развития. Но, признавая гены в качестве специфических внутренних факторов развития, мы не можем их рассматривать как зачатки тех или иных частей организма, но именно как факторы, под ведущим влиянием которых развиваются те или иные признаки организма, дифференцируются так или иначе клетки, ткани и органы в процессе развития организма. Но этот процесс развития происходит в той или иной конкретной обстановке, в среде, которая не может быть безразлична для развивающейся клетки, ткани, органа. Генотип определяет своим действием характер реагирования клетки, ткани на среду, и потому наличие определенного генотипа определяет специфику данного признака, но этот признак может варьировать в зависимости от изменений, которые происходят в той среде, в которой протекает процесс развития.

Итак, если генотип, оказывающий определенное влияние на плазму клетки, принимается нами за специфические внутренние факторы, то как следует рассматривать другие факторы, влияющие на процесс развития зародыша?

Влияние клеток друг на друга, и в частности влияние одного blastomera на другой, является фактором внешним для данной клетки, но внутренним для зародыша.

Далее влияние организаторов на ту или иную часть зародыша, различные «формативные» раздражения и т. п. могут рассматриваться также как факторы, внутренние для развивающейся системы, но внешние для той клетки, ткани или части зародыша, на которые они ока-

зывают влияние. Эти внутренние в таком понимании факторы в свою очередь находятся в зависимости от специфической структуры — генотипа, который определяет несомненно место и время дифференцировки организационных центров, но находятся в зависимости также и от внешней среды. Пример: недостаток солей кальция ведет к разделению бластомеров и лишает их возможности влиять друг на друга, а перевертывание на 180° яйца с разрушенным бластомером в опытах Моргана ведет к тому, что развивается целый зародыш и остаток бластомера больше не влияет на соседний бластомер.

Эти факторы, с нашей точки зрения, неправильно считать специфическими, хотя они и имеют большое значение в индивидуальном развитии. Живой бластомер влияет на соседний определенным образом, но так же влияет и обрывок умерщвленного бластомера. Организаторы лягушки вызывают у зародыша тритона закладку определенных органов, но органы по своей специфике тритонских, и наоборот. Последние, упомянутые выше, работы дают повод думать, что организаторы выделяют сравнительно несложные химические вещества, неспецифичные для данного вида. То же, надо думать, имеет место и по отношению к различным формативным раздражениям, и не только в эмбриональном развитии, но и в постэмбриональный период, о чем речь будет идти особо.

Накопец, для правильного понимания этих внутренних факторов, которые разобрали нами далеко не полно, следует помнить, что наличие этих факторов может быть достаточно правильно понято лишь в том случае, если мы будем твердо помнить, что они представляют собою приспособительные признаки организма, сложившиеся в процессе эволюции и обеспечивающие существование органических форм.

Из всего сказанного следует уже, что внешние для зародыша факторы окружающей среды (тепло, химизм среды, осмотические условия и т. п.) не следует считать индифферентными условиями развития. Правда, они не определяют и не изменяют видовой специфики развития данного организма, но они имеют большое значение, влияя на внутренние факторы.

В целом процесс индивидуального развития следует рассматривать как результат сложного взаимодействия внутреннего и внешнего в процессе развития, и тогда как внутренние специфические факторы определяют характер реагирования на внешнюю среду, внешние факторы влияют на каждую данную реакцию, сами специфицируясь и действуя различно в зависимости от специфичности развивающегося организма. Однако к этому вопросу мы еще вернемся при рассмотрении ниже постэмбрионального развития, а также в главе об изменчивости — в генетической части курса.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА К IX И X ГЛАВАМ

1. Гартман, Общая биология, ч. II, 1931 г.
 2. Филиппенко Ю. А., Экспериментальная зоология, 1932 г.
 3. Заварзин, Курс эмбриологии.
-

ГЛАВА XI

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ И ЖЕЛЕЗЫ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

СОДЕРЖАНИЕ. Типы постэмбрионального развития. Метаморфоз у насекомых. Метаморфоз у амфибий. Факторы постэмбрионального развития. Влияние внешних условий. Взаимное влияние органов и тканей. Строение эндокринных желез. Состав гормонов и методы изучения их действия. Щитовидная железа. Последствия отсутствия или пониженной и повышенной функции щитовидной железы. Влияние щитовидной железы на метаморфоз земноводных. Влияние щитовидной железы на линьку. Половые железы и влияние вырабатываемых ими гормонов на развитие организма. Нижний мозговой придаток — гипофиз. Взаимодействие между железами внутренней секреции. Старость и смерть. Омоложение. Применение науки о развитии организма в с.-х. практике и в медицине.

В предыдущей главе рассматривалось развитие зародыша из оплодотворенного яйца. Этот период развития, идущего внутри яйцевых оболочек или внутри материнского организма, носит название *эмбрионального*. Но с выходом организма из яйца или с рождением его развитие не заканчивается. Организм от рождения до смерти не остается неизменным: он растет, развиваясь, достигает половой зрелости, затем стареет и умирает. Этот период развития — от рождения до смерти — носит название *постэмбрионального*. Постэмбриональное развитие высшего растения начинается с выходом зародыша из семени.

Некоторые организмы при вылуплении из яйца или при рождении отличаются от взрослой формы размерами, развитием половых признаков и некоторыми другими особенностями, другие же отличаются от взрослой формы настолько, что их можно принять за другой вид животного.

К первому типу можно отнести, например, постэмбриональное развитие рыбы или млекопитающего. Ко второму типу — развитие большинства насекомых, земноводных, некоторых червей и иглокожих. В этом случае молодой организм сильно отличается от взрослого и носит название личинки. Затем, во время развития, в организме личинки происходят очень большие изменения, и она превращается во взрослую форму. Таким образом, в данном случае развитие сопровождается превращением, или *метаморфозом*, одной формы в другую.

Такой метаморфоз легче всего проследить у насекомых и у земноводных.

Вспомним, как идет развитие бабочки-капустницы. Она откладывает яйца на нижней стороне листа капусты (рис. 175).

Из яиц выводится личинка, называемая у бабочек гусеницей. Гусеница имеет голову с глазами, но не сложными, а простыми, и ртом, снабженным челюстями, благодаря которым она может отгрызать кусочки листьев. Она имеет на груди 3 пары ног с коготками и 5 пар так называемых «ложных» ног на брюшке, от которых у взрослого насекомого не остается и следа. Тело гусеницы членистое. Маленькие гусеницы растут очень быстро, причем рост сопровождается линькой — сменой покровов: гусеницы 4 раза сбрасывают шкурку. Происходит это вследствие того, что плотный хитиновый слой

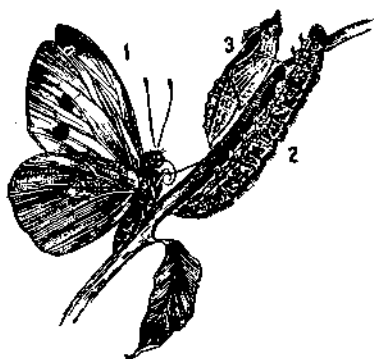


Рис. 175. Развитие бабочки капустной белянки (*Pieris brassicae*)

1 — взрослая форма; 2 — гусеница; 3 — куколка

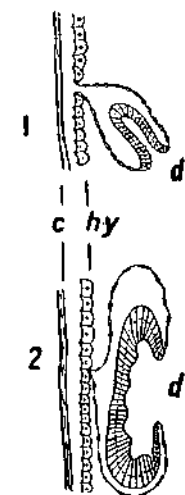


Рис. 176. Схематическое изображение имажинальных дисков (*d*)

1 — ноги; 2 — крыло (сильно увеличено);
с — кутикула, *hy* — гиподермис

кожи, покрывающий тело насекомого, препятствует росту. После четвертой линьки достигшая предельных размеров гусеница закукливается, покрываясь паутиной, которую выделяет ее нижняя губа, а покров гусеницы сбрасывается. В стадии куколки бабочка не питается, не передвигается, только реагирует движением брюшка на прикосновение. И вот через некоторый период покоя из куколки выходит бабочка, отличия которой от гусеницы очень велики: тело ясно разделено на три отдела — голову, грудь и брюшко. Ротовые части бабочки устроены совершенно иначе, чем у гусеницы: вместо грызущих челюстей гусеницы бабочка имеет длинный хоботок — трубочку, свернутую спиралью и состоящую из двух желобков; пища ее также иная, так как она питается только цветочным нектаром; на груди имеются 3 пары членистых ног и 2 пары крыльев; на брюшке ног нет; глаза сложные.

Таким образом, в стадии куколки происходит полная перестройка организма: органы гусеницы исчезают, и образуются органы взрослого насекомого. Какие же процессы ведут к этой перестройке?

Клетки личиночных органов поглощаются особыми блуждающими клетками, и большая часть куколки оказывается заполненной бесформенной белой кашицей. Не исчезают нервная система и зачатки половых желез. Органы взрослой формы развиваются заново путем деления особых эмбриональных клеток, образующих так называемые *имагинальные диски* (рис. 176). При развитии новых органов материал дегенерировавших личиночных органов используется для питания клеток. Интересно отметить, что насекомое, проходящее стадию куколки, растет только

в стадии личинки. По выходе из куколки взрослая форма (имаго) больше не растет.

Метаморфозом также сопровождается развитие жука, мухи и многих других насекомых. Может быть, особенно интересными являются те случаи, когда личинка насекомого приспособлена к жизни в иной среде, чем взрослое: так, например, личинки комаров, стрекоз, ручейников приспособлены к жизни в воде, а взрослые формы живут на суше. У личинки стрекозы «большое коромысло» особым образом устроены органы дыхания, приспособленные для дыхания растворенным кислородом (трахейные жабры); движется она, выталкивая из кишки струю воды. Ничего подобного мы у взрослой стрекозы не

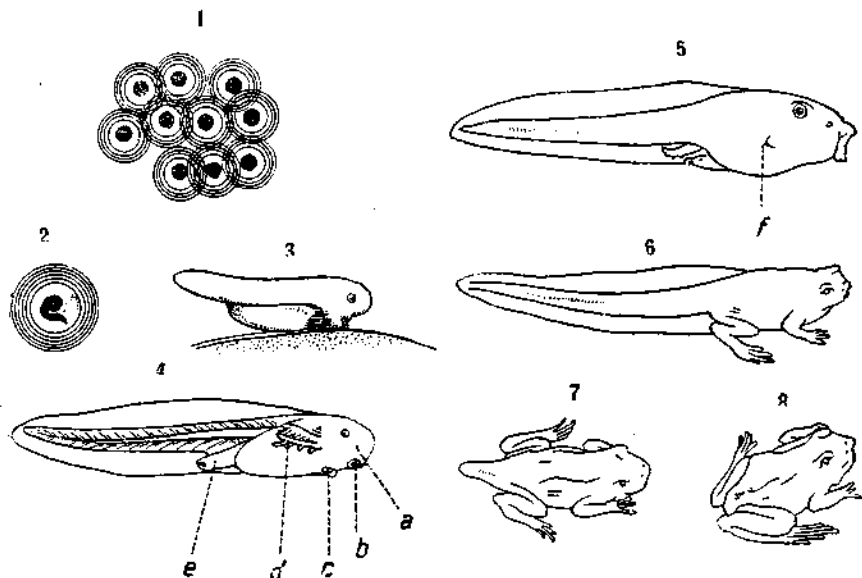


Рис. 177. Развитие лягушки

1 — икринки; 2—3 ранние стадии; 4 — головастик с наружными жабрами: *a* — обонятельное отверстие, *b* — рот, *c* — орган прилипания, *d* — наружные жабры, *e* — анальное отверстие; 5 — головастик, у которого исчезли наружные жабры (видны зачатки задних конечностей); *f* — отверстие в полость с внутренними жабрами; 6—8 — метаморфоз

находим, но, с другой стороны, взрослая форма имеет крылья, которых нет у личинки.

*Метаморфоз у
амфибий*

Другой пример метаморфоза представляет собой развитие земноводных. Известно, что из икринки лягушки развивается головастик, который впоследствии превращается в лягушку.

В чем отличие головастика от лягушки?

Головастик, только что вышедший из студенистой оболочки, в которой происходит развитие яйца (рис. 177), имеет длинный хвост с плавательной перепонкой, наружные жабры; губы рта несут несколько рядов роговых зубчиков. На нижней части головы развиты особые органы прилипания. Питается головастик растениями, соскабливая с них верхние слои клеток роговыми зубчиками. Затем начинает разрастаться складка кожи, из которой развивается перепонка,

прикрывающая наружные жаберы, которые постепенно редуцируются и в конце концов исчезают. На следующей стадии развития наружных жабер у головастика нет — остаются только внутренние, лежащие под жаберной перепонкой. Полость, в которой они лежат, сообщается жаберными щелями с глоткой и особым отверстием — с внешней средой. Рот делается больше, орган прилипания исчезает. Начинают появляться зачатки задних конечностей. Затем задние конечности увеличиваются в размерах, появляются передние, хвост редуцируется. Перестраиваются органы дыхания: развиваются легкие, жаберы исчезают. Изменяются и органы пищеварения: вместо исчезающих роговых зубов развиваются настоящие, сильно укорачивается длина кишек в связи с переходом головастика на животную пищу.

Таким образом, при превращении головастика в лягушку происходят глубокие изменения всех частей тела. Перестройка организма не менее значительна, чем при развитии насекомых.

Но если обратиться хотя бы к развитию птицы, при котором метаморфоза не происходит, то и здесь мы найдем в постэмбриональном периоде целый ряд изменений в организме, хотя и не столь резких. Среди пылает с трудом можно отличить самца от самки, но впоследствии у одних развиваются признаки, характерные для петушков: гребень, голос, оперение, у других — куриные признаки.

Факторы постэмбрионального развития

Какие же условия определяют процесс постэмбрионального развития? Под влиянием каких причин происходит, например, превращение головастика в лягушку, развитие вторичных половых

признаков у птиц и т. п.?

В предыдущей главе рассматривались те факторы, которые определяют эмбриональное развитие зародыша. Можно разделить эти факторы на три основные группы: 1) влияние наследственных факторов, заложенных в ядре клетки (собственно внутренние факторы развития); 2) влияние соседних клеток и отдельных частей зародыша друг на друга (т. е. влияния внешние по отношению к каждой данной клетке, но внутренние по отношению ко всему организму); 3) влияние внешних условий, условий среды, в которой развивается зародыш. Взаимодействие всех этих факторов определяет характер развития зародыша.

Комплекс наследственных факторов — генов, заключенный в хромосомах, в период постэмбрионального развития оказывает также влияние на формирование организма, по воздействия, которые испытывает развивающаяся клетка со стороны отдельных частей организма и внешней среды, оказываются несколько иными.

Влияние внешних условий

Когда в период эмбрионального развития зародыш находится в яйцевых оболочках или внутри материнского организма, он является более защищенным от влияния внешней среды, чем в период постэмбрионального развития, когда связь развивающегося организма с окружающей средой более непосредственная. Вернее, в эмбриональный период зародыш, особенно у животного, окружен более постоянной средой. Но, с другой стороны, в это время развивающийся организм является уже подготовленным к тому, чтобы известным образом противостоять вредным воздействиям. У животных развиваются нервная система и органы чувств. вырабатывается «внутренняя среда» в виде

крови и лимфы, благодаря которой колебания во внешних условиях не отражаются сильно на состоянии отдельных клеток. Но все же внешняя среда оказывает очень сильное влияние на формирование организма. Если два организма, имеющие одинаковый генотип, попадают в различные условия, развитие их пойдет различно (рис. 178). На рисунке изображены два растения, выросшие из двух кусочков корня одного одуванчика: одно было посажено в долине, другое — в горах; разница между ними ясна. На следующем рисунке (рис. 179) изображены два бычка одного возраста, питавшиеся различно: один получал

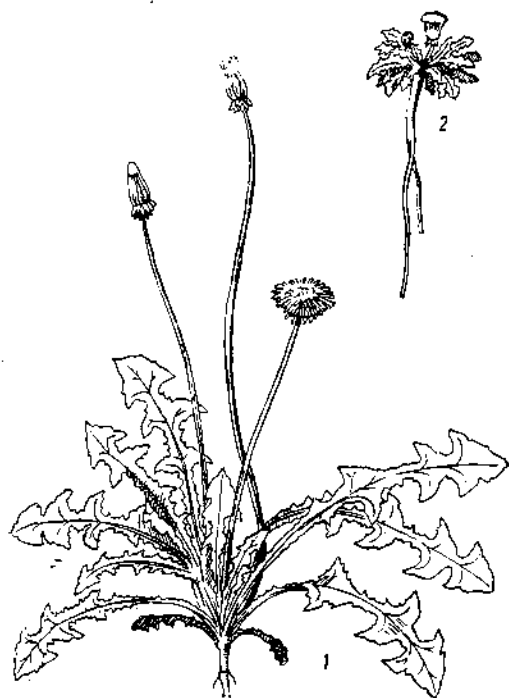


Рис. 178. Одуванчики, выращенные из отрезков одного корня

1 — на равнине, 2 — в горах

пищу вдоволь, другой питался впроголодь. Связь между количеством пищи и ростом, несомненно, имеется. Но на рост оказывает влияние не только количество, но и качество пищи. Рост прекращается при отсутствии в пище некоторых аминокислот, необходимых для организма, или если организм получает недостаточное количество полноценных белков.

Особенно сильное влияние на рост оказывают некоторые *витамины*. Витамин В, который был открыт первым и отсутствие которого вызывает заболевание «бери-бери», содержится в кожуре риса, в дрожжах. Животные, которых кормят полированным рисом, обычно быстро (в течение месяца) погибают в судорогах. Если же им давать водные вытяжки из рисовых отрубей или дрожжей,

то заболевание прекращается. Вещество, содержащееся в этих вытяжках, было названо витамином В.

Если молодых животных кормить пищей без витамина В, то рост их прекращается, а затем они погибают от развивающейся у них болезни.

Еще большее влияние на рост оказывает другой витамин А, который называют витамином роста. Этот витамин вырабатывается в зеленых частях растений: его много в шпинате, зеленых овощах, клубнях и т. д., затем в рыбьем жире, молоке, коровьем масле, желтке яйца. Его можно извлечь из растений эфиром, абсолютным спиртом и другими растворителями жиров. При отсутствии в пище животного витамина А, оно остается карликом. Кроме прекраще-

ния роста, отсутствие витамина А ведет к заболеванию роговицы глаз.

Отсутствие в пище витамина Д приводит к недостаточному отложению извести в костях и к заболеванию рахитом. Витамин Е оказывает меньшее влияние на рост, но он необходим для развития и функционирования половых желез. Витамин Е добывается из прорастающих семян пшеницы и латука, откуда вытягивается эфиром вместе с жирами. Его находят в молоке, в яичном желтке, в мышцах. При кормлении самцов крыс пищей, не содержащей витамина Е, наблюдаются угасание сперматогенеза и недоразвитие вторично-половых признаков.

Очень интересными являются опыты, в которых воздействием внешних условий удается изменить цикл развития организма: то, что повышение температуры до известных пределов ускоряет развитие

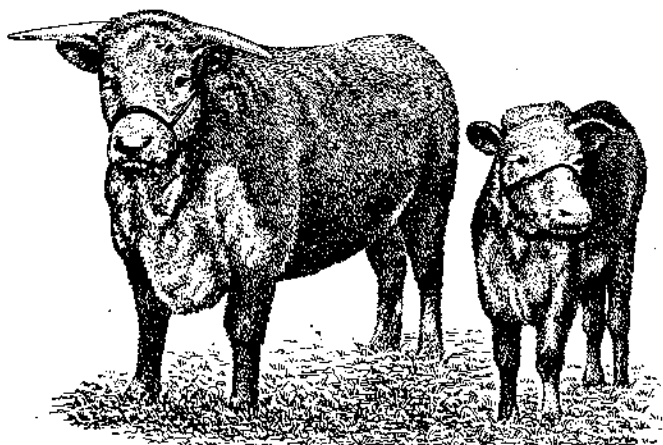


Рис. 179. Два бычка одного возраста, различно питавшиеся (левый получал пищу в достаточном количестве, правый питался впроголодь)

насекомых, является общезвестным; то же относится и ко многим другим животным. У растений удавалось, изменяя условия развития, вызывать или подавлять образование половых клеток (опыты Клебса с водорослями и плесневыми грибами). Очень важным является тот факт, что время вегетационного периода у растений сильно изменяется в зависимости от географических условий: семена пшеницы, риса, овса, ячменя, вики, гороха и т. д., имеющие одинаковый генотип, при продвижении на север развиваются гораздо быстрее: например, сорт яровой ржи, который выколашивался на Мурмане в среднем за 5 лет на 28—30-й день, колосился в Самарской и Кубанской областях на 50—54-й день.

Большое практическое значение имеют опыты по яровизации растений (Лысенко, Максимов), в которых выяснилось, что озимые сорта оказались возможным высевать как яровые, если подвергнуть семена кратковременному охлаждению.

Все эти примеры указывают на то, что если наследственные факторы определяют в основном специфику развития организма, то конкретные формы развития данного признака зависят и от окружающих условий. Но окружающими условиями для каждой клетки является и самый организм. В предыдущей главе было указано много примеров, в которых судьба данной клетки зависела от влияния соседних клеток или определенных участков зародыша («организаторы» Шпемана).

В период постэмбрионального развития отдельные части организма являются уже более сформированными, и поэтому возникает вопрос о взаимном влиянии отдельных тканей и органов.

В первую очередь необходимо выяснить, имеет ли регулирующее влияние нервная система. Регулируется ли, например, такой процесс, как метаморфоз головастика в лягушку, центральной нервной системой? Опыты, поставленные для разрешения этого вопроса, показали, что у головастика с разрушенным головным и частью спинным мозгом метаморфоз продолжался нормально. С другой стороны, делались опыты с пересадкой глаз, жабер, частей кишечника от более молодых к более взрослым личинкам и обратно, и в этих опытах выяснилось, что превращение пересаженных частей идет одновременно с частями того организма, к которому они пересажены, и, повидимому, обуславливается веществами, циркулирующими в крови и лимфе. Дальнейшие исследования в этой области показали, что большое влияние в выработке этих веществ имеют у позвоночных железы внутренней секреции, роль которых в процессе развития позвоночных животных очень велика.

Ясно, что первая система имеет также значение, так как связь ее с железами внутренней секреции очень тесная.

У беспозвоночных и, в частности, у членистоногих роль нервной системы может быть и еще большей, так как в опытах по изучению факторов, влияющих на метаморфоз насекомых, выяснилось, что перетяжка нервной системы у гусеницы нарушала метаморфоз в задней части тела, а удаление нервных узлов на известной стадии приостанавливало закукливание; может быть, здесь влияние нервной системы — гормонального порядка. Есть данные, говорящие о том, что в организме куколки вырабатываются вещества, активирующие размножение клеток в имагинальных дисках, но какого порядка эти вещества, еще не выяснено. Настоящих, оформившихся желез внутренней секреции у беспозвоночных нет. Таким образом, постэмбриональное развитие определяется взаимодействием внутренних и внешних факторов: влиянием генотипа организма, влиянием среды внешней для организма в целом, и взаимным влиянием отдельных частей организма, причем в последней группе большое значение имеют железы внутренней секреции.

Строение эндокринных желез

Перейдем теперь к современному состоянию учения о железах внутренней секреции.

Железами внутренней секреции, или *эндокринными*, называются те железы, которые не имеют выводных протоков и выделяют вырабатываемый ими секрет, содержащий так называемые *гормоны*, непосредственно в кровь и лимфу. Каждая ткань выделяет в кровь продукты своего обмена веществ, но в эндокринных железах выделение яв-

ляется их функцией, и выделяются особые специфичные для каждой железы вещества — гормоны.

В настоящее время к эндокринным железам относятся следующие: 1) щитовидная железа, 2) паращитовидные железы, 3) зобная, 4) надпочечники, 5) эпифиз и 6) гипофиз. Кроме того, имеются железы, обладающие и внешней и внутренней секрецией: 1) поджелудочная железа, а может быть, и некоторые другие железы пищеварительного канала, 2) мужская и женская половые железы.

Эндокринный орган состоит из эпителиальной железистой ткани, клетки которой образуют скопления в виде тяжей, пузырьков или достаточно плотных образований. Одет орган оболочкой из соединительной ткани. Выделяемый клетками гормон скопляется обычно в пузырьках между ними или просачивается непосредственно в кровь.

Эндокринные железы обильно снабжены кровеносными сосудами. Схема этого снабжения такова: в орган входит ответвление артерии, разветвляется на капилляры, которые приносят клеткам кислород и питательные вещества и уносят из них продукты переработки этих веществ — гормоны. Также много в эндокринных железах лимфатических сосудов. В некоторых найдены нервные волокна.

*Состав гормонов
и методы изучения
их действия*

Химический состав выделяемых железами гормонов изучен еще мало. Гормон — понятие не химическое, а физиологическое. Для гормонов характерна их способность оказывать влияние на отдельные части тела, причем малое их количество оказывает сильное действие. Влияние отдельных гормонов в организме очень сложно переплетается, как будет видно ниже, но каждый гормон является специфичным, оказывает особое физиологическое влияние на организм. Химический состав изучен для адреналина — гормона, вырабатываемого мозговым веществом надпочечников. Формула его $C_9H_{13}O_3N$. Адреналин получен в настоящее время синтетическим путем. Известна также формула тироксина, выделяемого щитовидной железой. Его формула $C_{15}H_{11}O_4N_4$. Эти формулы показывают, во всяком случае, что гормоны не являются очень сложными по своему химическому составу. В последнее время появились также данные, говорящие о химическом составе женского и мужского половых гормонов. Для женского полового гормона предложена формула $C_{18}H_{22}O_2$, причем в состав гормона входят три изомера, для мужского — $C_{19}H_{26}O_2$ или $C_{19}H_{30}O_2$ (Бутеннайт, 1933). Изучение химии многих гормонов очень трудно благодаря их нестойкости и трудности получить их в чистом виде. Повидному, в состав вещества, выделяемого каждой железой, входит несколько гормонов.

Физиологический эффект, производимый гормоном в организме, характеризует данный гормон ярче, чем его химический состав.

Очень интересно то обстоятельство, что гормоны соответствующих желез у организмов, относящихся к разным систематическим группам, являются практически неспецифичными, аналогичными по своему действию. Например, щитовидная железа барана оказывает влияние на превращение головастика; женский половой гормон, полученный из мочи быка, оказывает действие на самку крысы, и т. д. Это, конечно, не говорит о том, что гормоны различных организмов совершенно одинаковы. Ясно, что это не так, и есть факты, подтвер-

ждающие некоторое их различие. Но для практических целей очень важным является тот факт, что можно заменить гормон данного организма гормоном другого. Такое сходство гормонов данной железы не должно нас удивлять, так же как и сходство, например, в солевом составе кровяной плазмы различных животных. Оно указывает на единство происхождения и родство позвоночных. Настоящие эндокринные железы имеются только у позвоночных животных, и особенно хорошо развиты они у млекопитающих. Что касается беспозвоночных, то у них также наблюдается выделение различных веществ той или иной тканью, но настоящих эндокринных органов нет. Указывалось, что в вытяжках брюшного мозга пиявок и дождевых червей находили вещество, сходное с адреналином. С другой стороны, есть указания некоторых авторов, что щитовидная железа ускоряет рост ракообразных (дафний) и моллюсков, но во многих опытах с беспозвоночными, например с насекомыми, результаты получались отрицательные.

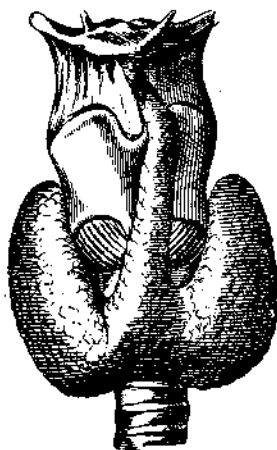


Рис. 180. Щитовидная железа человека

Есть также указания на то, что в цветах растений вырабатываются половые гормоны. С другой стороны, удавалось введением в растения гормона щитовидной железы ускорять распускание цветов и прорастание семян.

Все же ясно выраженными эндокринными железами обладают только позвоночные животные.

С методами изучения эндокринных желез мы познакомимся ниже, при описании той или иной железы. Сейчас же можно их только вкратце перечислить: 1) удаление железы, 2) трансплантация (пересадка), 3) воздействие на организм вытяжками той или иной железы, 4) подкармливание препаратами желез, 5) гистологическое изучение органа, 6) клинические наблюдения, а также 7) метод добывания самих гормонов путем фистулы или из изолированных органов.

Очень важным моментом в изучении каждого гормона является отыскание объекта, который мог бы служить «биологическим детектором», или «тест-объектом», для обнаружения того или иного гормона. Например, таким биологическим детектором на женский половой гормон является кастрированная самка мыши, у которой появляется течка после инъекции гормона; для гормона щитовидной железы — превращение головастика или аксолотля и т. д. На основании этих «тест-объектов» создаются единицы действия того или иного гормона. Например, количество женского полового гормона, нужное, чтобы вызвать течку у кастрированной мыши, считается единицей его и обозначается 1 МЕ, т. е. одна мышьяная единица.

Переходим к описанию влияния гормонов отдельных желез на организм.

Щитовидная железа Щитовидная железа имеется у всех позвоночных животных. Развивается она, так же как паращитовидные и зобная железы, из жаберных мешков, которые имеются у за-

родышей всех позвоночных. Расположение ее и форма сильно варьируют у разных животных; щитовидная железа человека (рис. 180) расположена в верхней части дыхательного горла под гортанью, близ щитовидного хряща, от которого она и получила свое название. Она представляет собой непарный орган темнокрасного цвета. В ней можно различить две доли — правую и левую, соединенные перешейком, который иногда плохо развит, а иногда, разрастаясь, образует третью долю. У крысы щитовидная железа лежит по бокам дыхательного горла в виде двух удлиненных маленьких долек; так же и у большинства домашних животных щитовидная железа — парная. У птиц она расположена гораздо ниже, в области сердца, между отходящими от него крупными сосудами. У земноводных она лежит близко от гортани, но очень мала, так что найти ее у лягушки довольно трудно.

На гистологическом препарате видно, что железа покрыта оболочкой из соединительной ткани; тяжи соединительной ткани входят и внутрь железы. Главная масса железы состоит из пузырьков, стенки которых образованы железистыми клетками, кубическими или призматическими (рис. 181). Границы между клетками обычно плохо заметны, хорошо видны их круглые ядра. Просвет пузырьков часто заполнен коллоидальным веществом, сжимающимся при фиксации. Это вещество выделяется клетками, но является ли оно тождественным с гормоном — еще неясно. Между пузырьками заметны разрезы капилляров.

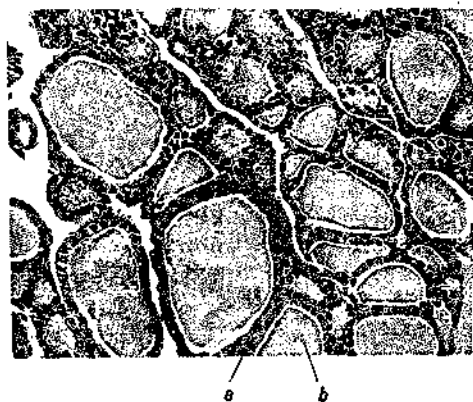


Рис. 181. Гистологическое строение щитовидной железы

a — железистый эпителий, *b* — фолликул

Гормон щитовидной железы — *тироксин* — выделен и получен в чистом кристаллическом виде, как сказано выше. Но многие исследователи считают, что тироксин — не единственное действующее начало, выделяемое щитовидной железой.

Накопилось много наблюдений над последствиями удаления щитовидной железы. Ее удаляли раньше у людей, думая принести этой операцией облегчение при заболеваниях, вызванных ее чрезмерным разрастанием. Удаляли ее у животных с экспериментальной целью. Результаты этих операций следующие: если железу удалить у молодого животного, то оно перестает расти, кожа становится отечной, животное делается вялым, температура тела понижается, развивается малокровие, начинает вылезать шерсть. Животное впадает в неподвижное, сонливое состояние, не реагирует на зов и в конце концов погибает (рис. 182). Все наблюдаемые явления можно объяснить понижением обмена веществ. Те же явления — отечность, вялость — наблюдались

Последствия отсутствия или пониженной и повышенной функции щитовидной железы

и у людей с удаленной щитовидной железой; становилась вялой мускулатура, медленным пульс, понижалась умственная деятельность, они становились почти идиотами и медленно угасали. У людей наблюдаются довольно часто заболевания с теми же симптомами, говорящими

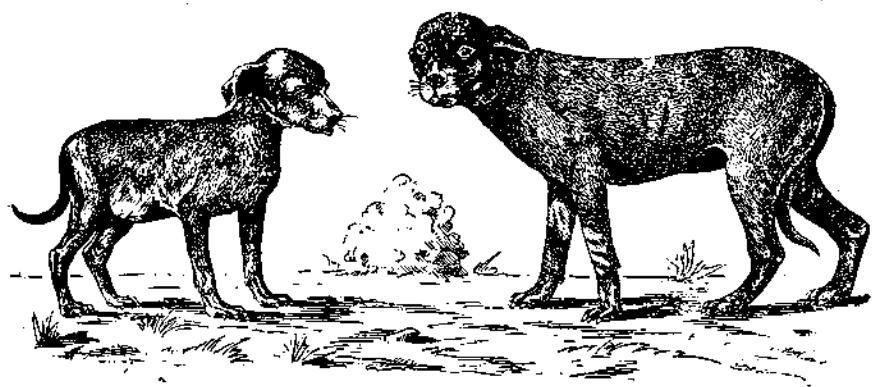


Рис. 182. Опыт удаления щитовидной железы у собаки

Два щенка в возрасте одного года, одного помета. У левого в недельном возрасте была удалена щитовидная железа. Правый не оперирован

о недостаточной работе щитовидной железы или, как говорят обычно, о ее *гипофункции*. Таким заболеванием является *микседема* (слизистый отек), при которой достаточно быстро и резко наступают вышеописанные явления. Человек, больной микседемой, обычно долго не живет. Микседема — заболевание, связанное с недостаточным выделением гормона щитовидной железы, причем недоразвитие ее иногда бывает врожденным. Интересно, что микседеме удавалось вылечивать пересадкой щитовидной железы. Такой удачный случай описан Вороновым, который пересадил мальчику 12 лет, бывшему почти кретинном, в область шеи щитовидную железу павиана. Железа очень хорошо прижилась, и мальчик сделался нормальным, так что впоследствии был призван в армию. Правда, случаи такого длительного приживания трансплантированной железы довольно редки, так как чаще она довольно быстро рассасывается. При даче больному микседемой препаратов щитовидной железы симптомы болезни уменьшаются (рис. 183), но только в том случае, если препарат дается постоянно и заменяет недостаток гормона в организме. В противном случае симптомы болезни возвращаются снова. Эти



Рис. 183. Микседема у четырехлетнего ребенка до и после лечения щитовидной железой

способы лечения доказывают, что микседема — действительно заболевание, связанное с гипофункцией щитовидной железы.

Другое заболевание, также связанное с ее гипофункцией, менее острое, это — кретинизм, связанный часто с зобом. Кретины (рис. 184) — люди обычно маленького роста, с низким лбом, очень низко развитыми умственными способностями. Часто у них замечается развитие большого зоба, свисающего на грудь, который представляет собой разросшуюся щитовидную железу. Но разрастается она не за счет железистых клеток, а за счет соединительной ткани, и гормона выделяется мало. Интересно отметить, что кретинизм распространен главным образом в гористых местностях. На Урале, на Кавказе, на Алтае, в Альпах есть целые поселки и деревни, больные зобом, причем уже давно наблюдали, что есть связь между потребляемой водой и этим заболеванием. Наблюдались такие случаи: одна часть деревни брала воду из одного колодца, а другая — из другого; в первой половине наблюдалось почти поголовное заболевание зобом, а во второй все были здоровы. Вопрос о том, каково влияние воды, нельзя считать окончательно выясненным. Одно время была распространена инфекционная теория зоба, которая объясняла его развитие тем, что часть колодцев заражена особыми микроорганизмами. Но в настоящее время более распространено другое мнение, объясняющее заболевание кретинизмом недостатком солей йода в воде. В состав тироксина — гормона щитовидной железы — входит йод. Если организм получает его недостаточно, то выработка гормона не может идти нормально, и щитовидная железа подвергается болезненному перерождению. Для предупреждения заболевания зобом в этих местах вводят в пищу иодистые соли.



Рис. 184. Кретин с зобом



Рис. 185. Больная базедовой болезнью

Гиперфункция, т. е. чрезмерное выделение гормона щитовидной железы, вызывает заболевание, называемое *базедовой болезнью*, при которой наблюдается обратная картина, т. е. повышенный обмен веществ, очень быстрый слабый пульс, сердцебиения, большой аппетит, но больные все же худеют, нервная система находится в большом возбуждении. Часто базедова болезнь сопровождается пучеглазием (рис. 185). На гистологических срезах заметно, что ткань щитовидной железы разрастается за счет железистых клеток, фолликулы

переполнены коллоидальным содержимым.

Таким образом, из клинических наблюдений и опытов с млекопитающими можно сделать следующие выводы о значении щитовидной

железы в процессе развития: гормон ее оказывает большое влияние на обмен веществ, что отражается сильно на всех признаках организма: росте, умственной деятельности и т. д. Гипофункция железы ведет к понижению обмена веществ, гиперфункция — к повышению.

Влияние щитовидной железы на метаморфоз земноводных

Особенно ярко выявилось значение щитовидной железы в процессе развития организма при изучении причин, регулирующих метаморфоз амфибий. В 1912 г. Гудернатч подкармливал в своих опытах головастика различными органами млекопитающих —

печенью, селезенкой, мышцами и веществом различных желез внутренней секреции: гипофиза, зобной железы, надпочечников, половых желез и щитовидной. Оказалось, что явное ускорение метаморфоза получилось только при кормлении щитовидной железой. Исследования Гудернатча были затем подтверждены и углублены работой многих авторов. Обычно в этом опыте в настоящее время головастика помещают во взвесь препарата щитовидной железы (концентрация от 0,5

до 0,001 г на 1 л воды). Ускорение метаморфоза наступает в том случае, если у головастика уже начали расти задние конечности (рис. 186). Очень показательно выявилась роль щитовидной железы в опытах с аксолотлем (*Amblystoma tigrinum*). Аксолотль (рис. 187) — земноводное животное, родина которого — Америка. Животное это разводится в настоящее время во многих биологических лабораториях. Особенностью аксолотля заключается в том, что он сохраняет на всю жизнь жабры, плавник и кожу, по строению сходную с кожей личиночных форм. Если сравнить аксолотля с местными видами хвостатых земноводных — тритонами, то станет ясно, что аксолотль по строению похож на личинку, а не

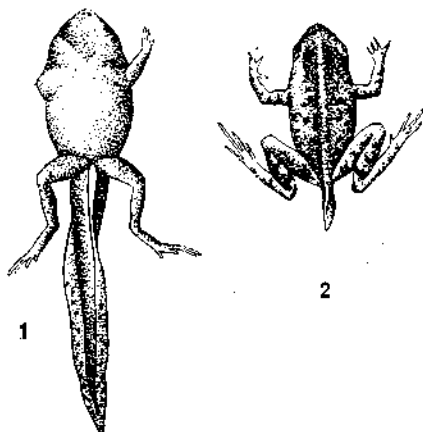


Рис. 186. Ускоренный метаморфоз головастика

Оба головастика одного возраста. 1 — контрольный, 2 — находился во взвеси препарата щитовидной железы

на взрослого тритона. Таким образом, он сохраняет на всю жизнь строение личинки, но достигает половой зрелости и способен размножаться. Способность к размножению в личиночной форме носит название *неотении*. И вот оказалось, что путем кормления аксолотля щитовидной железой или содержанием его во взвеси ее препаратов можно добиться превращения его во взрослую форму — *амблистому* (рис. 187): пропадают жабры, хвостовой плавник, изменяется кожа.

Из этого опыта можно сделать вывод, что нормально аксолотль не превращается во взрослую форму потому, что у него недоразвита щитовидная железа.

Какое же влияние имеет гормон щитовидной железы?

При метаморфозе головастика часть органов (например хвост, жабры) рассасываются, часть вырастает заново (например конечности). На основании некоторых экспериментальных данных можно

сделать вывод, что щитовидная железа ускоряет главным образом резорбцию органов, а рассасывающиеся ткани стимулируют более быстрый рост вновь возникающих частей организма.

Влияние щитовидной железы на линьку

У многих животных периодически сбрасывается верхний покров тела: у земноводных — верхний слой кожи, то же у пресмыкающихся, у птиц — перья, у млекопитающих — шерсть. Удалось установить, что щитовидная железа играет, повидимому, в этих процессах известную роль. При кормлении птиц: кур, голубей, гусей и т. д.

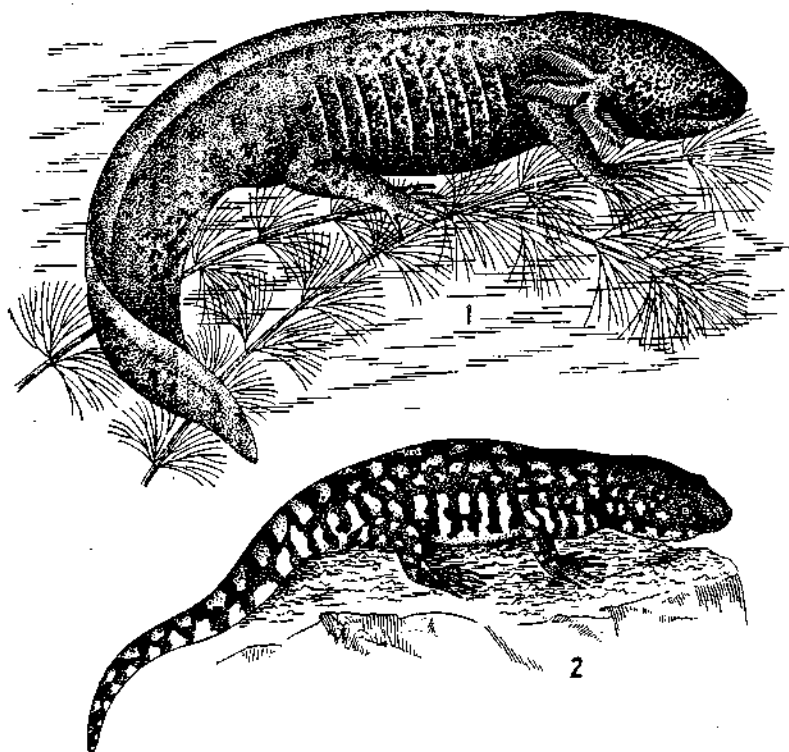


Рис. 187. 1 — аксолотль; 2 — амбистома

щитовидной железой дней через 7 начинается выпадение перьев, причем на 11—13-й день птица делается совсем почти голой (рис. 188). Затем наступает более быстрый рост пера, причем перья частью получаются менее пигментированные. У кур наблюдалось появление после линьки белых перьев, у других птиц (голубей, гусей) такой резкой депигментации не наблюдалось. В настоящее время этот способ вызывания искусственной линьки пытаются использовать для получения нескольких сборов пуха и пера с одного живого гуся.

Как влияет на линьку удаление щитовидной железы, еще достаточно не выяснено: в некоторых опытах у тиреоидэктомированных (с удаленной щитовидной железой) птиц линьки не происходило, в других она наблюдалась.

*Половые железы
и влияние вырабаты-
ваемых ими гормонов
на развитие
организма*

Выше уже было указано, что наблюдения над кастрированными животными и людьми показали их большое отличие по облику и поведению от нормальных. Это заставило ученых сделать предположение о том, что половые железы выделяют в кровь особые вещества, влияющие на развитие главным образом вторичных половых признаков. Экспериментальные данные подтвердили это мнение.

Наиболее показательными являются опыты с животными, имеющими яркий половой диморфизм, т. е. резкое отличие самца от самки.

Остановимся подробнее на опытах с курами.

Опыты эти впервые были проделаны Бертольдом, затем Гудалем, Пезаром и М. М. Завадовским. Результаты их видны на рисунке 189.

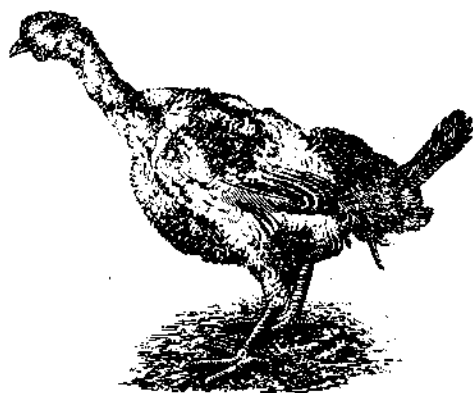


Рис. 188. Курица после кормления сушеной
пшеничной железой

Петух отличается от курицы более ярким и пышным оперением, хорошо развитой бородкой и сережками, большими шпорами на ногах, голосом и половым инстинктом, который выражается в ухаживании за курами, особых повадках и т. д. Если кастрировать молодого петуха, то гребень и бородка у него не вырастают и делаются даже меньше куриных. Кастрированные петухи (каплуны) не поют, и половой инстинкт у них не развивается. Оперение у кастратов такое же, как у нормальных петухов, даже иногда более пышное.

При удалении яичников у курицы наблюдаются более яркие изменения: кастрированная курица развивает петушье оперение, бородка и гребень остаются маленькими, даже со временем делаются меньше, чем у нормальной курицы. Таким образом, кастрированную курицу очень трудно отличить от кастрированного петуха, оба они превращаются в каплуна, имеющего петушье оперение, недоразвитые бородку и гребень. Каплун не поет и не обнаруживает полового инстинкта.

Эти опыты приводят к выводу, что развитие признаков кастрата не зависит от влияния половых гормонов, так как они развиваются в отсутствии и того и другого гормона. Такие признаки М. Завадовский предложил назвать *независимыми* от полового гормона.

С другой стороны, развитие гребня, бородок, голоса и инстинкта происходит только при наличии мужского полового гормона в организме, а куриное оперение развивается только под влиянием женского полового гормона. Эти признаки названы *зависимыми* вторично-половыми признаками.

Можно было ожидать, что при действии женского полового гормона на кастрированного петуха у него разовьются куриные при-

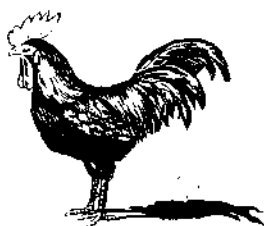
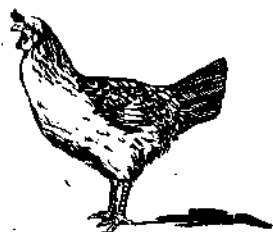
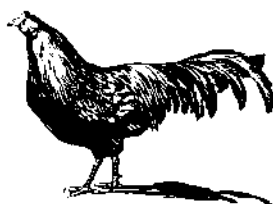
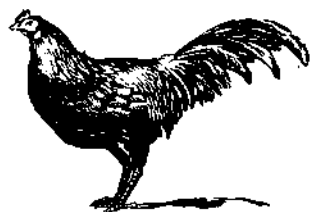


Рис. 189. Изменение вторичных половых признаков у кур

Левый ряд сверху вниз: нормальный петух, кастрированный петух, кастрированный петух с пересаженным ему яичником. Правый ряд сверху вниз: нормальная курица, кастрированная курица, кастрированная курица с пересаженным семенником (по Завадовскому)

знаки. Действительно, так и получается. Если кастрированному петуху пересадить хотя бы часть яичника, которая приживется и начнет выделять гормон, у петуха появляются куриное оперение, осанка, голос, он делается неотличимым от настоящей курицы — отличие составляют лишь сохраняющиеся у него шпоры. Яичник вырабатывает яйца, но они остаются в полости тела и не выводятся наружу, так как яйцеводы не развиваются.

При пересадке семенника кастрированной курице в ее организме также происходят изменения, и она превращается в петуха: вырастают гребень, борода, появляется петуший инстинкт и голос. В семеннике можно обнаружить живые сперматозоиды, которые также не выделяются из-за отсутствия проводящих путей.

Иногда превращение пола происходит и без постороннего вмешательства. Часто наблюдается, что под старость курица начинает петухом. Один интересный случай превращения пола описан зоологом Кру (1923). Одна курочка 3½ лет, которая до того несла нормально яйца и выводила цыплят, начала петухом, перелиняла, у нее выросло петушье оперение, затем она стала ухаживать за курами, и в конце концов удалось пронаблюдать, что она оплодотворила одну курицу, и было получено 2 птлелнка. При вскрытии выяснилось, что яичник ее (у птиц развит только левый яичник, а правый — в рудиментарном состоянии) был поражен туберкулезом и в ткани его образовался семенник, а рудиментарная правая железа также образовала семенник. В семенниках образовались сперматозоиды, и курица оказалась способной оплодотворить яйцо! Объяснить это можно тем, что туберкулезный процесс в яичнике изменил обмен веществ организма, и создались условия, благоприятные для развития сперматогенной ткани.

У млекопитающих также известны случаи превращения пола. Достаточно яркий половой диморфизм наблюдается между самцом и самкой антилопы пильгау, между быком и коровой серой украинской породы. Кастрированные животные имеют окраску, более близкую к окраске самки; этим они отличаются от птиц; кастрированные птицы ближе по внешнему виду к самцу, а кастрированные млекопитающие — к самке. У человека тип кастрата также ближе к женскому, чем к мужскому. У кастрированных в молодом возрасте мужчин расположение волос на лобке, строение скелета, отложение жира такие, как у женщин. Наблюдается большее развитие грудных желез, голос остается высоким. Также влияют половые железы на рост: кастраты обычно довольно высокого роста, кости у них длинные и тонкие. Половой инстинкт у них отсутствует. Кастрация людей производилась в некоторых религиозных сектах, а также для некоторых «практических целей» — для получения евнухов, стражей гаремов на Востоке, для получения хора «ангельских сопрано», т. е. певчих, у которых голос оставался бы по-детски высоким, для папского хора.

Интересным является вопрос, какая часть половой железы выделяет гормон? Относительно семенника вопрос не может считаться окончательно решенным. Полагали, что в этом отношении имеют значение «интерстициальные клетки», т. е. клетки, лежащие между семенными капальдами (Штейнах). Этому воззрению, однако, противоречат многие наблюдения, так как повышение выделения гормона не всегда сопровождается разрастанием интерстициальных клеток, и известно, что в некоторых случаях они в семенниках почти отсутствуют, тогда как выделение гормона идет нормально.

Другие эндокринологи считают, что процесс выделения гормона связан непосредственно с процессом сперматогенеза и гормон является продуктом разрушения стенок семенных канальцев, так называемого «сертолиева слоя». Третьи полагают, что выделение гормона идет независимо от процесса сперматогенеза, так как у некоторых самцов, у которых семенники не спускаются в мошонку, а остаются в полости тела (такие животные называются крипторхами), сперматогенез отсутствует, но гормон вырабатывается нормально. Сторонники этой теории придают наибольшее значение в выделении гормона клеткам сертолиева слоя, не отрицая также роли интерстициальных клеток.

Относительно женской половой железы мы располагаем более определенными данными. Местом выработки женского полового гормона являются фолликулы или граафовы пузырьки, поэтому женский половой гормон называют фолликулярным гормоном, или *фолликулином*. Но кроме фолликулина яичник вырабатывает еще гормон, оказывающий совсем другое влияние на организм, — это гормон желтого тела, или *лутеиновый гормон*. На месте лопнувшего фолликула в яичнике разрастается железистый эпителий, и образуется желтое тело, функционирующее как железа внутренней секреции во все время беременности. Если же оплодотворения не происходит, то желтое тело рассасывается.

Фолликулярный гормон оказывает влияние на развитие вторичных половых признаков и регулирует периодическое изменение состояния слизистой оболочки матки и влагалища, в которых во время овуляции происходит отпадание верхних слоев клеток (слизистой оболочки), и у животных наблюдается так называемая стадия течки. Эти процессы как бы готовят матку к принятию оплодотворенного яйца. Но без влияния гормонов желтого тела прикрепления зародыша к стенке матки не происходит, и развитие его невозможно. Кроме того, гормон желтого тела приводит в функционирующее состояние молочные железы. Таким образом, для полного развития женского организма необходимо действие и того и другого гормонов.

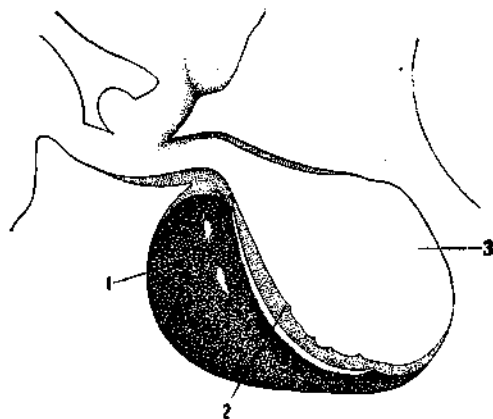


Рис. 190. Схема строения гипофиза

1 — передняя доля; 2 — промежуточная; 3 — задняя

Нижний мозговой придаток — гипофиз

Гипофиз помещается на нижней стороне промежуточного мозга и лежит на так называемом турецком седле клиновидной кости. Гипофиз состоит из трех долей: передней — железистой доли, промежуточной и задней — мозговой (рис. 190).

Изучение гистологического строения гипофиза показывает, что передняя доля его обильно снабжена кровеносными сосудами и состоит главным образом из эпителиальных клеток; в промежуточной доле кровеносных сосудов и эпителиальных клеток меньше (она развита не у всех животных). Задняя доля состоит из нервной ткани (но не из настоящих нервных клеток, а из невроглии); кровеносными сосудами она снабжена плохо.

Гипофиз выделяет, повидимому, большое количество различных веществ, оказывающих влияние на многочисленные функции организма. Особенно важными для процесса развития являются вещества, вырабатываемые передней долей.

Удаление гипофиза у животных, хотя большей частью довольно

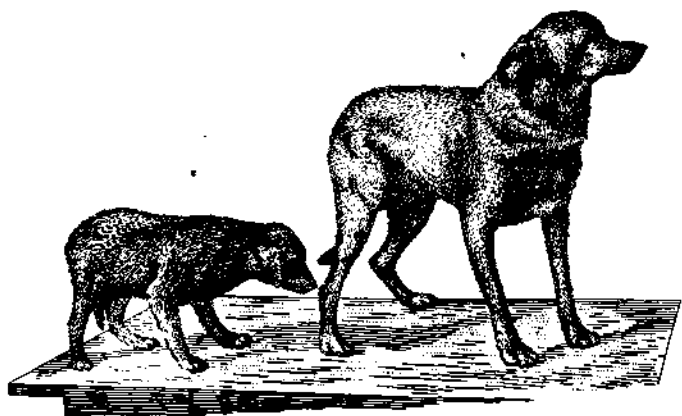


Рис. 191. Собаки одного помета в возрасте 12 месяцев. У левой из них был удален гипофиз в возрасте $2\frac{1}{2}$ месяцев

сложно, но все же удается. Выяснилось, что удаление его у молодых животных оказывает задерживающее влияние на рост (рис. 191). Оперированные животные почти не росли. Те же явления наблюдаются



Рис. 192. Американские карлики: 1. «Мисс Милла», имевшая в 12 лет рост 72 см и 6,6 кг веса. 2. «Генерал Майт», весивший в 16 лет 6,57 кг при росте 82,4 см

и у людей: при гипофункции передней доли они остаются карликами (рис. 192). Гипофизарные карлики отличаются сильно от кретиннов — они обычно нормальны в отношении психики, но часто у них наблюдается недоразвитие половых желез. Есть также указания на то, что гиперфункция передней доли гипофиза вызывает усиление роста: у людей бывает иногда заболевание, вызываемое нарушением работы передней доли гипофиза, которое называется *акромегалией* (рис. 193). При акромегалии сильно разрастаются отдельные части тела: руки, ноги или, например, язык так увеличивается, что не помещается во рту. Повидимому, и случаи чрезмерного роста (гигантизма) также объясняются гиперфункцией передней доли гипофиза. Гигантизм развивается в том случае, если чрезмерное выделение гормона нача-

лось до окончания роста. При кормлении головастика веществом гипофиза наблюдался их усиленный рост, то же явление наблюдали и на аксолотлях. У млекопитающих удавалось получить усиление роста при впрыскивании им в кровь вытяжек передней доли гипофиза.

В последнее время вещество, усиливающее рост, получено из передней доли гипофиза, оно может быть названо «гормоном роста».

Кроме стимуляции роста, передняя доля гипофиза оказывает очень сильное влияние на развитие половых желез, причем особенно хорошо изучено ее действие на яичник. Впрыскивание вещества из передней доли гипофиза неполовозрелым мышам или крысам вызывает у них через 100 часов сильные изменения в яичнике и половых путях: в яичнике образуются зрелые фолликулы и желтые тела, наступает стадия течки — организм становится половозрелым.

Проф. Цондеку удалось даже наблюдать, что у такой крысы произошло оплодотворение, и она забеременела. Интересным является тот факт, что у беременных женщин гипофиз работает настолько интенсивно, что гормон его выделяется в избытке и удаляется из организма с мочой. Поэтому моча беременных женщин также имеет силу вызывать раннее половое созревание. На этом основан способ диагностики ранней беременности (тест Цондека — Ашхейма). Мочу женщины впрыскивают молодой самке мыши или крысы. Через 100 часов (или даже через 50 часов — в последнее время) животное вскрывают и если в яичнике наблюдается созревание фолликулов и появление желтых тел, из этого делается вывод, что женщина беременна.

Гормон полового созревания, выделяемый гипофизом, полученный из мочи беременных, получил название «пролана». Правда, еще не выяснено, что половой гормон гипофиза и пролан, выделяемый из мочи беременных, одно и то же вещество. Есть факты, указывающие на некоторое различие в их действии. Этот вопрос может быть разрешен только тогда, когда эти вещества будут получены в чистом виде.

У молодых самцов удавалось вызвать введением пролана рост семенных пузырьков, в них наблюдались начальные стадии сперматогенеза, но до окончательного выделения зрелых сперматозоидов дело не доходило. Есть наблюдения, свидетельствующие о том, что при отсутствии в организме гормона передней доли гипофиза не происходит

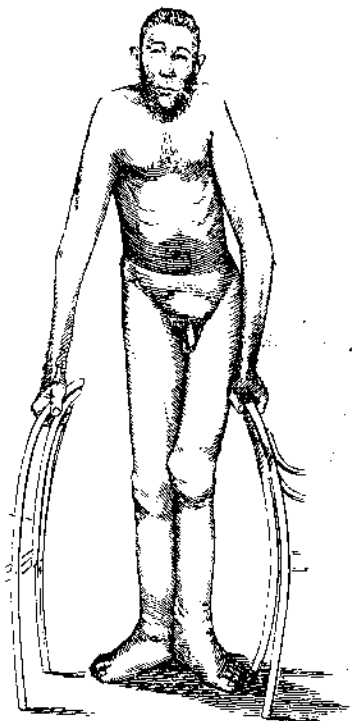


Рис. 193. 36-летний гигант — акромегалик, ростом 247 см, с признаками мышечной слабости

выделения яиц и оплодотворения. Таким образом, этот гормон является главным регулятором работы половых желез.

Кроме этих двух гормонов, гипофиз выделяет вещества, оказывающие влияние на жировой обмен организма (передняя доля), на выделение воды, на сокращение гладкой мускулатуры, кровяное давление (задняя доля) и т. д., а также влияет на окраску земноводных (задняя доля). Если у лягушки или аксолотля удалить гипофиз, что довольно просто можно сделать через небо, разрезав кость, то через некоторое время животное светлеет. Посветление это зависит от сжатия темных пигментных клеток, которые опять расправляются, если животному впрыснуть вытяжку задней доли гипофиза (рис. 194).

*Взаимодействие
между железами
внутренней секреции*

Из разобранных выше данных ясно, что нельзя рассматривать действие одной железы независимо от других. Если поставить вопрос, какая железа регулирует рост, то придется сказать, что и гипофиз, и щитовидная железа, и половые железы влияют на рост организма. То же можно сказать и о половом созревании. Чем дальше идет изуче-

ние эндокринологии, тем больше накапливается фактов, говорящих о взаимном влиянии эндокринных желез. Гипофиз, что ясно из предыдущего, стимулирует работу половых желез. С другой стороны, есть данные, которые говорят за то, что эпифиз (верхний мозговой придаток) и зубная (или вилочковая) железа являются антагонистами половых желез. И зубная железа и эпифиз изучены еще очень мало, но о зубной железе известно, что она развита хорошо у молодых животных,

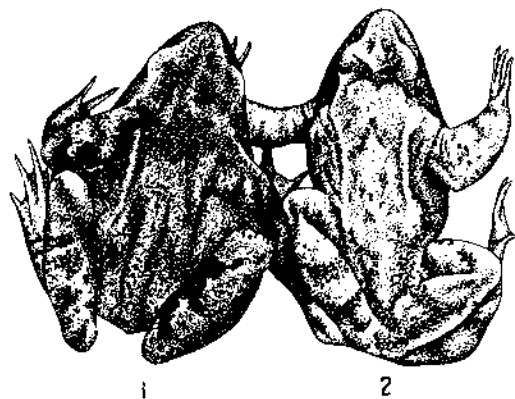


Рис. 194. Две лягушки (*Rana temporaria*)

1 — удалена только передняя доля гипофиза, 2 — весь гипофиз полностью. В результате полного удаления гипофиза — посветление тела

а к старости почти совсем перестает функционировать: ее железистая ткань перерождается в жировую. При преждевременном половом созревании часто находили, что зубная железа очень мала. При удалении половых желез она часто сохраняется дольше нормального. В других случаях, при раннем половом созревании, наблюдалось разрушение ткани эпифиза. При этом у мальчиков признаки развивались очень рано (6—8 лет), ломался голос, вырастали волосы на лобке и подмышками, начиналось выделение сперматозоидов. Опыты над животными во многих случаях дали сходный результат: при удалении эпифиза у крыс, кроликов, собаки и других животных сильно разрастались семенники, и наблюдалось преждевременно половое созревание.

Эти опыты и наблюдения создают впечатление, что эпифиз тормозит развитие половых желез и при удалении его они начинают функционировать сильнее. Такого влияния эпифиза на яичник установить

не удалось: опыты в этом отношении дают большей частью отрицательные результаты.

Антагонистами являются также гормон надпочечников — *адреналин* и гормон поджелудочной железы — *инсулин*. И тот и другой оказывают влияние на углеводный обмен организмов. Но в то время как повышенное выделение адреналина увеличивает содержание сахара в крови, инсулин тормозит расход гликогена в печени. Недостаточное выделение инсулина ведет к чрезмерному растворению гликогена, сахара в крови делается слишком много, и он даже удаляется с мочой. Эту болезнь — диабет (сахарное мочеизнурение) — часто успешно лечат введением инсулина в организм.

Примеров взаимодействия желез можно было бы привести очень много: в общем каждая железа оказывает влияние на функцию других, иногда она стимулирует, иногда тормозит их работу. Многие данные свидетельствуют о том, что гипофиз стимулирует развитие половых желез, а с другой стороны, половые железы тормозят функцию гипофиза. Таким образом, взаимоотношения желез в организме являются очень сложными. Взаимоотношения эти изменяются в течение жизни организма: вначале, в период юности, имеют большее значение зобная железа, эпифиз, затем — половые железы; эти изменения функции желез стоят в связи с изменением общего обмена веществ в организме, с другой стороны, они являются также причиной дальнейших изменений состояния организма.

Старость и смерть Всякий организм проходит известный цикл развития в течение своей жизни, причем в начале развития в нем преобладают процессы ассимиляции, которые ведут к накоплению синтезируемых органических веществ и интенсивному росту. Затем энергия роста довольно быстро падает, размножение клеток сменяется их дифференцировкой. В период зрелости между процессами ассимиляции и диссимиляции наблюдается некоторое равновесие, но затем наступает старость, которая характеризуется преобладанием процессов диссимиляции, процессов разрушения. В старости нарушается координация всех жизненных явлений. При старении человека наблюдаются в организме следующие явления: накапливаются продукты обмена, изменяется химический состав живого вещества, происходит дегенерация нервной системы: уменьшаются объем и вес мозга, дегенерируют нервные клетки, в которых накапливается пигмент, хроматин ядра собирается в комья. Изменяется состояние кровеносной системы — стенки сосудов обызвествляются (артериосклероз), дегенерирует и само сердце. Большие изменения происходят и в работе желез внутренней секреции, в общем наблюдается понижение их деятельности. В конце концов, в результате дегенерации органов и расстройства координации в их действии наступает смерть организма.

Является ли старость и смерть неизбежным концом жизни, наблюдается ли старение у всех организмов? Ответ на этот вопрос дают следующие слова Энгельса: «Уже и теперь не считают научной ту физиологию, которая не рассматривает смерти как существенного момента жизни, которая не понимает, что отрицание жизни по существу заложено в самой жизни, так что жизнь мыслится в отношении к своему неизбежному результату, заключающемуся в ней постоянно

в зародыше, — смерти». Действительно, старение и смерть многоклеточного организма — неизбежные и закономерные следствия его существования. Возможно ли бессмертие одноклеточных организмов? Вейсман выдвинул мнение о потенциальном бессмертии простейших. Действительно, амеба или инфузория размножаются делением. Когда инфузория достигает предельного роста, она не умирает, а делится на две части. Таким образом, естественной смерти у них как будто не наступает, трупа не остается. Однако оказывается, что в культурах простейших с течением времени наблюдается дегенерация — ослабление деления, накопление внутри клеток продуктов обмена веществ, «старение» культуры. В это время обычно наступает у инфузорий в данной культуре массовая конъюгация, после которой явления дегенерации исчезают. Оказалось, что можно, изолируя инфузорий и не допуская конъюгации, продлить существование их в течение очень большого количества поколений (19 лет, 11 700 поколений в опытах Вудреффа). Но в этом случае, хотя конъюгация и не происходила, наблюдалось деление микронуклеуса и затем слияние разделившихся частей микронуклеуса, которое как бы омолаживало клетку. При этом наблюдалось также разрушение макронуклеуса и выбрасывание из организма инфузории части протоплазмы; часть организма, и притом существенная (микронуклеус), несомненно, отмирала, однако у других одноклеточных организмов — дрожанок, жгутиковых — удавалось наблюдать культуры, которые размножались делением неограниченно долго в соответствующих условиях освещения и питания. С другой стороны, Гартману удавалось, отрезая часть тела у амебы и крупных инфузорий (*Stentor*), сохранять их долго без деления; процесс деления заменялся в этом случае обновлением клетки, благодаря регенерации.

Если к этому прибавить, что многие растения могут неограниченно долго разводиться путем отделения побегов (черенками), что продолжительность жизни некоторых растений очень велика (мамонтово дерево — *Sequoia gigantea*), наконец, что у растений, при наличии старения и отмирания старых частей, продолжается верхушечный рост и образование молодых побегов, то станет ясна вся сложность поставленной проблемы и необходимость ее дальнейшего экспериментального анализа.

Продолжительность жизни организма очень различна. Среди беспозвоночных встречаются формы очень долговечные, например, некоторые моллюски живут до 100, а может быть до 150 лет. Насекомые живут обычно неделю или несколько больше, считая личиночный период, другие до 5—7 лет.

Из позвоночных значительно продолжительностью жизни обладают некоторые рыбы, например, известные случаи, когда щуки доживали до 150 и даже 250 лет; по некоторым мелким рыбам живут не дольше года. Земноводные живут, повидимому, в среднем 2—3 десятка лет. Среди рептилий особенно долговечными являются черепахи, живущие до 200—300 лет. Долго живут также некоторые птицы. Были случаи, когда лебеди, например, жили в неволе больше 100 лет. Млекопитающие не так долговечны — большая часть живет не больше 20 лет. Только слоны достигают 150—200-летнего возраста.

Как правило, продолжительность жизни связана со способностью более или менее длительного роста особи животного: чем дольше оно

растет, тем продолжительнее жизнь, поскольку происходит процесс деления клеток и старые клетки сменяются более молодыми. Из этого не следует, что крупные формы всегда живут дольше, чем мелкие, поскольку интенсивность роста может не совпадать с увеличением размеров. У некоторых видов смерть наступает непосредственно после периода размножения.

Продолжительность жизни растений также очень различна — от нескольких месяцев у однолетних растений до нескольких тысяч лет, причем особенно долго живут хвойные (ели — от 1200 до 1300 лет, тисс — 3000 лет).

Различная продолжительность жизни организмов является признаком, выработавшимся у них в результате длительного процесса эволюции.

Каковы же причины старости? На этот счет существует ряд теорий, которые выдвигают как главную причину одно из изменений, происходящих в организме при старении. Так, например, Мечников считал, что в организме происходит борьба между его частями, причем организм все время отравляется токсинами, которые вырабатываются в нем. Большое влияние на выработку токсинов имеют бактерии, живущие в кишечнике. Более дифференцированные клетки — нервные, мускульные — скорее отравляются токсинами, ослабевают, и за их счет получают преимущество неспециализированные клетки, например соединительная ткань. Мечников указывал, что ослабленные нервные клетки пожираются фагоцитами. Но дальнейшие исследования установили, что фагоциты пожирают только погибшие нервные клетки, очищая от них организм, а не являются причиной их гибели. Есть указания, что они даже очищают нервные клетки от собирающегося в них пигмента. Считать кишечных бактерий причиной старости также не приходится, так как стареют и такие организмы, у которых кишки нет, но, конечно, состояние кишечного канала может оказать влияние на преждевременное старение человека. Майнот считает, что причиной старости является дифференцировка клеток, препятствующая клеточным делениям. Дифференцированные клетки теряют способность размножаться и изнашиваются раньше других. Ружичка считает причиной смерти изменение коллоидного состояния протоплазмы, которая с течением жизни теряет воду, делается более густой, в связи с этим в ней нарушается обмен веществ. Эта теория была так понята последователями Ружички, что они стали сравнивать старение коллоидов в протоплазме со старением неживых коллоидов, не проводя между этими процессами достаточно ясного различия, что привело к механистической теории, сводившей процесс старения к физическим изменениям в коллоидах. Интересна точка зрения Шмальгаузенца, который считает причиной смерти не дифференцировку клеток, а ограничение роста организма, который прекращается, может быть, в связи с расходом запаса энергии, может быть, — под влиянием тормозящих рост гормонов. Клетки перестают делиться, изнашиваются и благодаря падению процессов ассимиляции не могут замещаться новыми. В изношенных клетках накапливаются продукты распада, которые являются ядовитыми и отравляют организм.

Раньше всего изнашиваются нервные клетки, которые неспособны замещаться новыми. Атрофия же нервных клеток ведет к нарушениям

процессов питания и дегенерации других органов, из которых особенно большое значение имеют железы внутренней секреции.

Другие авторы (Лоран, Завадовский) считают, что нарушение работы эндокринных желез — не следствие, а причина старости, так как их деятельность, вообще, имеет большое значение в смене стадий при развитии организма. Однако едва ли эта точка зрения является правильной, а между тем на этом допущении основаны многие работы по омоложению организмов.

Омоложение

Возникает вопрос: возможно ли омоложение организмов?

Все опыты по омоложению основаны на признании большого значения эндокринных желез в процессе старения. Первые опыты с омоложением организма были проделаны Броун-Секаром. Он указывал на омолаживающий эффект гормона половой железы. Дальнейшие опыты проводились в том же направлении, причем были предложены различные способы. Особенно большой расцвет в области разных методик омоложения наблюдался в Западной Европе во время и после империалистической войны. Один из способов, предложенный и разработанный С. Вороновым, работающим в Париже, заключается в том, что старому животному пересаживают в ткань семенника, делая на нем надрез, кусочки семенника от молодого животного. Если пересаженные части хорошо приживаются, то эффект иногда бывает очень большой. Так, Воронов описывает случай омоложения старого, 12-летнего, барана (предел жизни барана 14 лет). Баран этот страдал недержанием мочи, ноги у него дрожали, шерсть почти вылезла. Ему пересажен был семенник двухлетнего барана. Три месяца спустя дрожание ног и недержание мочи исчезли, походка стала бодрой, выросла шерсть. У него пробудился половой инстинкт, и от него получено было несколько ягнят. Эффект от пересадки сказывался в течение нескольких лет. Такие же результаты были получены Вороновым при операциях, произведенных над быками, лошадьми. Также проделывал он операции над людьми, пересаживая им семенники от обезьян.

Другой метод был предложен Штейнахом. Он перевязывал старым самцам крыс семявыносящий канал на одном семеннике. После этой операции наблюдались также большие изменения в поведении и внешности крыс: они делались более бодрыми, появлялся угаснувший половой инстинкт, шерсть вырастала вновь. Эти явления вызывались тем, что семенник с перевязанным каналом не продуцировал сперматозоидов, но зато более интенсивно вырабатывался гормон. Операции по этой методике давали иногда также благоприятные результаты на людях, но эффект от операции наблюдался только в течение нескольких недель, в лучшем случае — месяцев.

Эти методы «омоложения» произвели в свое время настоящую сенсацию, но надо сказать, что результаты их иногда были преувеличены и описания опытов носили часто недостаточное серьезный и научный характер.

Но можно ли считать, что при усилении работы половых желез происходит настоящее омоложение организма? Конечно, нет, так как старые изношенные клетки не могут стать молодыми (например первые клетки). Усиление работы половой железы оказывает известное

взабавляющее влияние на организм, главным образом на его половую сферу, и в этом отношении результаты эти имеют большое значение, особенно в сельском хозяйстве. Продлить способность к воспроизведению у какого-нибудь ценного производителя иногда очень важно. Поэтому в настоящее время в СССР разрабатываются методы омоложения более простые: хорошие результаты дает травматизация (напесение раны) одного из семенников (методика Лебединского). Наиболее длительный эффект дает методика Воронова, но и при методике Воронова пересаженный семенник не остается нормальным. Повидимому, все случаи «взабавляния» организма наблюдаются потому, что большое количество гормона выделяется в семеннике во время распада канальцев; дегенерация их наблюдается и при методике Штейнаха. Метод травматизации также ведет к дегенерации разрушенных частей. При пересадках наблюдается медленное рассасывание трансплантата, которое сопровождается более сильным выделением гормона. Таким образом, все эти методы и не могут дать длительного эффекта: их действие связано не с обновлением железы, а с ее дегенерацией.

В настоящее время пытаются вызвать «омоложение» усилением функции не только половой, но и других желез внутренней секреции, например введением в организм «гравидана». Гравиданом называют мочу беременных женщин, в которой, кроме пролактана, содержится в большом количестве женский половой гормон, а также гормоны других желез.

Но все эти методы, а также и другие способы — гигиенические и профилактические — могут служить для предотвращения преждевременной старости, вернуть же молодость организму невозможно, так как процессы, происходящие в нем и в его клетках, не являются обратимыми.

*Применение науки
о развитии орга-
низма в с.-х. прак-
тике и в медицине*

Из вышеизложенных данных ясно, что развитие таких признаков организма, как рост, отложение жира, продуктивность, работоспособность, регулируется железами внутренней секреции. Умение воздействовать на развитие этих признаков в течение жизни животного должно быть использовано в сельском хозяйстве в связи с проблемами повышения продуктивности животных в отношении мяса, шерсти, количества даваемого потомства и т. д.

Было уже указано выше, что в настоящее время пытаются применить гормон щитовидной железы для вызывания искусственной линьки у птиц: в настоящее время выработаны дозы (50—60 г) щитовидной железы, после дачи которых гусям выпадения пера не происходит, но так ослабляется его связь с кожей, что снять его без повреждения кожи очень легко. При этом во многих случаях не наблюдалось понижения в весе и ухудшения вкуса мяса у подопытных птиц. Работы в этой области, а также в области изучения влияния кормления щитовидной железой на качество мяса и количество жира у птиц еще не закончены.

Очень давно в животноводстве применялась кастрация животных. В одних случаях кастрация приводит к получению более жирных животных: свиней, овец, кур. В других случаях, под влиянием кастрации, изменяется нрав животного: оно становится более спокойным, и делается возможным применение его для сельскохозяйственных

работ: кастрированный бык дает спокойного вола, жеребец — мерина. Об опытах «омоложения» при помощи воздействия на половые железы было сказано выше.

В последнее время, в связи с открытием пролана и его сильного влияния на развитие половых желез, ставятся многочисленные опыты, в которых, путем введения в организм животного определенных доз пролана, возвращается способность к воспроизведению у старых животных или получается потомство от тех животных, которые раньше его не давали. Подобные опыты производились в Институте животноводства (М. Завадовский, Кабак) над овцами, причем половозрелые ярки, приведенные действием пролана в состояние течки, дали приплод. Кроме того, впрыскиванием пролана удастся привести животных в состояние течки, что важно при применении искусственного осеменения.

Ведется работа по повышению яйценоскости действием препаратов различных эндокринных желез.

О применении препаратов эндокринных желез в медицине говорилось выше в связи с изложением функций той или иной железы. Кроме введения препаратов, пользуются в медицине также методом трансплантации желез. В последнее время большое внимание обращено на гравидан: изучается его влияние на различные заболевания как у человека, так и у животных. В частности, введением гравидана лечат инфекционный аборт — заболевание, довольно широко распространенное среди с.-х. животных.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Завадовский М. М., Динамика развития организма, 1931.
 2. Немцов, Курс эндокринологии для биологов и животноводов.
 3. Тренделенбург, Гормоны, 1931.
 4. Шмальгаузен, Проблема смерти и бессмертия, 1936.
-

ГЛАВА XII

ОРГАНИЗМ КАК ЦЕЛОЕ

СОДЕРЖАНИЕ. Регенерация. Способность к регенерации у представителей различных типов животного мира. Как и из чего регенерирует новый орган. Гетероморфозы. Аутономия. Влияние различных условий на регенерацию. Трансплантация. Проблемы, разрешаемые опытами с трансплантациями. Химеры. Практическое значение трансплантаций. Культура тканей вне организма. Изолированные органы.

Неправильный механистический взгляд на организм как на сумму отдельных органов был свойствен многим эндокринологами, рассматривавшим деятельность каждой железы изолированно, медикам, обращавшим внимание лишь на лечение пораженного органа и не связывавшим заболевание его с общим состоянием организма. Однако процессы развития организма, регуляции его жизнедеятельности невозможно было объяснить с точки зрения, рассматривавшей организм лишь как сумму частей, и возникающее затруднение приводило к признанию некоторыми биологами особой силы, обуславливающей целостность и гармоничность живых организмов. Отсюда возникли виталистические учения о «жизненной силе», «энтелехии», бороться с которыми механистический материализм не в силах.

Материалистическая диалектика, однако, дает возможность правильно понять взаимоотношение целого и части. «Ни механическое сложение костей, крови, хрящей, мускулов, тканей и т. д., ни химическое — элементов не составляет еще животного. Организм не является ни простым, ни составным, как бы он ни был сложен», — писал Энгельс. Так же, как жизнь организма зависит от взаимодействия всех его органов и тканей, так и жизнь каждой клетки регулируется жизнью организма как целого.

В связи с этим особый интерес приобретает изучение нарушения целостности организма: явлений регенерации, трансплантации, а также культивирования тканей и органов вне организма.

Регенерация

Регенерацией называется способность организма восстанавливать утраченные части. Способность эта, правда в слабой степени, имеется и у человека. Верхние слои клеток кожи постоянно сбрасываются и заменяются новыми — это наблюдается и у других организмов, где процесс линьки повторяется регулярно. Такая регенерация, происходящая в организме закономерно, носит название физиологической. Физиологической регенерацией является также восстановление недостающих частей организма во время бесполого размножения одноклеточных, вегетативного размножения

червей и т. д. Во многих внутренних органах, например железах, одни клетки заменяются другими.

Другим, в данном случае более для нас интересным, типом регенерации является регенерация травматическая, наблюдающаяся в том случае, если организм восстанавливает часть, удаленную насильственным образом. У человека этот второй тип наблюдается при заживлении поранений, причем регенерируют участки ткани, но способности к восстановлению целых органов у человека и других млекопитающих нет. Однако у многих животных способность эта развита очень сильно.

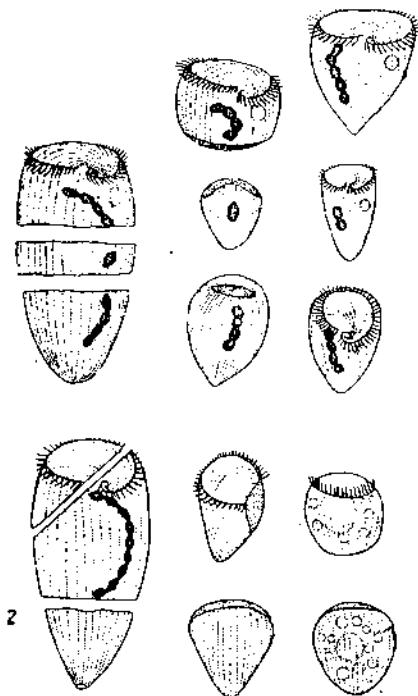


Рис. 195. Регенерация у инфузории *Stentor*, разрезанной на 3 части

1 — каждый участок содержит ядро и восстанавливает целый организм; 2 — безядерные участки погибают.

Способность к регенерации у представителей различных типов животного мира

У простейших способность к регенерации развита сильно: можно разре-

зать одноклеточное на много частей, и каждая часть даст целый организм, если только в ней имеется ядро. Опыты делались с корненожками, жгутиковыми, инфузориями. В опытах с инфузорией *Stentor* Морганом было выяснено, что $\frac{1}{64}$ часть тела восстанавливает целый организм. В опытах с инфузорией *Dileptus* восстанавливался организм из $\frac{1}{75}$ части тела. Не все части тела инфузории обладают одинаковой способностью к регенерации; так, например, задний конец у *Paramecium caudatum* регенерировал легче, чем передний.

У инфузорий большое значение для регенерации имеет макронуклеус. Участки тела, в которые он не попадает, обычно скоро дегенерируют (рис. 195). Роль микро-нуклеуса в процессах регенерации экспериментально не доказана. По всей вероятности, часть тела без

него окажется неспособной к регенерации, так как она не будет содержать хромозом.

У губок, многоклеточных животных, стоящих на низкой ступени организации, наблюдается, однако, довольно слабая способность к регенерации: попытка разводить их, разрезая на части, оказалась неудачной. Но если губку протереть через сито, то отдельные клетки, сползаясь, снова могут дать губку.

У близких к губкам кишечнотелостных способность к регенерации очень велика. Известны опыты, в которых целая гидра восстанавливалась из $\frac{1}{200}$ части тела. Регенерация идет у нее очень быстро: отрезанные щупальцы восстанавливаются в течение двух-трех дней; гидра вырастает вновь из маленькой части тела в течение 10—20 дней. Одна-

ко и у гидры также не все части тела обладают одинаковой способностью к регенерации: из одного щупальца гидра не может восстановиться, но если щупальце отрезано с частью гипостома, то из него восстанавливается целое животное.

Из других животных с высокой способностью к регенерации следует отметить червей. Много опытов ставилось с ресничными пресноводными червями — планариями. Различные виды этих червей довольно часто встречаются в пресных водоемах на дне, главным образом на гниющих листьях. Планарию можно разрезать на несколько частей, и из каждой восстанавливается целый организм (рис. 196). Общеизвестной является высокая способность к регенерации у земляного червя. У червей также разные части тела обладают различной способностью к регенерации.

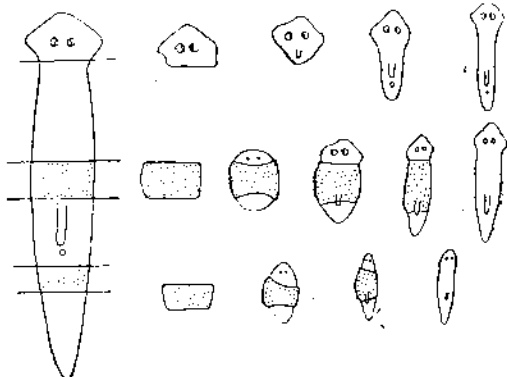


Рис. 196. Регенерация у планарии (*Planaria maculata*), у которой отделена голова и вырезаны два участка из середины тела. Все три участка превращаются в маленьких планарий

Далее, хорошо известна способность морских звезд восстанавливать все тело из одного луча (рис. 197). Другие иглокожие обладают также высокой регенерационной способностью.

Хуже регенерируют отрезанные органы у моллюсков. У членистоногих (насекомых, ракообразных, пауков и многоножек) способность к регенерации значительно ниже. Они могут восстанавливать конечности, ротовые придатки, крылья, но не восстанавливают других участков тела.

У позвоночных животных способность к регенерации еще ниже: рыбы могут восстанавливать отрезанные плавники, жаберные крышки. Хвостатые земноводные (тритоны, аксолотли) восстанавливают конечности, хвост, глаза, а у бесхвостых (лягушек, жаб) способность эта наблюдается только в личиночной форме: после метаморфоза способность к регенерации значительно ослабевает.

Среди пресмыкающихся ящерицы могут восстанавливать отброшенный хвост, но, вообще, способность к регенерации у них стоит низко.

Еще меньшей способностью к регенерации обладают птицы и млекопитающие; у них регенерируют перья, волосы, роговые образования (когти, ногти, клюв), заживают раны. Особенно большую способность к регенерации проявляют ткани желез внутренней секреции: часто наблю-

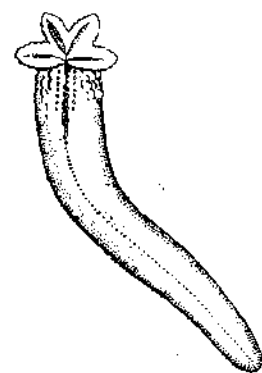


Рис. 197. Регенерация морской звезды из одного луча — «Кометная форма»

дается, что из маленького остатка железы она регенерирует почти полностью.

Из этого беглого обзора способности к регенерации различных типов животного мира можно сделать вывод, что, в общем, чем ниже организация животного, тем больше у него и способность к регенерации. Но это не всегда верно, так как, например, в типе кишечнополостных, где способность к регенерации стоит высоко, встречаются животные с низкой регенерационной способностью (гребневики), также у пиявок, относящихся к типу червей, способность к регенерации очень незначительна. Возможно, что сравнительно низкая регенерационная способность некоторых животных, по сравнению с другими близкими к ним формами, находится в зависимости от относительно большей специализированности данного животного или группы животных. Если мы возьмем для примера такие три формы, как аксолотль, тритон и лягушка, то окажется, что наиболее примитивная из этих форм — аксолотль — обладает наибольшей регенерационной способностью, а наиболее специализированная — лягушка — значительно меньшей. То же можно сказать и о различных группах кишечнополостных и других животных.

Изменяется способность к регенерации в зависимости от возраста: у молодых организмов она выше, чем у взрослых. Так, например, регенерация лапы аксолотля в возрасте 4 месяцев заканчивается в течение месяца, а у взрослого — в течение нескольких (3—4) месяцев.

Регенерация у растений идет обычно несколько иначе, чем у животных: опадающие листья заменяются новыми, которые вырастают не на месте опавших, а из почек. Это, вообще, — явление, характерное для растений: новые органы у них появляются не на месте, старых, а в другом месте, причем эти органы развиваются из заложенных в растении элементов, которые при поранении растения стимулируются к развитию. В некоторых случаях регенерация идет так, как у животных, т. е. новый орган развивается на месте утраченного.

Как и из чего регенерирует новый орган

Процесс регенерации изучался с гистологической стороны у различных животных — у земноводных, земляных червей и т. д.

Схема этого процесса следующая: вытекающая из пораненных сосудов кровь свертывается на месте раны, образуя кровяной сгусток (рис. 198). По поверхности этого сгустка начинают разрастаться эпителиальные клетки, которые покрывают поверхность раны. Остатки пораненных тканей дегенерируют и замещаются размножающимися путем интенсивного деления недифференцированными клетками, образующими так называемую бластему. Из бластемы дифференцируются затем ткани регенерирующего органа. При регенерации переднего конца тела земляного червя некоторые органы развиваются путем разрастания соответствующих тканей: в регенерационную почку проникают выросты из брюшной нервной цепочки и кишки. Другие же органы (выделительные, сосуды и т. д.) образуются заново из недифференцированных клеток бластемы. Интересно отметить, что плоскость нарастания регенеративной почки всегда ориентируется перпендикулярно к плоскости разреза.

За счет каких клеточных элементов происходит регенерация? Этот вопрос очень важен. Многие биологи допускают три возможности:

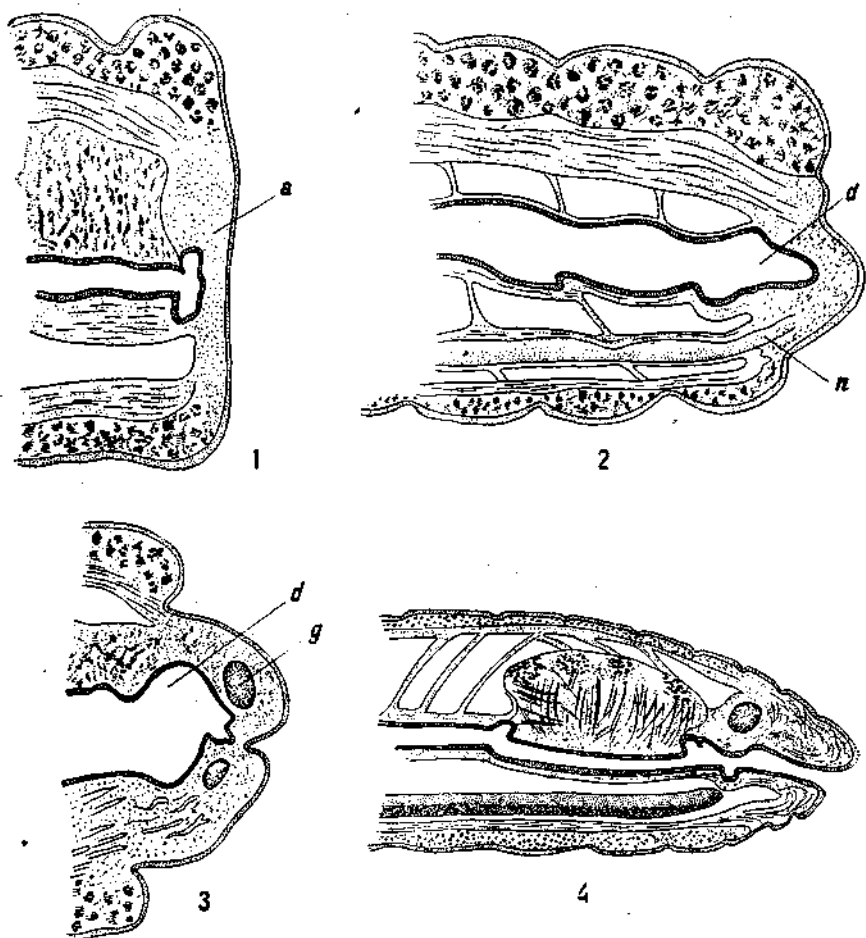


Рис. 198. Разрезы через переднюю регенерирующую часть тела земного червя. 1—4—последовательные стадии процесса регенерации

a — пробка из кровяных клеток, *d* — кишечник, *n* — первая цепочка, *g* — надпочечный ганглий

1. Регенерирующая ткань развивается за счет размножения оставшихся клеток такой же ткани. Это, действительно, наблюдается при регенерации эпителия, соединительной ткани и т. д. Но было установлено, что, например, кость у хвостатых амфибий может восстанавливаться и при полном удалении костных и хрящевых элементов, причем кость в регенерационной почке начинала развиваться от дальнего конца (дистального) по направлению к телу.

2. Новые ткани развиваются из индифферентных, неспециализированных клеток. Наличие таких индифферентных клеток и участие их в процессе регенерации хорошо изучено у гидры: у нее есть особые, слабо дифференцированные, интерстициальные клетки, которые начинают интенсивно размножаться во время регенерации и дают все

остальные типы клеток. Отсутствием в щупальцах интерстициальных клеток Шульц объясняет их неспособность дать регенерацию всего тела гидры.

При изучении регенерации у червей также выяснилась большая роль мало дифференцированных резервных клеток. Повидимому, способность организма к регенерации стоит в тесной связи с присутствием в нем таких резервных, мало дифференцированных клеток.

3. Путем передифференцировки клеток одной ткани в клетки другой. К такому заключению пришел Дриш в своей работе о регенерации у асидии клавеллины (*Clavellina*) (рис. 199). Он вырезал у молодых

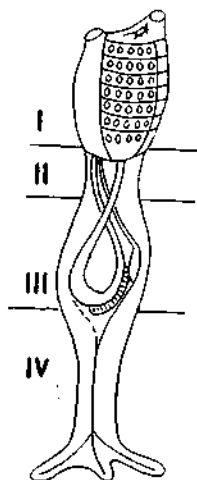


Рис. 199. Строение асидии клавеллины

I—жаберный мешок, выше которого находится сифон с гаплексом между нитями; II—область передней и задней кишки; III—внутренний мешок с желудком, кишкой, сердцем и половыми железами; IV—столон

асидий жаберный мешок и наблюдал, что при этом как будто его клетки дедифференцировались, жаберный мешок превращался в однородную клеточную массу, из которой затем восстанавливалась целая асидия. Таким образом, в этом случае как бы наблюдалась передифференцировка специализированных клеток. Такие же факты якобы происходящей дедифференцировки ткани с последующей передифференцировкой были описаны Шульцем у гидры и у планарий. На основании своих наблюдений Шульц приходит к выводу, что клетки могут претерпевать обратное развитие — делаться из дифференцированных эмбриональными.

Дриш же результаты опытов с клавеллиной объясняет таким образом: клетки жаберной корзины превращаются сначала в мало дифференцированные эмбриональные клетки, которые затем, дифференцируясь, дают различные клетки регенерата.

Дриш считает, что явления, происходящие при регенерации, служат хорошим доказательством автономности жизненных явлений, их регуляции, при помощи непротяженной, нематериальной силы — энтелехии. Что заставляет жаберную корзину или отрезанную часть столона (ножки) клавеллины восстанавливать целый организм? Дриш считает, что процесс регенерации обусловлен отчасти величиной отрезанного органа, также и его положением в организме, но это не главное: по его мнению,

процесс регенерации нельзя объяснить химико-физическими явлениями. Если представлять себе организм как машину, то каждая его часть также должна содержать машину, так как все клетки организма происходят из одной, путем ее деления. Дриш говорит, что, «таким образом, эта бесконечно сложная, типично построенная машина должна была бы повторно делиться и при этом сохранять свою целостность. С этим положением нельзя связать никакого смысла — оно бессмысленно». Отрицая механистическое представление об организме как о сложной машине, Дриш приходит к признанию особой силы, регулирующей процессы регенераций, — энтелехии, которая, действуя целесообразно, приводит к восстановлению целого организма.

Эти рассуждения виталиста Дриша наглядно показывают, что бесцельные механистического материализма объяснить процесс регенера-

ции создает благоприятную почву для построения виталистических теорий.

Особенно важным доказательством автономности жизненных явлений Дриш считает наблюдаемый им при регенерации процесс «инволюции», т. е. обратной дифференцировки клеток, где мы имеем дело с обратным ходом жизненных процессов, ведущим, однако, не к смерти, а к уже бывшему ранее состоянию организма. Он считает, что так как эти процессы совершаются ради интересов организма как целого, то если даже они и происходят благодаря действию ферментов, то эти ферменты являются лишь орудием «в руках специфического основного начала» — энтелехии.

Однако Шаксель, ставивший опыт с той же клавеллиной, оспаривает наблюдения Дриша (1914): он исследовал более тщательно процессы, происходящие при регенерации жаберной корзинки, и выяснил, что дифференцированные клетки ее уничтожаются совсем, а новый организм развивается из резервных недифференцированных клеток, всегда имеющих в жаберной корзинке клавеллины.

Таким образом, этот случай регенерации, который описывался раньше как процесс, происходящий путем передифференцировки ткани, идет на самом деле за счет размножения и дифференцировки эмбриональных клеток, т. е. по второму типу. Вероятно, что и другие случаи кажущейся передифференцировки, которые были описаны, найдут подобное объяснение, так как невозможно допустить обратное развитие клеток, дифференцированных в том или ином направлении. Эти факты опровергают рассуждения Дриша о регулирующем влиянии энтелехии.

Виталистическое толкование регенерации, являясь реакционным, не стимулирует дальнейших исследований по изучению причин регенерации, так как все неясное в процессах регенерации объясняется влиянием энтелехии. А между тем в настоящее время открыты уже многие чисто материальные факторы, имеющие большое влияние на процесс регенерации и на его направление. Об этом подробнее будет сказано ниже.

Интересно, что при регенерации иногда органы развиваются не из тех зародышевых листов, из которых они образуются при эмбриональном развитии. Так, например, мускулатура ножек у ракообразных происходит при регенерации не из мезодермы, а из эктодермы, хрусталик, при регенерации глаза тритона, развивается не из выпячивания эктодермального эпителия, а из краев глазного бокала, т. е. из нервной ткани. Однако это станет понятным, если мы вспомним о том, что в таком случае регенерация происходит за счет недифференцированных клеток, рассеянных среди различных тканей организма и дифференцирующихся под влиянием раздражений от соответствующих тканей, повидимому, подобных по своему характеру «организаторам» Шпемана (см. гл. X).

Гетероморфозы Является ли регенерация действительно «восстановлением утраченного» органа, восстановлением гармонически развитого целого организма? Известны случаи, когда взамен удаления части развивается совершенно другое образование. Так, в опытах Гербста, который удалял у десятиногих раков глаз, сидящий на длинном стебельке (рис. 200), иногда развивался вместо

глаза усик. Оказалось, что усик развивался в том случае, когда вместе с удалением глаза удалялся и зрительный ганглий, если же ганглий оставался целым, то развивался глаз. Такие случаи развития другого органа вместо утраченного носят название *гетероморфозов*.

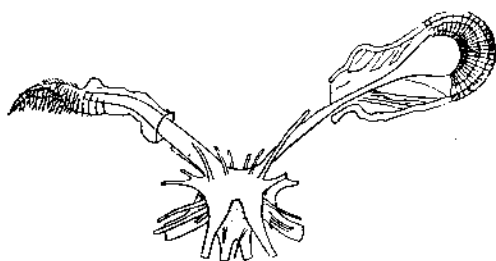


Рис. 200. Гетероморфоз при регенерации у десятиногого рака

Направо — глаз, сидящий на стебельке, влево — ра, лившийся вместо глаза алгениа (по Гербсту)

Гетероморфозы — явление довольно обычное: при регенерации конечностей у земноводных (тритонов, аксолотлей) часто вырастает вместо четырехпалой пятипалая конечность. Образование у них двойных, тройных конечностей и хвостов при регенерации — явление, также довольно обыкновенное (рис. 201). При регенерации хвоста у ящерицы мы также не наблюдаем восстановления

утраченного органа: вырастающий хвост не имеет позвонков и обычно бывает гораздо короче отброшенного.

Всякого рода гетероморфозы представляют собой факты, прямо противоречащие виталистическому пониманию регенерации. Опыт Гербста прямо показывает, что извращение регенерационного процесса зависит от того, что вместе с глазом удален ганглий, какая-то секреция которого оказывает регулирующее влияние на дифференцирующиеся клетки регенерата.

Аутономия

Аутономией называется способность легко отбрасывать какой-нибудь орган, который затем регенерирует, причем обычно отбрасываются те органы, которые легко повреждаются. Так, например, хвост у ящерицы отбрасывается, если ее удерживать за него, причем отбрасывается он в определенном месте. Этот процесс является как бы рефлекторным актом. Также легко отбрасываются конечности у пауков сенокосцев, клещи и конечности у некоторых ракообразных, задний конец тела у некоторых червей, внутренности у голотурий и т. д. Все эти явления объясняются тем, что способность к аутономии выработалась у этих организмов в процессе эволюции как полезное приспособление, помогающее им спастись от врагов.

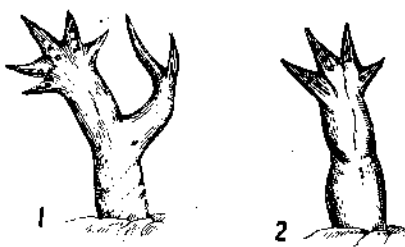


Рис. 201. Гетероморфоз у аксолотлей

1 — передняя конечность, развившаяся в результате регенерации; 2 — нормальная передняя конечность

Процесс регенерации по существу является процессом, аналогичным тем, которые происходят при индивидуальном развитии организма. Поскольку регенерация происходит за счет или недифференцированных резервных клеток или за счет способных к размножению тканевых клеток, понятно, что форма, стоящая на более низкой ступени организации, обладает часто

большой регенерационной способностью, а из видов одного класса легче регенерируют те, которые являются менее специализированными формами, что может быть поставлено в связь с наличием большего или меньшего количества мало дифференцированных клеток. Но самый факт наличия у животных резервных клеток, конечно, станет понятным лишь в том случае, если иметь в виду, что эта особенность есть результат исторического процесса развития жизни на земле. Наличие резервных клеток является условием, обеспечивающим самое существование организмов уже на низших ступенях эволюционного развития.

С другой стороны, в целом ряде случаев вырабатывались более определенные приспособления к легкой регенерации в связи с аутогемией, например, у ящериц, крабов и т. п., связанные с концентрацией резервных клеток в определенных местах тела.

*Влияние различных
условий на регене-
рацию*

Какие же факторы влияют на клетки организма, вызывая их интенсивное деление, приводящее к образованию регенерационной бластемы? В настоящее время доказано, что раневая поверхность оказывает

в этом направлении стимулирующее влияние. Так, если поверхность раны, образующейся при отрезании хвоста аксолотля, зашить кусочком кожи, регенерация не наступает. Если же конец разрезать, то регенерация происходит. Повидимому, имеют место различные влияния, стимулирующие деление клеток, исходящие от раневой поверхности: 1) митогенетическое излучение, с одной стороны, и 2) влияние химического порядка, с другой стороны. У растений были обнаружены Габерландтом особые «раневые гормоны», стимулирующие размножение клеток. В последнее время обнаружено большое значение в процессах регенерации глутатиона, образующегося в результате распада белковой молекулы, причем главной активной частью глутатиона является группа HS .

В первый период регенерационного процесса идет быстрое нарастание бластемы: в это время наблюдается под поверхностным нарастающим слоем эпителия скопление продуктов распада белка. Повидимому, молодой растущий эпителий обладает способностью к растворению (протеолизу) белков. Это скопление продуктов распада белка является условием, способствующим интенсивному росту ткани. В это же время в тканях изменяется обмен веществ, так как уменьшаются окислительные процессы и заменяются распадом углеводов. В это время в бластеме скапливается глутатион. Затем восстанавливается кровообращение, ткани начинают лучше снабжаться кислородом, убывают продукты распада и количество восстановленной формы глутатиона, рост бластемы замедляется, и начинается дифференцировка ткани.

Таким образом, главное активизирующее действие в процессах размножения клеток принадлежит продуктам распада белка.

Оказывают ли близлежащие органы и ткани влияние на процесс регенерации? Ответ на этот вопрос уже отчасти ясен из сказанного выше: в опыте Гербста наличие нервного ганглия определяло регенерацию глаза. Удаление брюшной нервной цепочки у земляного червя приводило к регенерации отрезанного переднего участка тела не на переднем сегменте, а на том, где кончалась нервная цепочка (рис. 202).

Опыты с разрушением нервов у амфибий показали, что начальная стадия процесса регенерации при этом не нарушается, но дифференци-

ровка идет неправильно. Но, как и следует ожидать, влияние нервной системы у них не является специфическим: при перерезке нервов нарушаются правильное питание и обмен веществ в конечности, что и отражается на процессе регенерации.

Опыты с пересадкой растущих регенеративных почек с одной части тела животного на другую показывают, что соседние части организма оказывают влияние на развивающуюся ткань. Так, пересадка регенерирующей конечности в область хвоста давала образование хвоста, и, наоборот, пересадка молодых регенератов хвоста в область конечности — давала образование конечности. Если брали почку более старую, то она давала хвост. Эти опыты показывают, что соседние ткани оказывают регулирующее влияние на дифференцировку клеток бластемы.

Указывалось, что известное влияние на процесс регенерации оказывают железы внутренней секреции: при удалении щитовидной железы

понижалась способность к регенерации у кроликов. С другой стороны, влияние кормления щитовидной железой на процесс регенерации у аксолотля недостаточно ясно. Удаление гипофиза и щитовидной железы у амфибий видимого влияния на регенерацию не оказало. Уменьшение способности к регенерации конечности бесхвостых амфибий после метаморфоза зависит, повидимому, от более сильной дифференцировки самой конечности и в меньшей степени — от влияний, исходящих от организма.

Внешние условия оказывают также влияние на процесс регенерации: так, слабо идет регенерация у позвоночных при авитаминозе.

Для регенерации гидридов и земляных червей оказалось необходимым присутствие кислорода. Быстрота ее зависит также от концентрации солей в морской воде, от температуры: с повышением температуры скорость регенерации возрастает.

В последнее время указывается, что можно ускорить заживление ран и процессы регенерации действием эмбрионального экстракта. Куриные эмбрионы растирались в физиологическом растворе или в воде и центрифугировались, или брался глицеринизированный экстракт из эмбриональной ткани; такие экстракты или впрыскивались под кожу около раны или из них делались компрессы. Ускорялось заживление ран в два раза. Таким же образом ускоряли заживление больших ран от ожогов и незарастающих долго (в течение десяти лет) язв у людей.

У аксолотлей ускорялась регенерация хвоста и конечностей при кормлении их свежими зародышами крысы и кролика. Такое действие эмбриональных тканей, возможно, связано с наличием в них глутатиона.

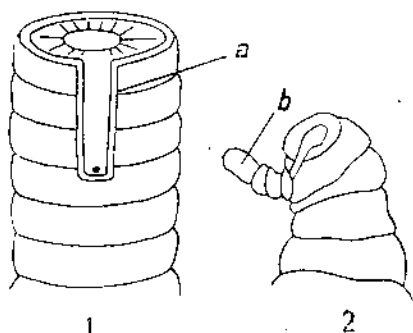


Рис. 202. Роль нервной системы при регенерации

1 — у земляного червя удален передний конец тела и щитовидный участок брюшной стенки (а) с нервным ганглием; 2 — регенерирует (б) появляется там, где уничтожалась нервная цепочка

Для решения проблемы, имеют ли влияние на дифференцировку регенерата окружающие ткани. приходится прибегать к методам трансплантации, т. е. пересадки органа на другое место. Методы трансплантации уже отчасти упоминались в предшествующих главах, так как они широко применяются Шпеманом и другими исследователями при изучении «организаторов» (см. гл. X). Широкое распространение имеет методика трансплантации также в эндокринологии (см. гл. XI).

Можно различить несколько типов трансплантации:

1. Аутотрансплантация, при которой производится пересадка органов с одного места на другое у одной и той же особи, причем, если ткань или орган остаются связанными с местом своего первоначального расположения, такая операция называется пластикой. Примером такой пластической операции может служить перенесение участка кожи со лба на нос и т. д., если этот участок остается связанным с близлежащими.

2. Гомотрансплантация, при которой пересаживается ткань или орган на другую особь того же вида, например, пересадка петуху яичника.

3. Гетеротрансплантация, при которой производится трансплантация на организм другого вида.

Легче всего удаются операции с аутотрансплантацией, труднее всего с гетеротрансплантацией — это зависит от различия в тканях организмов, принадлежащих к различным видам.

Кровь обычно реагирует на введение постороннего тела выработкой антител, проявляется антагонизм между чуждыми тканями, и они плохо приживляются. Кроме того, успешность операции тесно связана с высотой организации подопытного объекта. Так же, как и в опытах по регенерации, можно и тут установить известную закономерность: чем выше организация животного, тем труднее удаются опыты с трансплантацией. У одноклеточных трансплантация не удается, так как у них клетка является сильно дифференцированной. У кишечнополостных (гидры), у червей опыты по трансплантации удаются чрезвычайно легко. Широко распространены методы трансплантации у растений: стоит только вспомнить большое место, которое занимают в растениеводстве прививки. В растениеводстве то растение, на которое прививается побег, называется подвоем, а прививаемый — привоем. Вообще же, тот организм, от которого берется ткань, носит название *доннера*, а тот, которому пересаживается ткань, — *реципиента*. От собственно трансплантаций, при которых пересаживаются части, не способные к самостоятельному существованию, приходится отличать опыты со сращиваниями, когда соединяются два организма или две части организма, способные к самостоятельному существованию, например, сращиваются вместе две гидры или два больших участка, взятых от земляных червей: в этих опытах уже нельзя различать доннера и реципиента, так как обе сращиваемые части равноценны.

Успешность трансплантации связана также с возрастом организма: очень трудна технически операция у эмбрионов, но зато пересаженные участки у них легче всего приживляются; у взрослых организмов этот процесс идет с большими затруднениями, так как для приживания органа необходимо, чтобы установилось правильное его питание и удалялись из ткани продукты клеточного обмена веществ.

Успешность трансплантации может быть различна: 1) при неудачных пересадках трансплантат или совершенно выбрасывается или рассасывается и усваивается хозяином; 2) в других случаях трансплантат приживляется, но постепенно замещается тканью хозяина, и, наконец, 3) в наиболее удачных случаях орган приживляется и начинает функционировать.

Проблемы, разрешаемые опытами с трансплантациями

Наиболее важной проблемой является изучение взаимоотношения пересаженного органа и тех тканей, в которые он пересажен. Наблюдается ли влияние тканей на пересаженный участок, и, наоборот, оказывает ли он влияние на ткани реципиента? Становится ли пересаженный участок вполне частью нового целого или он сохраняет самостоятельность?

Первый вопрос — о взаимном влиянии тканей и трансплантата — был достаточно освещен в главе, посвященной эмбриональному развитию, в связи с изложением опытов Шпемана.

Выяснилось, что во многих случаях трансплантат попадает под влияние окружающих тканей, его развитие «индуцируется» ими; так, например, участок эктодермы, пересаженный с любого места головы в область, соприкасающуюся с глазным бокалом, дает хрусталик (в опытах с серой лягушкой — *Rana fusca*, с жерляпкой — *Bombinator*), но у дру-

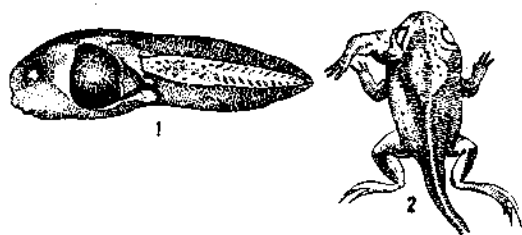


Рис. 203. Головастики жерлянки (*Bombinator*) с пересаженными зачатками конечностей

1 — через день после операции; 2 — к концу метаморфоза

гих лягушек, например у зеленой *Rana esculenta*, развитие хрусталика идет независимо от влияния глазного бокала и происходит при его удалении. Также самостоятельное развитие органа обнаруживалось при пересадках зачатков конечностей у головастиков жерляпки: зачатки передних и задних конечностей приживлялись в различных частях тела и давали уродцев с дополнительными конечностями в области головы, хвоста и т. д. (рис. 203). С другой стороны, известны случаи, когда пересаженный участок сильно изменяется под влиянием тканей реципиента не только у зародышей, но и у взрослых организмов. Обычно в организме наблюдается полярность: один конец организма является передним или верхним, другой задним или нижним. При некоторых трансплантациях наблюдалось изменение полярности, но только у животных. У растений полярность изменить не удается.

Производилось сращивание двух гидр, у которых были обрезаны верхние концы с щупальцами; срачивались они оперированными концами. Техника сращивания гидр очень проста: обычно кусочки накладываются на щетинку один за другим и в месте соприкосновения срастаются так, что даже не остается рубца. Когда эти кусочки срастались, верхний кусочек обрезался. Нужно было ожидать, что вырастет стебелек, но выростала голова со щупальцами, — таким образом,

здесь в результате трансплантации происходило изменение полярности.

Такое же изменение полярности наблюдалось в опытах Моргана и Гаррисона с головастиками, где участок тела, обращенный раньше к голове, восстанавливал хвост (рис. 204).

Подобные результаты наблюдались и в развитии конечностей: Морган вырезал у саламандры кусок бедра и пришивал его к оставшемуся отрезку в обратном направлении — бедро прирастало, и на его свободном конце, который раньше был обращен к телу, развивались голень и лапка с пальцами. Особенно интересными являются опыты с зародышами цыплят (Пиблс, 1910): зачатки передних конечностей пересаживались на место задних и наоборот; в результате из зачатка ноги развивались нормальные крылья, а из зачатка крыла развивалась нога.

Каков предел влияния окружающих тканей на трансплантат? Изменяются ли его клетки нацело?

На этот вопрос дают ответ опыты с гетеротрансплантациями или с некоторыми гомотрансплантациями, причем можно бывает различать границы между пересаженным участком и тканями реципиента. Иост и другие исследователи сращивали красные участки земляных червей *Lumbricus rubellus* с бледноокрашенными участками другого вида — *Lumbricus terrestris*. Полученные формы жили более года, и на границе сращения клетки того и другого отрезка оставались ясно различимыми.

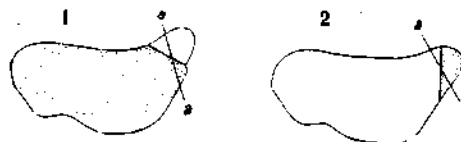


Рис. 205. 1 — головастики *Rana sylvatica* с приращенным хвостом *Rana palustris*; 2 — головастики *Rana palustris* с приращенным хвостом *Rana sylvatica* (по Моргану)

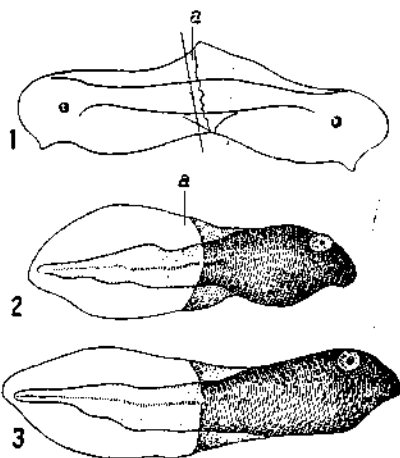


Рис. 204. Изменение полярности при сращивании головастиков

1 — сращенные головные концы, на которых линия изображено место вторичного разреза; 2 и 3 — участок (а), который должен был восстановить голову, дал при регенерации хвост (по Гаррисону)

Морган пересадил на место отрезанного участка хвоста головастика лесной лягушки — *Rana sylvatica* участок хвоста болотной лягушки — *Rana palustris* — граница между ними была хорошо заметна благодаря разной окраске. Затем он срезал сросшийся хвост в косом направлении: при регенерации образовалась бластема, но вновь выросший хвост состоял из двух типов клеток, и граница между ними осталась ясной (рис. 205). Также оставалась ясной граница при сращивании половинек головастиков различных видов в опытах Гаррисона (рис. 206).

Химеры

Химерами называются такие особи, у которых ткани одного вида чередуются с тканями организма другого вида. Химерические конечности были получены у

аксолотля Шакселем: он приращивал к лапке черного аксолотля лапку белого. Химерическая конечность получается в том случае, если отрезать лапки у того и другого аксолотля и сращивать части нарастающих регенерационных конусов на очень ранней стадии; в таком случае вырастает лапка, часть которой белая, а часть —

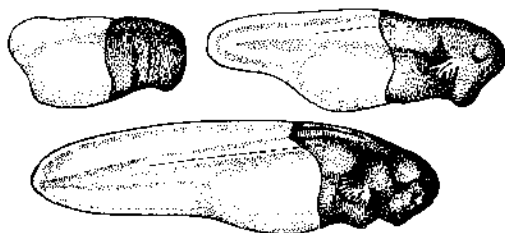


Рис. 206. Головастики, полученные путем сращения передней половины *Rana sylvatica* с задней половиной *Rana palustris* (по Гаррисону)

приращивал молоденькую белую личинку к черной, глубоко вставляя ее в ткань черной более крупной личинки; в этом случае ткани черного аксолотля обрастали тканью белого, но граница между ними оставалась ясной.

Очень интересные опыты получения химер были проделаны Исаевым с гидрами: он получал их, сращивая продольно серых гидр с красными или надевая серую на красную и обратно. Иногда же он разрезал гидр на части, перемешивал отрезки ткани, и из круглых комков такого смешанного типа вырастали гидры мозаичного типа. Но клетки той и другой гидры оставались ясно различимыми и сохраняли специфичность.

Подобные химеры изучены также и в растительном мире: они получались, например, при прививках томата и черного паслена (рис. 208) в том случае, когда почки возникали на месте сращения ткани того и другого растения. В этом случае также наблюдалось развитие и секториальных и периклиальных химер. Но при размножении, при образовании семян получались семена, из которых развивались либо растения томата, либо растения паслена. Это также указывает на то, что клетки сращенных особей сохраняют свою видовую специфичность.

Особый интерес представляют случаи сращения двух целых организмов, при котором они совершенно теряли индивидуальность и давали один организм; такие формы и получены Исаевым путем сращения двух гидр, причем он разрезал ту и другую гидру вдоль и затем скреплял их стороны — получалась широкая гидра со многими щупаль-



Рис. 207. Химерические конечности у аксолотлей

1, 2 и 3 получены благодаря сращиванию зачатков конечностей черного и белого аксолотлей

дами. Сначала щупальцы сокращались одновременно, но через два-три дня щупальцы начинали одновременно сокращаться, — повидимому, между половинками устанавливалась нервная связь. Все остальные процессы — питание, размножение — шли в двойной гидре, как в нормальной. С течением времени число щупалец стало сокращаться путем слияния двух и трех в одно и с 12 дошло до нормального количества.

Такие сращения двух организмов в один производились и на различных стадиях эмбрионального развития: два яйца аскариды, сливаясь в одно, давали одного целого зародыша больших размеров. Мангольд добился слияния двух зародышей тритона на стадии двух бластомер, причем один раз получился нормальный зародыш.

Наблюдалось иногда слияние двух бластул морских ежей в одну личинку, причем Дришу удавалось получить полное слияние, при котором получались нормальные личинки вдвое большего размера.

Таким образом, в случае удачной трансплантации или сращения трансплантат становится частью нового организма, нового целого, физиологически связан с ним, но клетки его сохраняют свою видовую специфичность.

Практическое значение трансплантаций

Трансплантации имеют большое значение в медицине: пересадка участков кожи, костей, отдельных тканей и органов (особенно желез внутренней секреции) широко здесь применяется. Трансплантация желез внутренней секреции применяется иногда и в животноводстве (см. предыдущую главу).

В растениеводстве метод прививок имеет значение вегетативного разведения ценных сортов, причем иногда подвой оказывает некоторое влияние на привой: изменяются сахаристость, вязкость плазмы и т. д., но это влияние не является специфичным, так как те же изменения

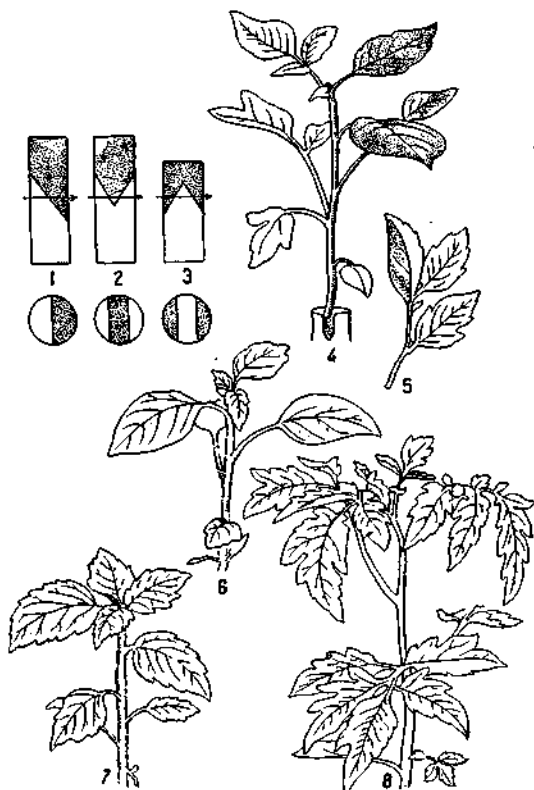


Рис. 208. Химеры томата и паслена

1, 2, 3 — типы прививок (темные участки — паслен, светлые — томат); 4 — секторная химера; 5 — тоже отдельный лист; 6 — паслен; 7 — перикарпальная химера (пнутри — паслен, снаружи — томат); 8 — томат

можно получить действием других условий: температуры, химических веществ и т. д.

Путем прискакивания морозоустойчивого подвоя можно повысить морозоустойчивость растения, так как это свойство зависит от осмотического давления в клетках, связанного с питанием: так, на Черноморском побережье мандарины японского сорта уи-шиу прививают на трехлистный померанец (*Citrus trifoliata*), обладающий большой морозостойкостью, от этого и привитое растение делается более устойчивым к холоду. Кроме того, прививкой можно ускорять цветение молодого сеянца яблони или другого растения. Иногда важно бывает заменить корни одного растения корнями другого, например, в том случае, когда корни одного вида хорошо выносят данную почву или не заражаются паразитами, но дают худшие плоды, а другие виды дают хорошие плоды, но не выносят известковой или какой-нибудь другой почвы или легко заражаются паразитами (например, виноград — филлоксерой). В этом случае составные растения дают очень хороший результат.

Так, американские сорта винограда дают плохое вино, но корни этих растений благодаря своему анатомическому устройству не поражаются филлоксерой; европейские сорта поражаются ею, но дают хорошее вино. Прививая европейские сорта на американский подвой, получают растение, не заражающееся филлоксерой и дающее хорошее вино. Также имеют значение прививки яблони на подвой, устойчивые против кровавой тли, причиняющей большой вред фруктовым садам.

Культура тканей вне организма

Можно назвать трансплантацией также пересадку тканей или органов из организма в искусственно созданную среду, в которой они продолжают жить. Такие опыты называют *эксплантацией*, или, чаще, культурой тканей. При помощи постановки культур тканей биологи получили возможность наблюдать за жизнью, ростом и размножением живых клеток.

Еще Ру пытался культивировать отдельные клетки вне организма, затем Бори наблюдал, что выделенные из головастиков отдельные участки тканей могут некоторое время жить и даже расти вне организма. Лео Леб в 1897 г. впервые поместил изолированные кусочки ткани в свернувшуюся кровь и лимфу и наблюдал, что при этом происходит деление клеток. В 1907 г. Гаррисон поместил кусочек спинного мозга головастика в капельку лимфы и наблюдал рост нервных волокон, причем он установил, что нервное волокно есть отросток нервной клетки. В 1910—1911 гг. Берроус предложил заменить лимфу капелькой плазмы. В том же году начал работать американский ученый Каррель, который является творцом современной методики постановки культур тканей и которому удалось получить культуры всех тканей эмбриона и почти всех тканей растущих животных.

В настоящее время изготавливается тканевая культура таким образом: на покрывное стекло наносятся капля кровяной плазмы и капля эмбрионального сока, полученного путем измельчения или отжима зародышей. В эту среду помещается кусочек испытуемой ткани, размером не больше 2 мм. Стекло это переворачивают на предметное, в котором вышлифована луночка, и примазывают к нему вазелином (рис. 209). Всю эту работу необходимо вести в стерильной обстановке, чтобы

не произошло заражения бактериями из воздуха. Получается культура в висячей капле. Наблюдения над нею ведутся под микроскопом. Через два дня стекло снимается, культура разрезается на две части, промывается в особых растворах (жидкость Рингера или Тирода) для удаления продуктов обмена веществ и пересаживается в новую каплю (пассажи). Таким образом, путем пересадки в новые капли жизнь данного кусочка ткани может продолжаться очень долго. Такие штаммы эмбриональной ткани курицы у Карреля живут в течение 20 лет. Если бы из этого эмбриона развилась курица, то она давно умерла бы, а взятая от нее эмбриональная ткань остается такой же, как 20 лет назад, и в ней незаметно признаков дегенерации.

Какое значение имеют плазма и эмбриональный сок для роста культуры тканей? Без эмбрионального сока рост культуры быстро прекращается, эмбриональный же сок содержит вещества, стимулирующие рост и размножение клеток. Плазма крови нужна как питательное вещество и как субстрат, по которому располагаются новые клетки растущей культуры: оказалось, что в жидкой среде роста не происходит, в плазме же появляются при свертывании фибрина тонкие нити, по которым располагаются растущие элементы культуры. Важно отметить, что размножения одной клетки в культуре получить не удастся. Наблюдается, что большое влияние на рост культуры оказывает ее средняя зона. Когда кусочек ткани сажается в культуру, первое время роста не наблюдается, а затем начинается рост по краям культуры, в середине же кусочка начинается распад клеток, и при этом получается эффект, стимулирующий размножение клеток (возможно, митогенетическое излучение).

Лучше всего растут в культуре ткани эмбрионов (рис. 210), ткани молодых животных; из тканей взрослых животных растут только те, которые способны к росту в организме. Все ткани сохраняют в культуре своеобразие: эпителий, соединительная ткань сохраняют характерные для них особенности роста, у нервных клеток наблюдается рост нервных волокон.

Кусочек мускульной ткани сердца продолжает сокращаться ритмически в культуре долгое время. Клетки желез внутренней секреции вырабатывают гормоны, в участках половых желез можно наблюдать созревание сперматозоидов и яиц. В участках зародышей можно наблюдать формирование зародышей и органов.

При наблюдении тканей в культурах ставятся на разрешение очень интересные и важные проблемы.

1. Взаимодействие тканей: оказалось, что некоторые ткани стимулируют рост, например, соединительная ткань стимулирует рост эпителиальной, а иногда задерживают рост, например, селезенка задерживает рост щитовидной железы. Наблюдаются и другие взаимоотношения тканей, свидетельствующие о их тесной связи в организме.

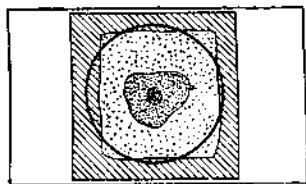


Рис. 209. Стеклопая камера для культуры тканей

1 — вид сверху, 2 — вид сбоку, в разрезе

2. Дыхание тканей: наблюдением над культурами тканей был изучен происходящий в них углеводный обмен, установлены некоторые его особенности — увеличение распада углеводов и уменьшение окисления. Эти же особенности наблюдаются и в регенерирующей ткани.

3. В культуре возможно более тонкое изучение ядра и протоплазмы живой клетки.

4. Изучается влияние температуры, осмотического давления, химизма среды на жизнь клеток.



Рис. 210. Трехдневная культура из зачатка головного мозга 8-дневного куриного эмбриона

Отдельные нейробласты (зародышавые первичные клетки) выходят из кусочка, образуют отростки, прорастающие в среду (на рисунке вверху). Часть культивируемого кусочка мозга расположена внизу.

5. Наблюдаются процесс митоза на живых клетках и влияние температуры и химических веществ на этот процесс.

6. Изучается влияние ультрафиолетовых и рентгеновских лучей на жизнь клеток.

7. Большое внимание уделяется проблеме злокачественных опухолей — сарком и карцином. Изучается отличие их роста и обмена веществ от нормальных тканей. Установлено, что злокачественность их не теряется с пересадкой в течение многих лет.

8. Изучаются проблема иммунитета, влияние бактерий и других болезнетворных начал на ткань.

9. Изучается действие ядовитых и лекарственных веществ.

Таким образом, метод культуры тканей вне организма имеет большое значение для решения многих теоретических и практических проблем биологии и медицины.

Изолированные органы

Можно добиться жизни вне организма не только изолированных участков ткани, но и целых органов, создавая для них условия, близкие к тем,

которые окружают их в организме: нужно создать благоприятные условия для питания органов и удаления ядовитых продуктов обмена веществ, а также необходимые условия влажности и температуры. Уже давно замечали, что смерть организма не влечет за собой немедленной смерти всех органов; так, например, у трупа продолжается рост побегов, в течение 24 часов сперматозоиды оказываются способными оплодотворить яйцо. Очень долго сохраняется способность сердца к сокращению: сердце лягушки, предохраненное от высыхания, может сокращаться около недели; наблюдалось сокращение сердца обезглавленных людей в течение часа после смерти.

Ученым Гедону и Гилису удалось заставить сокращаться сердце казненного человека через час после смерти, путем введения в венечные сосуды дефибринированной крови, но эти сокращения скоро прекращались. Лебель и Биддер вырезали у животного почку, присоединяли ее к сосудам шеи другого животного, и из мочеточника начинала течь моча.

Впервые удалось поставить опыты с переживанием сердца лягушки физиологу Людвигу: он вводил в аорту тоненькую трубочку (канюлю), привязывая ее к сосуду ниткой. Через канюлю он вводил дефибрированную кровь, служившую для питания, и разные яды, влияние которых на сердце он изучал. Но оживить сердце теплокровного животного — кролика — ему не удалось. Это сделал Лянгендорф (1899), который вводил питательный раствор не в вену, а в аорту, причем в этом случае питательный раствор не попадал в левый желудочек, а попадал в сосуды, питающие самое сердце, а затем вытекал из вен. Очень большое значение имело составление питательного раствора, которым можно было бы заменить дефибрированную кровь, так как она была недостаточно питательна и ее нельзя было иметь в больших количествах. Такие растворы были составлены Локком и Рингером. Растворы эти изотоничны крови и содержат глюкозу как необходимое питательное вещество. Состав раствора Локка следующий: NaCl — 9,0 г, KCl — 0,42 г, CaCl_2 — 0,24, NaHCO_3 — 0,1 г, глюкоза — $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ — 1,0 г, дистиллированная вода — 1000 см³. Раствор этот насыщается кислородом. Затем необходимо определенное давление, заставляющее проходить раствор через изолированный орган, причем давление это должно быть близко к естественному. Для этого сосуд с питательным раствором поднимают на определенную высоту (1,5 м для изолированного сердца кролика). Чтобы давление оставалось постоянным, питательный раствор наливают в особый сосуд Мариотта, в котором давление при убывании жидкости регулируется поступающим туда воздухом. Также необходима определенная температура питательного раствора: для того чтобы работало сердце теплокровного животного, он должен быть нагрет до 38° С.

Кроме изолированного сердца, изучалось изолированное ухо кролика (рис. 211), на котором Кравков изучал работу сосудов. Для

получения этой установки в артерию уха вводится канюля, через которую попадает в нее питательный раствор, вытекающий затем из вены, причем, считая капли, можно установить, происходит расширение или сужение сосудов уха.

Подобным образом получены установки и других изолированных органов: легких, селезенки, печени, матки, семенников, надпочечников и др. Отрезки кишки могут сохраняться живыми довольно долго,

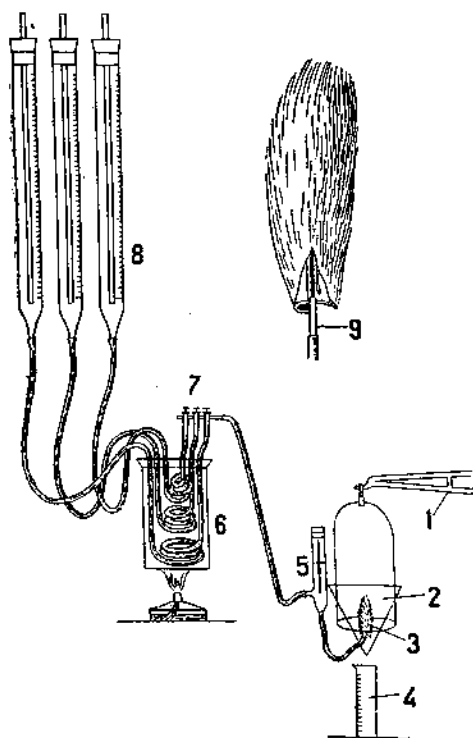


Рис. 211. Изолированное ухо кролика (по Кравкову)

1 — коромысло весов, на котором укреплено ухо (2); 2 — стеклянный треугольник, о'вершины которого стекает в мерный цилиндр (4) вытекающая из уха жидкость; 5 — улавливатель пузырьков в термометром; 6 — нагревание трех амёеинов; 7 — три крана от трех бюреток (8), наполненных жидкостью; 9 — канюля, вставленная в артерию уха. Рядом с артерией вена и нерв

если их погрузить в питательный раствор, насыщенный кислородом и нагретый до определенной температуры. Особенно интересными являются опыты с изолированной головой различных животных. Изолированная кошачья голова в течение нескольких часов реагировала на раздражение: мигала, облизывала губы, ошетикивалась, когда пускали в нее табачный дым. Брюхоненко и Чечулин в Москве сконструировали сложный прибор для переживания изолированной головы собаки: в ней циркулирует кровь, ее питающая, и она также реагирует на раздражение в течение 4 часов: зрачок реагирует на свет, выделяется слюна, она моргает и т. д.

В изолированных органах продолжают свойственные им биологические процессы: они усваивают питательные вещества, вырабаты-

вают гормоны. В отрезке кишки наблюдается сокращение, на изолированной беременной матке удалось проследить процесс родов и т. д. Это дает возможность изучить влияние различных веществ на эти органы, например, влияние наркотиков, спирта, лекарственных веществ на изолированное сердце.

Очень важно для практики то явление, что эндокринные железы могут вырабатывать гормоны в изолированном состоянии, что дает возможность лучше изучить самые гормоны и добывать их, таким образом, для практических целей. Опыты с изолированной головой дают возможность изучать работу головного мозга.

В настоящее время перед работающими в этой области учеными стоит еще много задач, между другими и задача продления срока переживания органов вне тела; пока они живут недолго: сердце кролика сокращается в течение 12 час., матка — около 6 час., а затем клетки органов умирают. Нужно, усовершенствовав методику, добиться их более длительного переживания.

Проблема культивирования отдельных частей растений стоит иначе, чем в отношении животных: части растений легко дают придаточные побеги, корни и восстанавливают целый организм, на чем основана их способность к вегетативному размножению. Культура же ткани растений в искусственных условиях пока не удается.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Филиппенко Ю. А., Экспериментальная зоология, 1932 г.

ГЛАВА XIII

ГЕНЕТИКА — ИЗМЕНЧИВОСТЬ

СОДЕРЖАНИЕ. Задачи и содержание генетики. Изменчивость. Генотип и фенотип. Ненаследственные изменения фенотипа. Модификации. Ненаследование приобретенных признаков. Теории наследственности XIX в. Невозможность соматической и параллельной индукций. Экспериментальные данные. Безрезультатность отбора в чистых линиях. Длительные модификации. Ложная наследственность. Значение модификаций в практике сельского хозяйства. Наследственные изменения генотипа — мутации. Причины мутационной изменчивости. Значение мутаций в сельском хозяйстве. Комбинаторная изменчивость.

Задачи и содержание генетики

Предыдущие главы были посвящены изучению процесса индивидуального развития организма. При изучении индивидуального развития не раз приходилось останавливаться на наследственных факторах — генах, и указывать, что носителями их являются хромосомы ядра клетки.

Наука о законах наследственности, изучающая закономерности передачи наследственных свойств от предков потомству, носит название *генетики*. Но если большая часть признаков предков проявляется в потомстве, то все же даже в потомстве одной пары организмов наблюдаются различия — организмы неодинаковы; различия эти могут зависеть от условий, в которых шло их развитие, но могут возникнуть и от изменений и перегруппировки наследственных факторов. Возникновение различия между особями носит название *изменчивости*. Генетика — это наука об изменчивости и наследственности. Явления изменчивости и наследственности противоположны друг другу, но неразрывно связаны в природе. Наследственностью мы называем сохранение в потомстве признаков предков; изменчивостью — появление отличий в потомстве.

Какие же задачи ставит перед собой генетика? При изучении изменчивости важно выяснить, каковы причины изменений, наблюдаемых среди организмов, все ли изменения наследуются, установить, есть ли какая-нибудь закономерность в этих изменениях.

При изучении наследственности важно установить законы, управляющие передачей тех или иных признаков от предков потомству, исследовать механизм, лежащий в основе этих закономерностей, подойти к выяснению природы наследственных факторов, изучить их действие на организм.

Генетика имеет очень большое значение и в сельском хозяйстве, и в медицине, и для решения многих проблем эволюционного учения. На основании данных генетики строится *селекция* — наука о выведе-

нии новых улучшенных сортов растений или пород животных. Умея отбирать ценные наследственные изменения и получать путем скрещивания пучные комбинации, селекционер может строить планово свою работу и часто заранее предвидеть ее результаты.

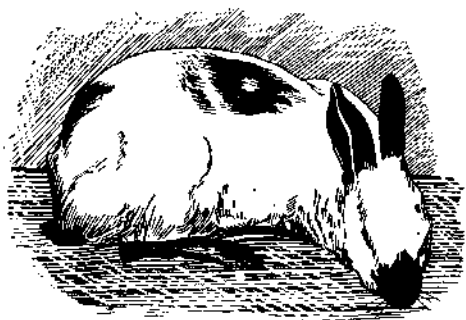
Наконец, одной из центральных проблем эволюционного учения является вопрос о возникновении наследственных изменений, о причинах их возникновения и об их направлении, а также о том, как возникшее изменение сохраняется и распространяется среди множества животных или растительных форм.

Все эти вопросы давно уже стояли перед биологами, и развитие генетики во многом продвинуло вперед их разрешение, хотя генетика — наука очень молодая.

*Изменчивость.
Генотип и фенотип*

Внешняя среда оказывает большое влияние на развитие организма.

Есть порода кроликов, которую называют горностаевой (иначе — гималайской). Кролики этой породы имеют белую окраску, по уши, лапки, конец морды и хвост у них черные. Окраска эта — наследственная. Но если горностаевому кролику выбрить волосы, например на спине, и поместить его при низкой температуре ($1-2^{\circ}$), то на выбритом месте вырастет у него черная шерсть (рис. 212). Если же воспитывать кролика при более высокой температуре (29°), то он делается целиком белым.



Если же мы возьмем белого кролика (альбиноса), то его окраску мы изменить таким образом не сможем. Следовательно, окраска кролика зависит от наследственных свойств, с одной стороны, и от влияния внешних условий, с другой стороны.

Рис. 212. Горностаевый кролик, у которого на спине и крестце выросла при пониженной температуре черная шерсть взамен удаленных белых волос (по Ильину)

Возьмем другой пример — из растительного мира. Существует растение стрелolist (Sagittaria sagittaeifolia), обычное на берегах прудов, рек, озер (рис. 213), причем можно найти экземпляры, растущие на мелком месте, листья которых находятся над водой, затем растущие в воде, но так, что листья их плавают на поверхности, и, наконец, экземпляры, целиком погруженные в воду.

При сравнении формы листа этих растений мы увидим, что она различна: воздушные листья имеют типичную стреловидную форму, плавающие — более широкие и округлые, напоминающие лист кувшинки, и подводные — узкие, ланцетной формы. Отличаются эти листья друг от друга не только по форме, но и по анатомическому строению: подводные листья не имеют устьиц, имеют более тонкую кожицу, плавающие покрыты восковым налетом и не смачиваются и т. д.

Все ли растения способны изменять так форму и строение листа? Конечно, нет: любое растение поля или леса в воде просто погибает.

Форма же листа стрелолиста зависит и от его наследственных свойств и от влияния окружающей среды. На одном растении мы можем найти листья разной формы, но если водная и наземная формы встретятся вам впервые, вы скажете, что это два различных вида растений, а между тем их наследственные свойства одинаковы.

Из этих двух примеров ясно, что в каждом организме мы должны отличать комплекс его наследственных факторов (генов), или его *генотип*, от его признаков в данное время, при данных условиях — от его *фенотипа*. Фенотип каждого организма, т. е. совокупность всех его признаков, определяется генотипом и зависит от внешней среды. Может быть такой случай, когда фенотип двух организмов различен, а генотип одинаков, что можно иллюстрировать примером со стрелолистом. Изменение фенотипа может происходить без изменения генотипа.



Рис. 213. Изменчивость формы листа у стрелолиста в зависимости от степени погруженности в воду

Ненаследственные изменения фенотипа. Модификации

Изменения окраски горностаевого кролика и формы листа стрелолиста являются примерами изменений фенотипа, не сопровождающихся изменением генотипа и потому не передающихся по наследству; такие изменения носят название *модификаций*.

Таким образом, модификации — это фенотипические, ненаследственные изменения, возникающие в тканях и органах под влиянием условий

среды при неизменном генотипе. Много примеров модификаций дают наблюдения над растениями. Большое влияние оказывает свет. Сравните форму листа у одуванчика, выросшего на солнце, с листом одуванчика, выросшего в тени: у первого лист имеет изрезанные края, второй — цельнокрайный; сосну, растущую в поле с раскидистыми ветвями, — с сосной выросшей в лесу, тянущейся вверх. Другой пример иллюстрирует влияние почвы. Интересно сравнить распила сосны 45 лет, выросшей на торфяном болоте, с распилом сосны того же возраста, выросшей на песчаной почве: диаметр сосны первого распила около 3 см, второй — 25 см. Сильно отражается характер почвы и на корневой системе сосны (рис. 214). Примером влияния водной среды могут служить стрелолист и другие «земноводные растения»: водяная сосенка (*Najas vulgaris*) и др. Интересно сказывается влияние температуры на окраске цветов китайского первоцвета (*Primula sinensis rubra*). При 15—20°, при нормальной влажности, цветы у него бывают красного цвета, но если во время цветения растение это поместить при температуре 30—35° и при повышенной влажности, то будут развиваться белые цветы.

Можно привести также много примеров модификаций и у животных. Поставив ряд опытов, иллюстрирующих влияние окраски фона на цвет животного, можно быстро получить изменение окраски у лягушек, тритонов, рыб, сажая их в банки с темным и светлым грунтом или, еще лучше, обернутые черной и белой бумагой; окраска изменяется в течение 10—30 мин. Такая быстрая реакция зависит от изменения формы черных пигментных клеток (меланофор), которые на светлом фоне сжимаются, причем раздражение клеткам передается через органы зрения: слепые животные не изменяют. Изменяется также окраска куколок бабочек: заставляя закукливаться гусениц капустницы (*Pieris brassicae*) на зеленом, белом, оранжевом, черном фонах, можно получить куколок, отличающихся друг от друга окраской фона и количеством черных пятнышек, причем это изменение окраски является необратимым, в отличие от изменения окраски лягушек. Большое влияние на окраску бабочек оказывает температура: получают различно окрашенные формы крапивницы (*Vanessa urtica*), если подвергать охлаждению только что закукливавшихся куколок. Очень хороший пример влияния температуры на окраску дает изучение сезонного диморфизма у бабочек: у одной бабочки *Vanessa levana-progna* имеются два поколения: весеннее, имеющее светлорыжеватою окраску, и летнее — более темное (рис. 215). Доказано, что это — сезонные формы одного и того же вида, причем, подвергая охлаждению куколки летнего поколения, можно получить форму, сходную с весенней. Примеры изменений организмов под влиянием пищи были указаны выше (гл. XI).

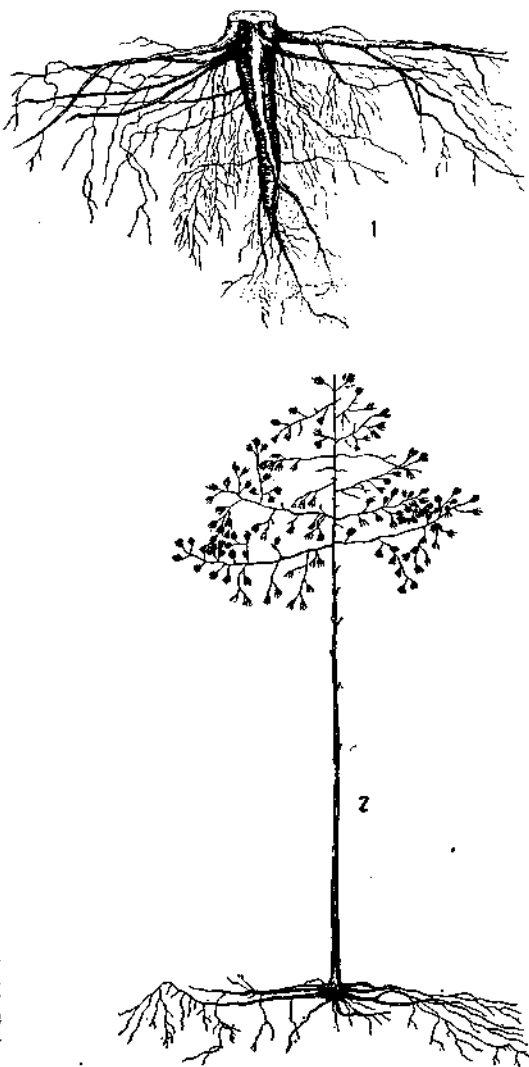


Рис. 214. Изменяемость корневой системы сосны

1 — из соснового леса; 2 — с торфяного болота

Если большое значение в модификационной изменчивости имеет влияние внешней среды, то нельзя забывать также о роли генотипа: не все бабочки обладают сезонным диморфизмом, не всякое растение способно изменять окраску цветов под влиянием температуры.

Одни породы коров при хорошем кормлении перерабатывают корм главным образом на мясо, другие дают больше продуктивности в отношении молока; другими словами, то, как будет организм реагировать на влияние среды, определяется генотипом. Генотип определяет «норму реакции» организма на влияние среды.

Модификации имеют часто «определенный», направленный в известную сторону, характер. Высевая зерна пшеницы на истощенной неудобренной почве, мы наверняка получим меньший урожай, чем на хорошо удобренной. Это знание направления изменений, которые можно получить в организмах воздействием среды, дает человеку возможность управлять развитием организма и получать тот результат, который для нас является более выгодным.

Часто модификации носят приспособительный характер: так, изменение формы и строения листа у стрелолиста явно полезно для растения. Чем же это объясняется? Обладает ли организм способностью всегда целесообразно реагировать на влияния среды? Конечно, нет. Способность реагировать так, а не иначе, выработалась у организмов в процессе эволюции, т. е. организмы, которые не имели возможности изменяться таким образом, не могли выжить в данных условиях и погибали; так способность реагировать определенным образом

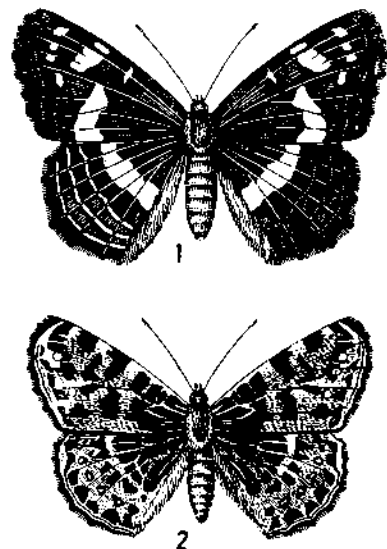


Рис. 215. *Vanessa levana-procris*

1 — летняя; 2 — осенняя форма

закреплялась в процессе естественного отбора.

Те случаи модификаций, которые были приведены выше, носят достаточно резкий характер. Но если взять, например, листья с одного дерева и измерить их длину или ширину, то получается непрерывный ряд переходов от мелких листьев к крупным. Так, при изучении длины 225 листьев вяза оказалось, что она варьирует от 3 до 13 см, причем листья разной длины встречаются неодинаково часто, чаще всего попадаются листья, имеющие среднюю длину от 7 до 8 см. Результат измерений записывается следующим образом: под рядом цифр, выражающих различную длину, подписываются цифры, обозначающие частоты, которые показывают, как часто встречается данная длина листа. При этом получается так называемый вариационный ряд:

в	3	—	4	—	5	—	6	—	7	—	8	—	9	—	10	—	11	—	12	—	13
р	2		5		16		45		64		41		25		16		7		4		

Величины, выражающие длину, носят название вариант: v , частоту обозначают буквой p .

В вариационном ряду можно отметить следующую закономерность: чаще всего встречаются варианты, близкие к средней, реже всего — крайние варианты. В общем можно выразить эту зависимость таким образом: чем ближе к средней стоит варианта, тем чаще она встречается, и чем больше отклонение от средней, тем реже она встречается.

Эта закономерность выступает очень ярко, если выразить вариационный ряд в виде кривой: на оси абсцисс отложить варианты, а на оси ординат — соответствующие частоты (рис. 216).

От чего же зависит эта закономерность в расположении вариант? Размер листа зависит как от генотипа, так и от влияния внешней

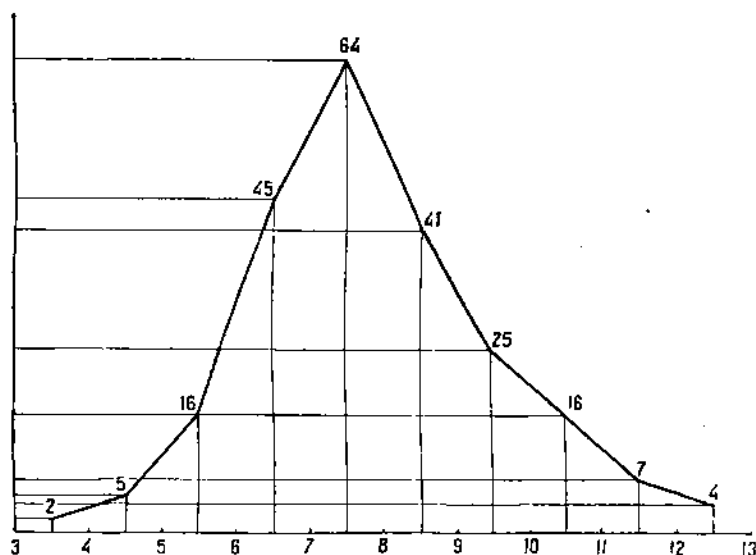


Рис. 216. Вариационная кривая изменчивости длины листьев вяза

среды, но генотип у листьев, взятых с одного дерева, одинаковый. Следовательно, варьирование в данном случае зависит только от влияния среды: листья различно освещаются солнцем, различно усваивают углерод, получают неодинаковое питание из земли и т. д. Все эти условия влияют на величину листа — одни в сторону ее уменьшения, другие — в сторону увеличения. Таких листьев, которые попадали бы в условия, только увеличивающие или только уменьшающие их размер, меньше, чем таких, рост которых одними факторами стимулируется, другими задерживается.

Таким образом, закономерная частота вариант в вариационном ряду зависит от взаимодействия множества факторов, влияющих на развитие данного признака.

Такая же картина получается при статистическом изучении изменчивости любого признака: роста, веса, молочности, урожайности и т. д., так как все эти признаки зависят в своем развитии от мно-

жества условий, причем в большинстве случаев генотип также бывает различным.

Изучение модификаций имеет большое практическое значение, так как, изменяя условия, можно получать нужный результат: увеличить урожайность при помощи удобрения, молочность при помощи кормления и т. д. Но можно ли, таким образом, изменением условий получить новую улучшенную породу, могут ли модификации сделаться наследственными? Могут ли передаваться по наследству признаки, приобретенные организмом в течение его жизни?

*Ненаследование при-
обретенных призна-
ков. Теория
наследственности
XIX в.*

Вопрос о наследовании приобретенных признаков стоит перед биологией в течение более чем 100 лет — со времени выхода в свет в 1809 г. «Философии зоологии» Ламарка, в которой была изложена его теория эволюции. В этой книге Ламарк выдвинул два закона (подробнее в гл. XV), из которых следовало, что органы животных развиваются под влиянием упражнения или атрофируются при его отсутствии. Растения изменяются под прямым влиянием внешней среды, и все эти изменения наследуются. Но никаких теорий наследственности, объясняющих эти положения, Ламарк не дал.

Дарвин признавал, что особенности, приобретенные организмом в течение его жизни, часто наследуются. Он выдвинул даже особую теорию, объясняющую передачу признаков по наследству, которую назвал «временной гипотезой пангенезиса», имеющую в настоящее время лишь историческое значение. Ботаник К. Негели (1864) пытался впервые указать на различие между наследственными и ненаследственными изменениями, приобретенными организмом. Полагая, что наследственность связана с наличием во всех клетках особой плазмы — *идиоплазмы*, отличающейся от питательной плазмы, или *стереоплазмы*, Негели считал, что если возникающие изменения, под влиянием внешней среды, изменяют лишь стереоплазму и не затрагивают идиоплазмы клеток, то такие изменения не наследуются, и предложил называть их *модификациями*. Если же изменяется идиоплазма клеток того или иного органа, то, по Негели, это изменение передается идиоплазме половых клеток и потому наследуется. Негели, правильно определяя модификации как ненаследственные изменения, однако ошибочно допускал, что изменение идиоплазмы соматических клеток может вызвать адекватное изменение в идиоплазме клеток половых.

Большое значение в изучении вопроса о ненаследовании приобретенных признаков имели работы зоолога Вейсмана.

Вейсман (XIX в.) выступил решительным противником наследования приобретенных признаков. Эта позиция Вейсмана теснейшим образом была связана с его теорией *зародышевой плазмы*.

Зародышевая плазма определяет наследственные признаки организма. Соматические клетки, по Вейсману, лишены зародышевой плазмы, и в этом, прежде всего, их отличие от клеток зародышевого пути и от половых клеток. Вейсман справедливо настаивал на том, что половые клетки не развиваются из соматических, а лишь из клеток зачаткового пути, обособляющихся на ранней стадии развития зародыша («непрерывность зародышевой плазмы», см. гл. IX). Поэтому соматические изменения не могут вызвать изменения зародышевой плазмы и потому не могут быть наследственными.

Правильно подходу к вопросу о ненаследовании приобретенных признаков, Вейсман, однако, ошибался, полагая, что наследственной плазмы (зародышевой) нет в соматических клетках. Соматические клетки отличаются не этим, а тем, что являются клетками специализированными в определенном направлении. Мы уже знаем (гл. X), что неравнонаследственных делений ядра не существует и что при развитии зародыша все клетки получают полный набор хромосом. Ошибка Вейсмана в этом отношении должна быть тем более подчеркнута, что он вместе с тем правильно указывал, что зародышевая плазма локализована в хромосомах ядра клетки. Дело не в том, что зародышевая плазма «независима» по Вейсману от соматических клеток, — признание такой независимости является метафизичным, а в том, что нельзя представить себе, чтобы изменения в соме, приобретенные под влиянием изменения среды органами и тканями, вызывали бы адекватные изменения в половых клетках, а без этого не может быть и наследования приобретенных признаков.

*Невозможность
соматической и параллельной индукций*

Как же можно было бы представить себе механизм наследования приобретенных признаков?

Для этого надо было бы допустить возможность или соматической или параллельной индукции.

1. *Соматическая индукция* имела бы место в том случае, если бы (рис. 217) какое-нибудь внешнее раздражение, действующее на соматические клетки, вызывало их изменение, а затем это изменение передавалось бы половым клеткам, которые так же адекватно изменялись бы, и потому новый признак передавался бы потомству.

Но совершенно неверно то, чтобы в хромосомах половых клеток под влиянием изменений сомы изменялись бы именно те гены, которые оказывают влияние на развитие данного признака. Кроме того, не доказано и мало вероятно, чтобы сома могла оказывать влияние на генотип половых клеток.

2. *Параллельная индукция* (рис. 217) предполагает, что внешнее раздражение действует одновременно на соматические и половые клетки.

В соматических и половых клетках возникает одинаковое изменение, которое передается по наследству. Для того чтобы разобраться, возможно ли такое явление, приходится рассуждать так же, как и раньше: почему в половых клетках изменяются именно те гены, которые обуславливают развитие данного признака, а не другие? И почему эти гены должны измениться в том же направлении, адекватно соматическим клеткам? Это опять-таки совершенно необъяснимо. Предположим, что под влиянием высокой температуры изменилась окраска насекомого. Отрицается ли возможность, что высокая температура может изменить у него и хромосомы в половых клетках? Нет, это не отрицается, и впоследствии будут указаны случаи, когда

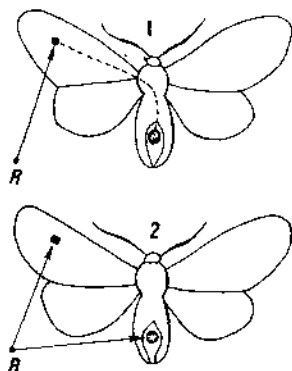


Рис. 217. Схемы: 1 — соматической, 2 — параллельной индукции

R — внешний, действующий на организм, фактор

под влиянием температуры гены изменялись, но изменялись, например, гены, влияющие на форму крыльев, а не на окраску. Таким образом, у родительской формы изменяется окраска, а в потомстве получаются измененные крылья.

Итак, отрицая возможность соматической и параллельной индукций, современная генетика не отрицает возможности изменения генов в половых клетках под влиянием внешних условий. Она отрицает только одинаково направленное, *адекватное*, изменение соматических и половых клеток. Если же изменения, происшедшие в этих клетках, будут различны, то наследования признака, приобретенного родительским организмом, не произойдет.

Что же дают по вопросу о наследовании приобретенных признаков экспериментальные исследования? Первая попытка подойти к проблеме соматической индукции экспериментально принадлежит Вейсману: он отрезал хвосты у 22 поколений мышей, и в потомстве этих мышей из 1592 особей ни у одной не наблюдалось укорочения хвоста.

Многие наблюдения обыденной жизни также указывают на ненаследование механических повреждений: отрубание хвостов в течение многих поколений у некоторых пород собак, обряд обрезания в еврейских семьях и т. д. — все эти повреждения никогда не бывают наследственными.

Не наследуются также и изменения, происходящие в результате упражнения органов, или привычки, появляющиеся в результате обучения.

Против возможности адекватных изменений в половых клетках под влиянием сомы говорят также опыты с пересадкой половых желез: так Кастль и Филиппс пересадили белой морской свинке яичник от черной. Эта самка при скрещивании с белым самцом дала потомство все черное, что обычно бывает при скрещивании черной и белой морских свинок. Значит, на «черный» яичник сома белой свинки влияния не оказала. Подобные опыты с тем же результатом были проделаны с курами, утками, бабочками.

Опыты, которые на первый взгляд как бы свидетельствовали в пользу соматической индукции, оказывались при проверке недостаточно тщательно поставленными. Так, например, Каммерер отрезал сифоны у асидии циюпа (*Ciopa*) (рис. 218), сифоны регенерировали, но вырастали длиннее нормальных. Потомство этих асидий оказалось также с удлиненными сифонами.

Впоследствии другие работы показали, что сифоны у асидий удлинялись и без всякой регенерации потому, что животные в аквариуме питались иначе, чем в естественной обстановке, и удлинение сифонов зависело от пищи и что, таким образом, ошибочный вывод Каммерера основан на недоучете влияния питания на потомство оперированных асидий.

Ни одного доказанного случая соматической индукции из большого количества работ в этом направлении указать нельзя. То же можно сказать и о параллельной индукции.

Много опытов в этом направлении ставил Каммерер. В одной серии опытов с саламандрами он добивался изменения у них инстинкта: один вид саламандр — саламандра пятнистая (*Salamandra ma-*

culosa) — рождает довольно много живых личинок с жабрами (от 14 до 72 штук); эти личинки претерпевают метаморфоз в воде. Другой вид — черная саламандра (*Salamandra atra*) — рождает только 2 личинки, уже претерпевшие метаморфоз. Каммерер, содержа пятнистую саламандру без воды, при более низкой температуре получал задержку развивающихся личинок в теле матери, и они рождались уже превращенными в небольшом количестве (4—5 штук). У черной же саламандры, подвергая ее воздействию высокой температуры и влажной среды, Каммерер вызвал рождение непретерпевших личинок. Это изменение инстинкта как будто передалось полученному потомству, которое воспитывалось в нормальных условиях. Но, по всей вероятности, и та и другая саламандры способны размножаться обоими способами, так что здесь не произошло появления нового инстинкта. Кроме

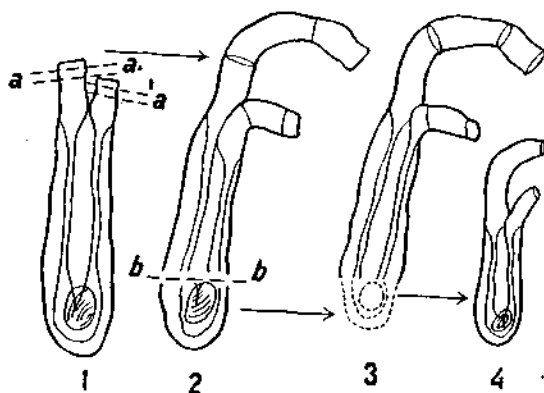


Рис. 218. Асцидия (*Ciona intestinalis*)

1 — нормальная; пунктиром *a* — *a* отмечены места, в которых были удалены сифоны; 2 — та же асцидия с регенерировавшими удлинёнными сифонами; пунктиром *b* — *b* показано место удаления заднего конца тела с половой железой; 3 — тот же экземпляр, у которого регенерирована задняя часть тела с половой железой; 4 — молодая асцидия, выведенная из продуктов регенерировавшей половой железы, имеющая удлинённые сифоны (по Каммереру)

того, было исследовано только одно поколение потомства, что, конечно, недостаточно.

Также с саламандрами Каммерер ставил опыт с изменением их окраски под влиянием цвета грунта и его влажности: воспитывая саламандр на желтой влажной глине, он получил разрастание желтых пятен у пятнистой саламандры, а на черном, более сухом грунте желтых пятен становилось меньше — саламандра делалась почти совершенно черной. Каммерер также наблюдал в потомстве этих саламандр наследование полученных изменений. Но проверявший его опыты Гербст не получил подобных результатов: выращиваемые в террариумах с различным грунтом личинки саламандр изменяли окраску, но с метаморфозом различия их сглаживались. Повидимому, Каммерер ставил опыты с материалом, имевшим неоднородный генотип.

Одновременное и сильное влияние на соматические и зародышевые клетки могут оказать вводимые в организм яды, например алкоголь. Является ли наследственным алкоголизм? Конечно, алкоголь как сильный яд может оказать влияние на половые клетки, но значит ли

это, что дети алкоголиков будут также алкоголиками? Известно, что потомство алкоголиков часто несет различные физические и психические дефекты. Если же среди детей алкоголиков часть бывает также алкоголиками, то нужно помнить, что пример и окружающая среда имеют большое значение.

Из опытов с животными известно, что потомство, например, морских свинок, подвергавшихся воздействию паров алкоголя, часто бывало уродливым и слабым, причем это отражалось и на следующих поколениях. В других опытах — с крысами, курами — получали от алкоголизированных животных потомство, менее многочисленное, но более сильное. Это можно объяснить тем, что пары алкоголя убивали более слабые зародышевые клетки, а более сильные ими не затрагивались. Но и возникшие под влиянием алкоголя изменения через несколько поколений исчезали.

*Безрезультатность
отбора в чистых
линиях*

Особенно большое значение для решения вопроса о ненаследовании приобретенных признаков имели работы Иоганнсена, который разрешил вопрос о ненаследовании отклонений от средней величины вариационного ряда. Еще ранее этим вопросом занимался Гальтон, который, исследуя изменчивость роста людей в 204 семьях, пришел к заключению, что потомство людей, имеющих рост выше среднего для всех 204 семей, отчасти наследует отклонение родителей, отчасти возвращается к средней величине. Иогансен в своих исследованиях показал, что выводы Гальтона неверны, потому что как в вышеприведенном случае, так и в работах Гальтона с душистым горошком получение подобных результатов объясняется генетической неоднородностью исследованных исходных форм.

Иогансен поставил опыты с фасолью, причем изучал изменчивость и наследование веса семян. Для получения материала, однородного по генотипу, Иогансен вывел *чистые линии* фасоли. Чистой линией называется линия, или ряд поколений, полученных от одного самоопыляющегося растения. Среди особей такой чистой линии также наблюдается варирование веса семян, но варирование это носит фенотипический характер и зависит исключительно от влияния внешней среды, так как генотип всех семян одинаков. В течение 10 лет Иогансен производил отбор крупных и мелких семян в полученных им чистых линиях и получал от них потомство. Каждая линия характеризовалась определенным средним весом. Наследования отклонений родителей он не получил: в потомстве средний вес семян оказывался равным среднему весу для данной чистой линии, независимо от того, отбирались ли наиболее тяжелые или наиболее легкие семена. Таким образом, отбор отклонения от средней величины в чистой линии не дает никаких результатов.

Результаты работ Иоганнсена представлены в таблице на стр. 307.

Из этой таблицы видно, что если из чистой линии В, средний вес семян в которой 55,8 г, берутся семена весом в 70 г, средний вес получившихся дочерних семян оказывается равным 55,5 г. Если из той же линии отбираются семена с весом 40 г, средний вес их дочерних семян равен 57,2 г. Таким образом, отклонения от средней величины, наблюдаемые в родительских формах, потомству не передаются, в нем обнаруживается средний вес, характерный для данной чистой линии.

	Линия	Вес материнских семян						Средний вес чи- стой ли- нии
		20	30	40	50	60	70	
Средний вес дочерних семян	A	—	—	—	—	63,1	64,9	64,2
	B	—	—	57,2	54,9	56,5	55,5	55,8
	C	—	—	—	56,4	56,6	54,4	55,4
	D	—	—	—	54,2	63,6	56,6	54,8
	E	—	—	52,8	49,2	—	50,2	51,2
	F	—	48,5	—	47,9	—	—	48,2
	G	—	42,1	46,7	46,9	—	—	46,6
	H	—	45,2	45,4	46,2	—	—	45,6
	I	—	47,5	45,0	45,1	45,8	—	45,4
	K	46,9	—	—	44,6	45,0	—	45,0
	L	—	45,9	44,1	41,0	—	—	44,6
	M	44,0	—	42,4	—	—	—	42,8
	N	41,0	40,7	40,8	—	—	—	40,8
	O	—	35,8	34,8	—	—	—	35,1
	P	—	45,4	46,9	—	42,8	—	45,3
	Q	45,9	—	49,5	—	48,2	—	49,2
	R	49,6	—	—	45,1	44,0	—	45,5
	S	—	49,0	49,1	47,5	—	—	48,9
	T	—	53,5	50,8	—	42,5	—	50,6
Весь материал		44,0	44,3	46,1	49,0	51,9	56,1	47,9

Значит ли это, что вообще не имеет смысла отбор более крупных семян, более крупных колосьев, и т. д. для получения улучшенных сортов? Те же работы Иоганнсена показывают, что отбор может привести к определенному результату, если он производится не в чистой линии, а в смешанном материале, в *популяции*, по выражению Иоганнсена. Во всякой популяции до выделения из нее чистой линии варьирование зависит не только от внешней среды, но и от наличия генотипических различий, накопившихся в данной популяции, поэтому, отбирая наиболее крупные семена из популяции, можно выделить из нее ту или иную чистую линию, имеющую лучшие наследственные задатки и свойства, которые определяются генотипом отобранной особи.

Метод чистых линий имеет большое применение в селекции. При селекции пшеницы поступают таким образом: из хозяйственного сорта выбирают тот колос, который удовлетворяет поставленным требованиям, и высевают от него семена отдельно, получая, таким образом, чистую линию (пшеница — растение самоопыляющееся). Полученную чистую линию изучают и, если желаемые качества в ней повторились, высевают семена этой чистой линии на больший участок для их размножения, так как вести отбор внутри чистой линии дальше не имеет смысла. Размноженные семена высевают на следующий год в полевых условиях для испытания и затем размножают. Таким образом, каждый селекционный сорт пшеницы имеет своим предком одно единственное растение.

У животных получать чистую линию таким способом невозможно; у них, для того чтобы достигнуть наибольшей генотипической однородности линии путем скрещивания близких родственников, получают так называемые *кровные линии*, которые, конечно, почти

никогда не будут вполне однородными по всем генам. У организмов же, размножающихся бесполом или вегетативным путем, можно так же, как и у самоопылителей, получить однородное генотипическое потомство, вполне соответствующее по сути чистой линии. Полученная таким образом линия носит название *клона*. Пытались отбирать уклонения в клонах инфузорий, некоторых растений и т. д., но результат получался всегда отрицательный; отбор уклонений в генотипически однородном материале не приводит ни к какому результату: потомство крайних уклонений дает возврат к средней величине родительского ряда.

Длительные модификации

В некоторых случаях модификации оказывают влияние на несколько последующих поколений. Так, Иолкс вызвал у инфузорий, раздражая их различными внешними воздействиями, изменения, которые сохранялись в последующих поколениях, живших при нормальных условиях, но только до тех пор, пока размножение шло бесполом путем. После конъюгации эти изменения исчезали. Повидимому, изменения плазмы не затрагивали ядерного вещества, и поэтому новые признаки не наследовались при половом размножении, а передавались из поколения в поколение при бесполом размножении вместе с соответствующей частью делящейся клетки.

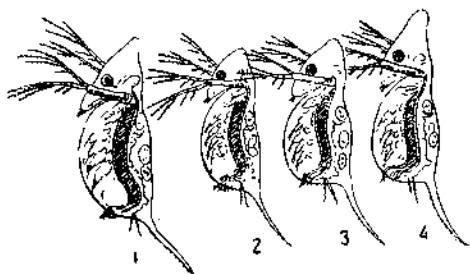


Рис. 219. Опыт с дафнией (*Hyalodaphnia cucullata*)

1 — потомок неповрежденной самки; 2, 3, 4 — потомки первого, второго и третьего поколений той самки, у которой была удалена одна из антенн

Так же отражалось на потомстве самок дафний, упресноводных рачков удаление у них одной из антенн; яйца этой самки получали ухудшенное питание, и получавшиеся из этих яиц партеногенетические самки имели укороченный шлем на голове, причем это наблюдалось в первом и втором поколениях, а в третьем величина племени сделалась нормальной (рис. 219); это указывает также на то, что в хромосомах изменений не произошло и что, таким образом, длительные модификации ни в коем

случае не могут быть истолкованы как пример наследования приобретенных признаков.

Локальная наследственность

Довольно часто приходится слышать о случаях наследования болезней: туберкулеза, сифилиса. Но ведь известно, что эти заболевания вызываются определенными микроорганизмами: туберкулез — «палочкой», сифилис — «бледной спирохетой». В случае кажущегося наследования инфекционной болезни, вызывающие эти заболевания микроорганизмы, конечно, не наследуются через хромосомы, но получены ребенком от родителей, главным образом от матери; заражение или может произойти во время внутриутробного развития зародыша, через кровь матери, или, наконец, возможно заражение в раннем детстве. Известны случаи, когда микроорганизмы проникают в протоплазму яйца, так что отложенное яйцо оказывается уже зараженным; так распространяется, например, паразит, вызывающий болезнь пегрина у шелковичных червей. В этих случаях не приходится говорить о наследственности — происходит механическая передача паразитов потомству, или локальная наследственность. Так же передавалась красная окраска двум поколениям гусениц, полученных от бабочек, которых в стадии гусениц кормили краской «судан III», окрашивающий жир в красный цвет.

Значение модификаций в практике сельского хозяйства

Изменяя условия, в которых развивается животный или растительный организм, можно получать от него большую продуктивность, изменить цикл его развития и т. д. Это имеет, конечно, большое значение в практике сельского хозяйства. Точно так же условия среды имеют

чрезвычайно большое значение для развития человека, поэтому нельзя забывать о том влиянии, которое имеет среда в формировании фенотипа, и необходимо изучать, в каких условиях развитие это пойдет по нужному пути. Но, с другой стороны, недоучет влияния генотипа и признание наследования приобретенных признаков, которое до последнего времени было распространено среди животноводов и растениеводов, причиняли большой вред развитию сельского хозяйства, так как мешали правильному применению генетики в деле разведения, придавая слишком большое значение среде как фактору, способствующему получению улучшенных пород и сортов.

Наследственное изменение генотипа — мутации

Итак, модификации — это изменения, не затрагивающие генотипа, не наследственные. Наследственными генотипическими изменениями являются мутации. Еще у Дарвина есть указания на наблюдающиеся

в природе неожиданные резкие отклонения, которые он называет скачками (sports). Так, например, он указывает на появление в 1791 г. в стаде у одного фермера в Америке (в Массачусетсе) овцы с короткими ногами. Признак этот оказался наследственным, и так как овцы эти не могли перепрыгивать через изгороди, что было удобно, была затем выведена новая порода овец, названная «анконовской» (рис. 220). Дарвин приводит еще некоторые примеры появления неожиданных наследственных изменений, но он не придавал им особенно большого значения.

В 1899 г. вышла работа русского ботаника Коржинского «Гетерогенез и эволюция», в которой он собрал очень большое количество примеров, иллюстрирующих неожиданное появление новых форм: так, в 1590 г. появился в саду одного аптекаря в Германии экземпляр чистотела с особой формой листа, сохраняющейся с тех пор. В 1761 г. во Франции, в Версале, была найдена форма земляники с цельными листьями, также давшая начало новой расе. Довольно часто возникают из обыкновенных махровые цветы у левкоя и других растений.

Коржинский считал, что подобные неожиданные наследственные изменения — *гетерогенные вариации* — лежат в основе эволюции.

Но хотя Коржинский собрал большой материал и установил основные особенности подобных изменений, открытие мутаций мы свя-

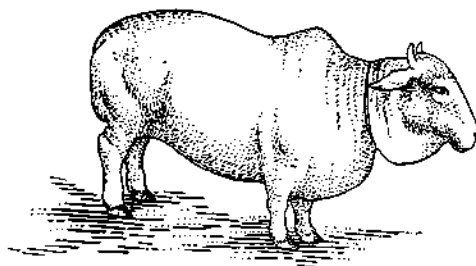
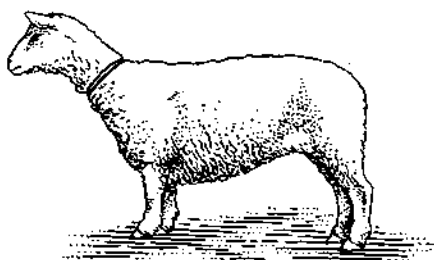


Рис. 220. Мутации у животных. Наверху анконовская овца, внизу таксоногая мутация зебу

ываем с именем знаменитого голландского ботаника де-Фриза, который опубликовал свои работы, посвященные мутационной изменчивости, в 1901 и 1903 гг. Работы де-Фриза основаны на собственных его наблюдениях над появлением мутаций у растения энотеры Ламарка (*Oenothera Lamarckiana*) (рис. 221). Это растение, завезенное когда-то в Европу из Северной Америки, найдено было де-Фризом на картофельном поле, где он встречал, кроме обычной энотеры, некоторые, уклоняющиеся от нормальной формы, растения. Он высадил в свой сад 9 экземпляров нормального растения, получил от них семена и затем вырастил новое поколение. 1500 экземпляров этого поколения были нормальными, а 10 оказались измененными: пять из них были карликовыми растениями, а остальные пять имели более широкие листья — формы эти оказались постоянными; таким образом, появились новые наследственные изменения — мутации. В течение дальнейших 10 лет де-Фриз, продолжая работу с энотерой, наблюдал появление и других мутационных изменений: так, им была найдена гигантская форма, форма с красными жилками, удлинненными листьями и другие — всего 7 различных мутаций. Он получил за 10 лет 53 000 растений, из них 960 были измененными. На основании наблюдений над энотерой де-Фриз создал теорию мутаций, по которой он объяснял мутациями появление новых разновидностей и видов. Правда, впоследствии оказалось,

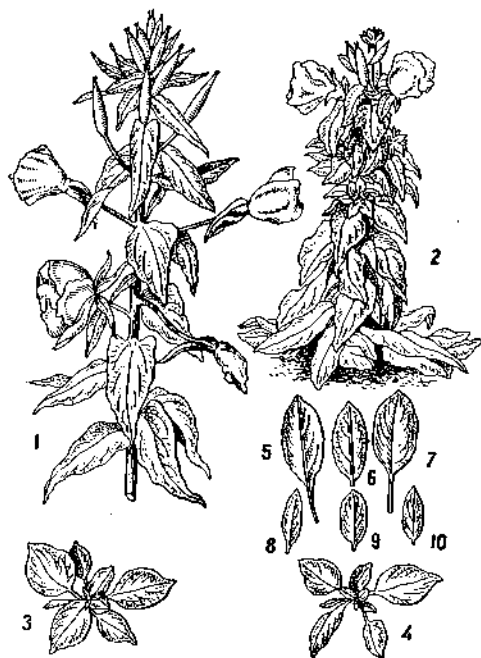


Рис. 221. Энотера Ламарка (*Oenothera Lamarckiana*)

1 — верхушка нормального растения; 2 — карликовая мутация (pavetta) в том же масштабе; 3 — молодое растение гигантской мутации (gigas); 4 — то же нормального растения; 5—10 — листья молодых растений: 5 — нормального, остальные — различных мутаций

что некоторые из полученных у энотеры изменений являются не мутациями, а возникали в результате, возможно, гибридного характера исходных форм; но исследования де-Фриза послужили толчком к работе с другими организмами, и в настоящее время мутации известны у очень большого количества видов растений и животных. Для того чтобы судить, что полученное изменение — мутация, важно установить, что новое наследственное изменение возникает не в результате скрещивания, а в результате изменения в генотипе, в хромосомах, независимо от скрещивания, поэтому особенно ценными являются наблюдения над мутациями, появляющимися в генотипически однородном материале.

Особенно интересны в этом отношении мутации, найденные в чистых линиях фасоли Иоганнсенем: он нашел мутации в форме листьев, в их окраске, а также мутации в форме семян. В исходном материале средняя длина семян чистой линии была равна 12,371 мм, а ширина 9,310 мм. Одна из мутаций, «длинная», имела среднюю

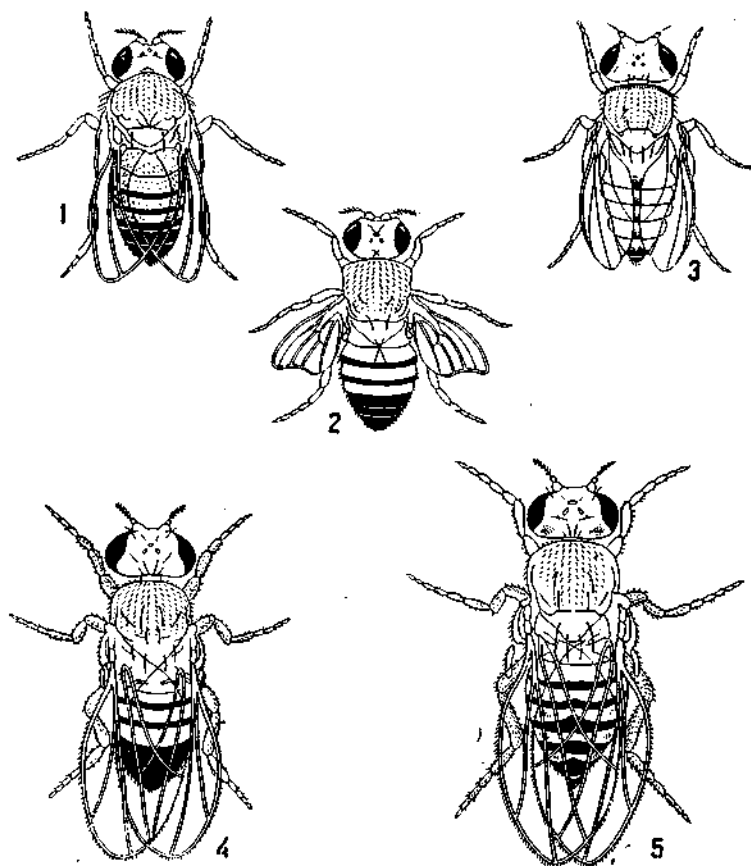


Рис. 222. Плодовая мушка дрозофила (*Drosophila melanogaster*)

4 и 5 — нормальные самец и самка; 1 — мутация: уменьшенные крылья; 2 — мутация: вырезанные крылья; 3 — мутация: вырезанные и укороченные крылья (по Моргану)

длину 13,545 мм, а ширину 9,408 мм. Другая, «широкая», — среднюю длину 11,923 мм, ширину 9,460 мм. Возникшие изменения оказались строго наследственными. Эти мутации интересны еще в том отношении, что на их примере видно, что изменения, возникающие путем мутации, не всегда резкие, иногда они являются незначительными, но всегда наследственны.

Очень много для изучения мутационной изменчивости дали работы генетиков американской школы Моргана над плодовой мушкой — дрозофилой (*Drosophila melanogaster*) (рис. 222). Эта мушка оказалась очень удобной для генетических работ благодаря своей большой

плодовитости, неприхотливости и способности размножаться круглый год. Из американских лабораторий дрозофила распространилась по научным лабораториям всего мира, и с ней работает большое количество генетиков. Вид *Drosophila melanogaster* встречается также и в СССР, например на Северном Кавказе.

Нормальная муха данного типа имеет красные глаза, серо-коричневое тело, прямые крылья. В настоящее время найдено свыше 400 мутаций, которые касаются различных признаков дрозофилы: окраски глаз, окраски тела, формы крыльев, формы глаз, количества и формы щетинок и т. д. (рис. 222).

Появляются мутации неожиданно и в единичных экземплярах, например, среди нормальных мух находят вдруг белоглазую. При скрещивании оказывается, что признак этот наследственный, между тем воспитывались все мухи в одних условиях, и среди их предков в течение многих поколений белоглазых мух не было.

Мутации бывают всегда врожденными: это значит, что изменения происходят в хромосомах половых клеток до оплодотворения и поэтому проявляются в потомстве соответствующим изменением признака. Интересно, что наряду с этим известны случаи, когда происходят мутации в хромосомах соматических клеток, во время развития зародыша; тогда, например, на красном глазу наблюдаются белые пятна, появление которых объясняется тем, что в клетке, из которой развилась белая часть глаза, произошла мутация. Такие мутации носят название *соматических*, и они не являются наследственными.

Появление мутаций зависит от изменения в хромозомных комплексах. Изменения эти могут быть двух типов: или при мутациях никаких видимых изменений в хромосомах не наблюдается, изменяются гены внутри хромозомы; этот тип изменений носит название *генных мутаций*, или *трансгенаций*; или изменяется хромозомный комплекс, например удваивается число хромосом. Так, например, оказалось, что гигантская мутация энотеры имеет вдвое больше хромосом, чем нормальная (тетраплоид): у нормальной 14 хромосом, у гигантской — 28. Иногда различие заключается в добавлении или недостатке одной хромосомы. Так, у дрозофилы известны случаи нахождения лишней маленькой хромосомы или отсутствия одной из них.

В некоторых случаях нарушается целостность отдельных хромосом: часть хромосомы может отломиться и приклеиться к другой, или вообще потеряться и т. д. Все эти случаи изменений хромозомных комплексов носят название *хромозомных аберраций*. Хромозомные аберрации оказывают влияние на фенотип организма и являются так же, как и генные мутации, наследственными.

Мутационные изменения имеют следующие характерные особенности: 1) мутации появляются независимо от скрещивания, 2) они передаются по наследству, 3) появляются в единичных экземплярах, 4) характер мутационных изменений *случайный*, они *неадекватны среде*, т. е. в одних и тех же условиях могут появляться различные мутации, и они не имеют приспособительного, полезного характера, 5) мутации происходят сравнительно редко. У дрозофилы в обычных условиях в среднем одна из миллионов мутация встречается на 10 000 нормальных мух.

Каковы причины, вызывающие появление мутаций? Долгое время они оставались совершенно неясными: казалось, что изменения генотипа происходят независимо от влияния внешней среды, так как внешние факторы как бы никакого влияния на мутационный процесс не оказывали. Создалось учение о самопроизвольном изменении гена независимо от внешних условий. Многие генетики стали на эту точку зрения, известную под именем *автогенези*. Автогенезом называется учение об изменении организмов под влиянием исключительно внутренних причин, признающее, таким образом, автопомность живого. Что это за причины? Как могут они определять изменимость генов независимо от внешней среды? Такой взгляд, метафизически отрывающий организм от внешней среды, неминуемо приводит к представлению о какой-то особой внутренней нематериальной силе, направляющей развитие, т. е. к идеализму и витализму.

Для того чтобы выяснить, оказывают ли внешние условия какое-нибудь влияние на мутационный процесс, нужно было установить, изменяется ли частота появлений мутаций под влиянием различных внешних факторов. Эта работа была сделана впервые американским генетиком Меллером, который испытал сначала влияние температуры, а затем выпустил в 1927 г. работу о влиянии рентгеновских лучей на мутационный процесс. Эта работа оказала очень большое влияние на дальнейшее развитие генетики.

Меллер, подвергая дрозофил воздействию X-лучей, получил при этом повышение процента мутаций в 150 раз по сравнению с контролем, а может быть и больше. Мутации получались и в яйцах, и в сперматозоидах, и в незрелых клетках половых желез. Наблюдалось появление как генных мутаций, так и хромозомных аберраций, так как X-лучи часто приводили к разрушению хромозом. Но интересно то обстоятельство, что при действии рентгеновских лучей получаются, так же как и в нормальных условиях, мутации различные: много таких, которые были получены раньше, и некоторые новые. Никакой направленности мутаций при действии рентгеновских лучей не наблюдалось. Правда, некоторые гены изменяются чаще, другие реже, но это наблюдается и в нормальных условиях.

После работы Меллера действием рентгеновских лучей получали мутации у многих растений (кукурузы, пшеницы, ячменя, львиного зева и др.) и у некоторых насекомых. С позвоночными животными опыты ставятся, но пока еще недостаточно выработана методика облучения половых клеток позвоночных: рентгеновские лучи часто совсем убивают половые клетки. Кроме того, установлено влияние лучей радия на повышение количества мутаций. Оказывает действие также повышение температуры: у дрозофил действием высокой, почти смертельной для них, температуры (35—37°C) также получались искусственно мутации, причем по некоторым работам действие температуры более специфично: изменяются немногие гены, и иногда наблюдается все более и более интенсивное изменение одного гена при действии высокой температуры на несколько последующих поколений мух. Правда, эти данные требуют еще проверки. Изучаются в настоящее время воздействия различных химических веществ — йода, спирта с эфиром, соляной кислоты — на получение мутаций (этими веществами

действуют на яйца дрозофил), и уже установлено, что в случае действия иода процент мутаций повышается.

Таким образом, мутационный процесс не идет изолированно от влияния среды. Конечно, и те мутации, которые появляются в нормальных условиях, зависят от внешних факторов, но никакой адекватности в мутационной изменчивости не наблюдается: одна и та же доза рентгеновских лучей вызывает появление самых разнообразных мутаций. Каждая мутация появляется в результате взаимодействия внешних влияний и внутренних, т. е. структуры и состояния самого хромозомного комплекса. Но при этом следует иметь в виду, что специфические особенности получающейся мутации не определяются характером действующего внешнего фактора, но зависят от генотипической наследственной структуры.

*Значение мутаций
в сельском хозяйстве*

Путем отбора, разведения и скрещивания появляющихся мутаций получено много новых пород животных и сортов культурных растений. Некоторые примеры получения таковых были указаны выше. В последнее время известно, что путем мутации в 1919 г. возникла порода кроликов

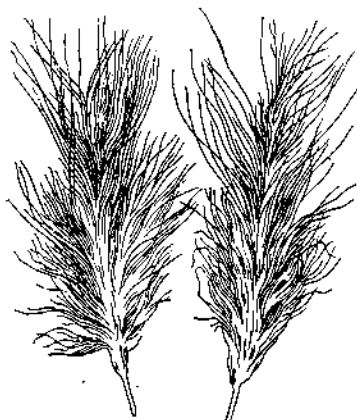


Рис. 223. Ветвистоколосая мутация ржи (по С. И. Жегалову)

«рекс» с очень короткой шерстью. Представитель этой породы неожиданно был найден одним крестьянином во Франции в потомстве кроликов с обычной шерстью. Новый признак оказался наследственным, и, таким образом, была получена новая порода. Также и некоторые другие породы кроликов, отличающиеся от дикого серого кролика окраской, возникли путем мутации: белые кролики (альбиносы), черные, горностаевые и т. д.

Для того чтобы иметь более богатый выбор, очень важно при помощи воздействия внешних условий повысить процент мутаций у с.-х. животных и растений. Конечно, многие мутации оказываются невыгодными

для человека, например мутация ржи, найденная в 1921 г. проф. Жегаловым, зерна которой очень мелкие (рис. 223), но, несомненно, из большого количества мутаций можно будет выбрать и полезные.

*Комбинаторная
изменчивость*

Кроме указанных выше типов изменчивости — модификаций и мутаций, известны у организмов многочисленные случаи возникновения новых признаков в результате скрещивания. Эти изменения объясняются новой перекombинацией генов, возникающей в результате соединения отцовских и материнских хромозом. Изменчивость эта носит название комбинаторной. Так, при скрещивании белого и черного кроликов частью получаются серые. Серый цвет возник благодаря новому сочетанию генов. Подобные случаи будут понятнее после изучения законов наследственности.

ГЛАВА XIV

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

СОДЕРЖАНИЕ. Основные законы наследственности. Закон расщепления. Теория чистоты гамет. Ее трюмогюнные основы. Примеры менделевскогю наследования. Относительный характер доминирования в F_1 . Анализирующее скрещивание. Второй закон Менделя — закон независимого распределения. Гены и признаки. Хромосомная теория наследственности. Сцепление генов. Нарушение сцепления. Кроссинговер. Хромосомы и определение пола. Наследование, сцепленное с полом. Наследование биологических признаков человека. Проблема наследования интеллектуальных способностей.

Основные законы наследственности

Как было уже указано выше, в XIX в. выдвигалось большое количество теорий наследственности, которые стремились так или иначе объяснить самый факт наследования, но так как они не основывались на достаточных экспериментальных данных и носили чисто умозрительный характер, то никаких закономерностей наследования они не вскрывали и были в значительной степени абстрактны. Но одновременно с возникновением этих теорий в XIX в. сильно развивается практическая деятельность растениеводов и животноводов. Растущая промышленность предъявляла к сельскому хозяйству повышенные требования на сырье: нужно было увеличить продуктивность овец и других животных, а также с.-х. растений, вывести новые, улучшенные сорта. В связи с этим в растениеводстве и животноводстве замечается большое количество попыток к скрещиванию различных форм. При этом некоторым ботаникам (Найту, Нодэну и др.) удалось установить отдельные закономерности в явлениях наследственности. Так, Нодэну удалось подметить, что потомство от скрещивания разных организмов часто бывает промежуточным, что отец и мать равно участвуют в передаче наследственных признаков, а затем он указал и еще некоторые закономерности, близкие к тем, которые окончательно были установлены Менделем в его работе, выпущенной в 1865 г. Грегор Мендель, открытия которого легли в основу развития генетики, был монахом в Брюнне, в тогдашней Австро-Венгрии (теперь город Брно в Чехо-Словакии). Он работал в монастырском саду над скрещиванием разновидностей садового гороха (*Pisum sativum*). Успех его опытов определился и выбранным им материалом и методом его работы. У гороха как самоопыляющегося растения легко получить генотипически однородные линии, а также легко проверить, благодаря самоопылению, генотип каждого отдельного растения.

Что касается метода Менделя, то важно следующее обстоятельство: он обращал внимание на закономерности в передаче по наследству отдельных признаков гороха — окраски семян, цветов, высоты растений и т. д., что помогло ему легче разобраться в полученном материале. Кроме того, он вел точные родословные записи и точный подсчет всех получаемых растений и поэтому мог проанализировать результат опытов в числовом отношении, и, наконец, он разработал метод анализа потомства путем особых скрещиваний гибридов с исходными формами, получивших название *анализирующих скрещиваний*. Его работа была опубликована в «Трудах о-ва естествоиспытателей в Брюнне» — небольшом местном издании; внимания на нее достаточного не обратили, и она была забыта. Только в 1900 г. три исследователя, Г. де-Фриз, Чермак и Корренс, обнаружив те же закономерности при скрещивании различных организмов, открыли работу Менделя, причем выяснилось, что законы наследственности, обнаруженные на скрещиваниях гороха, оказались применимыми и к другим организмам.

Закон расщепления Наиболее простым случаем является скрещивание организмов, отличающихся друг от друга *одной* парой признаков. Такое скрещивание называют *моногибридным*. Таким будет, например, скрещивание рас гороха, которые отличаются друг от друга окраской семян. Мендель скрещивал растения гороха, дающего желтые семена, с растениями, дающими зеленые семена. Для того чтобы произвести опыление, сначала удаляют тычинки у нераспустившегося бутона, чтобы не произошло самоопыления, затем оставляют цветок с надетым на него марлевым мешочком до того времени, когда рыльце пестика будет готово к опылению. На рыльце распустившегося цветка наносят пыльцу того растения, с которым хотят произвести скрещивание. Можно за материнское взять растение с желтыми семенами, за отцовское — с зелеными и наоборот.

В опытах Менделя первое поколение семян, получающееся в результате скрещивания, или первое поколение гибридов, оказалось желтым.

Эти гибридные семена были высеяны, и растения, выросшие из них, предоставлены самоопылению. Таким образом было получено второе поколение семян, или второе поколение гибридов. Оказалось, что среди семян второго поколения встречаются и желтые и зеленые (иногда можно их найти даже в одном стручке). Всего Менделем было получено 8023 семени, из которых 6022 были желтыми и 2001 зелеными. Отношение желтых к зеленым 3,01 : 1.

Семена второго поколения также были высеяны, и растения, выросшие из них, были предоставлены самоопылению, причем было проанализировано потомство каждого растения.

Оказалось, что растения, выросшие из зеленых семян, дали исключительно зеленые семена. Третья часть растений, полученных из желтых семян, дала исключительно желтые семена, а две трети снова дали и желтые и зеленые в отношении 3 : 1 (рис. 224).

Из анализа этого скрещивания и других, подобных ему, например, скрещиваний круглого и морщинистого, высокого и низкого горохов и т. п., Мендель вывел следующие закономерности:

1. Первое поколение гибридов всегда *однообразно* и несет признак одного из родителей (в данном примере признак желтой окраски семян), второй признак (зеленый) в первом поколении не прояв-

ляется. Проявляющийся признак Мендель назвал *доминирующим*, скрытый — *рецессивным*.

2. Второе поколение гибридов является *неоднородным*, в нем проявляются и доминирующий и рецессивный признаки в отношении 3 : 1. Это явление было названо Менделем *расщеплением*.

Как же объяснить расщепление? Почему во втором поколении проявляются рецессивные признаки, и почему при расщеплении наблюдается отношение 3 : 1?

*Теория чистоты
гамет. Ее хромосо-
мные основы*

Для объяснения расщепления Менделем была выдвинута гипотеза, которая заключается в следующем.

Развитие желтой или зеленой окраски зависит от присутствия в половых клетках наследственных факторов, обуславливающих развитие той или другой окраски. При скрещивании

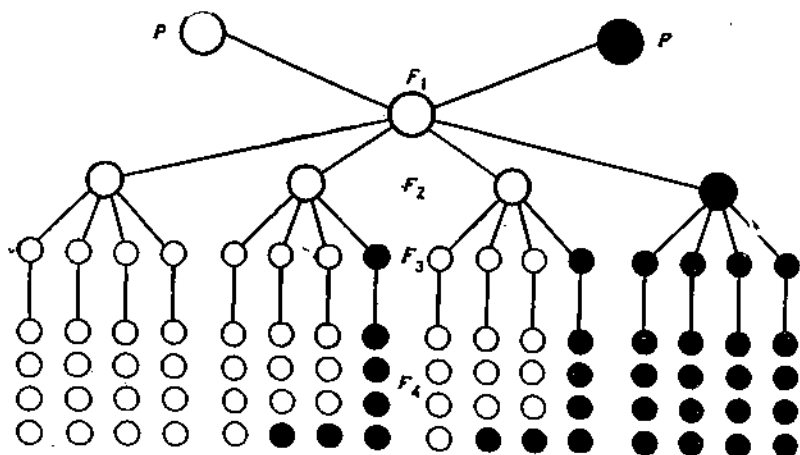
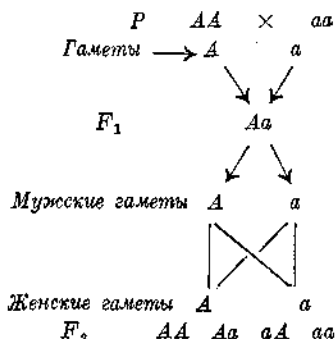


Рис. 224. Схема моногибридного скрещивания горохов с желтыми и зелеными семенами

растений, имеющих желтые и зеленые семена, гибрид первого поколения получается из слияния двух половых клеток, из которых одна имеет фактор желтой, а другая фактор зеленой окраски. Возникшая зигота будет нести и тот и другой факторы, но семена разовьются желтые, так как желтый цвет доминирует над зеленым.

У гибридных растений, предоставленных самоопылению, развиваются снова половые клетки. И вот Мендель выдвигает гипотезу, по которой в половую клетку гибрида может попасть только один из парных контрастирующих наследственных задатков — или желтый или зеленый. В половых клетках эти факторы не смешиваются. Эта гипотеза получила название *гипотезы чистоты гамет*. Таким образом, половина половых клеток гибрида будет нести фактор желтого цвета, половина — фактор зеленого цвета. Гаметы того и другого типов комбинируются друг с другом случайно. Комбинации эти легко проследить, если обозначить условно наследственные факторы буквами: доминантный — *A*, рецессивный — *a*.

Исходные родительские формы *P* обозначаются *AA* (желтая), и *aa* (зеленая). Гибрид первого поколения *F1* несет и тот и другой фак-



торы, его генотип будет Aa . Но половые клетки этого гибрида будут нести или фактор A или a , причем примерно половина из яйцевых клеток будет одного, половина другого типа; то же можно сказать и о мужских клетках. Комбинации происходят всевозможные, причем одинаково вероятно, попадет ли мужская клетка A в яйцеклетку A или в a ; в первом случае получится во втором поколении F_2 зигота AA , во втором Aa . Но мужская клетка a также может попасть и в яйцеклетку A и в яйцеклетку a ; получаются комбинации aA и aa . Комбинации: AA , Aa , aA будут фенотипически одинаковы, так как доминирует желтый цвет, комбинация aa будет зеленой; таким образом, если каждая из этих комбинаций осуществляется в равном количестве случаев, что бывает обычно при многочисленном потомстве, мы получаем расщепление 3 : 1.

Но это будет только фенотипическое отношение: по генотипу доминантные семена распадаются на две группы: семена с генотипом AA дадут при самоопылении исключительно желтое потомство, они называются *гомозиготными* (гомос — значит равный, гомозиготные — зиготы, получившиеся при слиянии одинаковых гамет и, в свою очередь, образующие один тип гамет); растения же с генотипом Aa дадут опять расщепление 3 : 1, они носят название *гетерозиготных* (гетерос — разный). Рecessивные растения всегда гомозиготны (aa).

Таким образом, по генотипу во втором поколении получается расщепление: $1AA:2Aa:1aa$.

В своем первоначальном виде гипотеза чистоты гамет носила формальный характер, она ничего не говорила о материальной основе наследования, о причине чистоты гамет. Позже, однако, уже в XX в., выдвинутая Менделем гипотеза чистоты гамет была конкретизирована на основании данных цитологии. Она связана с процессами, происходящими при созревании половых клеток, а именно с редукционным делением. Как известно из гл. IV, набор хромосом в соматических и в первичных половых клетках — диплоидный. Половина хромосом этого набора происходит от отцовского, половина — от материнского организма, поэтому хромосомы парные. Если взять гомозиготное растение с желтыми семенами, оно должно получить с хромосомами и от отцовского и от материнского растения в числе других также и гены, обуславливающие развитие желтой окраски семян, причем гены эти лежат в гомологичных парных хромосомах. Горох имеет 7 пар хромосом. На схеме изображаем только 4 пары, так как остальные хромосомы несут гены, нас в данный момент не ин-

тересующие (рис. 225): хромосомы, несущие ген А, — черные, несущие ген а, — белые. Горох с зелеными семенами в той же паре хромосом несет такие же гены, кроме одной пары, а именно — вместо генов, обуславливающих желтую окраску, — гены, вызывающие зеленую окраску семян. Гены, обуславливающие развитие подобных парных контрастирующих признаков, называются *аллеломорфными*.

После редукционного деления в половой клетке остается гаплоидное число хромосом, и поэтому только один из двух генов желтой окраски в гаметах у одного растения и один зеленый — у другого.

При оплодотворении восстанавливается диплоидный набор хромосом, причем в одной из пар находятся теперь гены желтой и зеленой окраски, т. е. пара аллеломорфных генов.

При созревании половых клеток гибрида опять происходит редукционное деление, причем в гаметы попадает только одна из

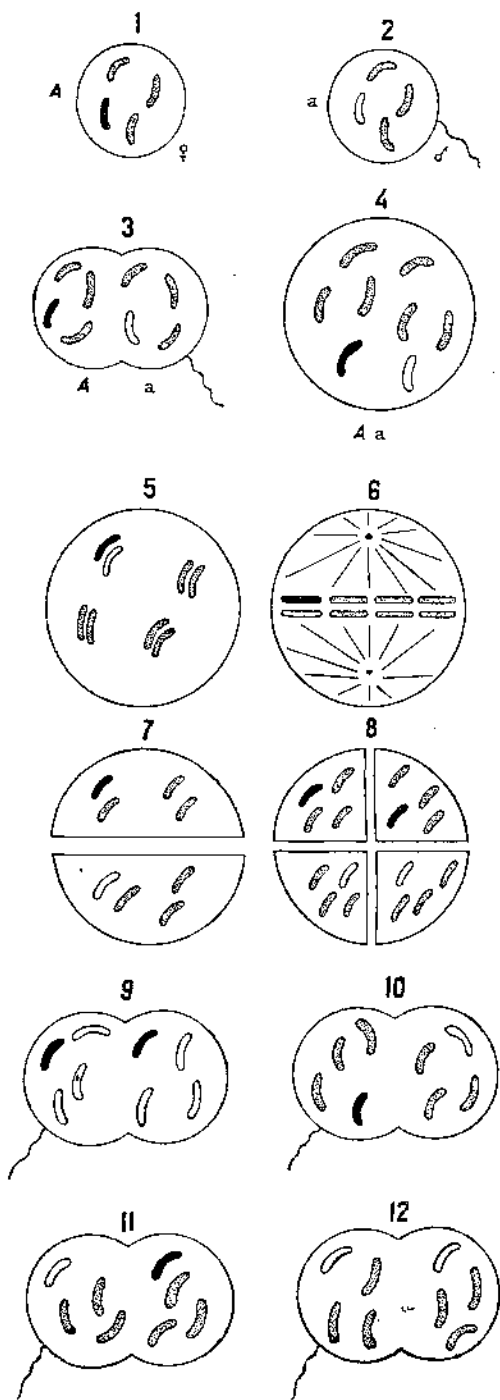


Рис. 225. Схема распределения гомологичных хромосом при скрещивании горохов с желтыми и зелеными семенами

Хромосомы, несущие аллеломорфные гены, обозначены черным (А) и белым (а) цветом. 1 и 2—гаметы исходных родительских форм; 3—момент слияния этих гамет; 4—хромосомы в зиготе F₁; 5—конъюгирующие хромосомы при созревании гамет гибрида; 6, 7, 8—первое и второе деления созревания. При редукционном делении (6) хромосомы, несущие аллеломорфные гены, расходятся к противоположным полюсам и попадают в разные клетки (7). В результате образуется два типа половых клеток (8); 9—12—четыре возможных комбинации слияния гамет гибрида при образовании зигот второго поколения

гомологичных хромозом, а следовательно, один из аллеломорфных генов. Обе парные хромозомы в одну гамету попасть не могут, а следовательно, не могут попасть в одну гамету оба аллеломорфных гена. Дальнейшая судьба хромозом при образовании зигот второго поколения может быть прослежена по прилагаемой схеме (рис. 225).

Примеры менделевского наследования

Таким образом, в основе теории чистоты гамет и основанного на ней закона расщепления лежит процесс редукционного деления; этим объясняется всеобщность этого закона: редукционное деление открыто у всех почти типов животных и растений, начиная от простейших и водорослей и кончая позвоночными и цветковыми. Расщепление также наблюдали при скрещивании насекомых, моллюсков, различных позвоночных животных, растений, человека и т. д.

Рассмотрим несколько примеров. При скрещивании двух рас виноградной улитки, одна из которых имела полосатую раковину, другая — раковину без полос, получилось в первом поколении полосатое потомство, а во втором наблюдалось расщепление на полосатых и гладких в отношении 3 : 1. Так же наследовались по Менделю особенности окраски гусеницы и кокона у шелкокрылых червей, окраска и форма шерсти у млекопитающих, особенности строения черепа у кроликов, многие особенности в строении и форме колоса злаков и т. д.

Обнаруживаются те же закономерности и при наследовании некоторых физиологических особенностей: у некоторых растений двухлетность доминировала над однолетностью; получали расщепление при скрещивании озимой и яровой пшеницы. По Менделю наследуется у растений невосприимчивость к заражению некоторыми грибами. Есть данные, говорящие за то, что восприимчивость к прививке раковых опухолей у мышей также наследуется по законам Менделя. Некоторые патологические особенности у животных, как, например, ломкость кровеносных сосудов у лошадей, такие болезни человека, как цветная слепота, слабоумие и др., наследуются по тем же законам. Так же наследуются многие признаки животных, важные в хозяйственном отношении: яйцекладность, молочность и др., но их наследование более сложно, что будет также указано ниже.

Отношение 3 : 1 при расщеплении получается лишь в том случае, если исследуемое потомство достаточно многочисленно, так как оно основано на случайной комбинации разных типов гамет, и при незначительном потомстве отношение это часто нарушается. Может оно нарушиться еще потому, что жизнеспособность организмов неодинакова: так, многие рецессивные мутации мушки дрозофилы менее жизнеспособны, чем нормальные, и рецессивов поэтому получается меньше, чем ожидается теоретически.

Относительный характер доминирования в F_1

Что касается доминирования, установленного Менделем для первого поколения гибридов, то оно является далеко не всеобщим: часто первое поколение бывает промежуточным. Так, в скрещивании белой и красной рас цветов «ночной красавицы» (*Mirabilis jalapa*) первое поколение оказалось розовым, а во втором наблюдалось расщепление в таком отношении: 1 красная, 2 розовых, 1 белая. В данном случае фенотипическое расщепление соответствовало генотипическому: такие гетерозиготные формы отличались по фенотипу от гомозиготных (рис. 226).

Промежуточное гибридное потомство представляют собой так называемые голубые андалузские куры, дающие при скрещивании расщепление на черных, голубых и белых также в отношении 1 : 2 : 1.

В некоторых скрещиваниях какой-нибудь из признаков обнаруживает неполное доминирование, так как оно бывает несколько ослаблено по сравнению с гомозиготной формой. Так, при скрещивании дрозофилы с нормальной формой глаз с узкоглазой (Bag) у гибридов получается форма глаз в виде полоски, но полоска шире, чем у гомозиготной Bag.

Степень доминирования изменяется также в некоторых случаях от действия гормонов: безрогость рецессивна по отношению к рогатости у самцов и доминантна у самок в скрещивании овец суффолькской породы (безрогой) и дорсетской рогатой породы.

В некоторых случаях степень доминирования изменяется в зависимости от внешних условий. Так, у растения дурмана пурпуровая окраска стебля доминирует над зеленой вполне, но если растения выращивать в более ярком свете, окраска их оказывается ослабленной, и гетерозиготные растения становятся отличимыми от гомозиготных доминантных форм.

Эти примеры показывают, что доминирование одного признака над другим может выражаться в различной степени, и известно много случаев, когда доминирования не наблюдается, поэтому в настоящее время говорят обычно не о законе, а лишь о правиле доминирования.

Анализирующее скрещивание

Для проверки гипотезы чистоты гамет Мендель ставил еще одно скрещивание, имеющее большое теоретическое значение в смысле подтверждения этой гипотезы, а также часто употребляющееся для практических целей: он скрещивал гибрида первого поколения с родительской формой. Такое скрещивание носит название *обратного*.

Если поставить скрещивание розовой формы «почной красавицы» из первого поколения с белой, то получается такое расщепление: половина белых, половина розовых. Если обозначить ген красной окраски

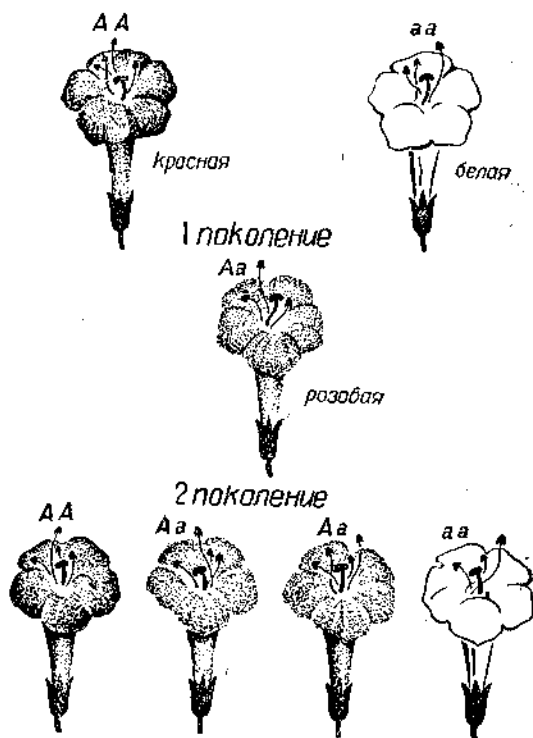
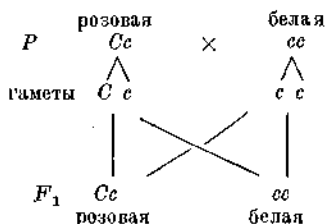


Рис. 226. Схема скрещивания «почной красавицы» (*Mirabilis jalapa*) с белыми и красными цветами

ски через C , белой — c , то скрещивание это будет выглядеть следующим образом:



Гетерозиготная розовая форма дает два типа половых клеток C и c ; белая — один тип — c ; при слиянии их получаются две формы: Cc — розовая и cc — белая.

Большое практическое значение имеет скрещивание гетерозиготной формы с рецессивной при полном доминировании.

Предположим, что в кролиководческом хозяйстве разводится порода черных кроликов; неожиданно в их потомстве начинают появляться пятнистые. Пятнистые шкурки — брак в производстве, так как они хуже окрашиваются и в естественном виде менее красивы. Объяснить их появление можно только тем, что пятнистая окраска, рецессивная по отношению к черной, была в скрытом состоянии у гетерозиготных черных кроликов. Чтобы узнать, является ли данный черный кролик гомозиготным или гетерозиготным, его скрещивают с пятнистым (рецессивом). Если черный кролик гомозиготен, все потомство будет черным (1), если он гетерозиготен — будет половина черных, половина пятнистых (2).

$$1. \frac{AA \times aa}{F_1 \quad Aa} \qquad 2. \frac{Aa \times aa}{F_1 \quad Aa \quad aa}$$

Такое скрещивание испытуемой доминантной формы с рецессивной носит название *анализирующего скрещивания*.

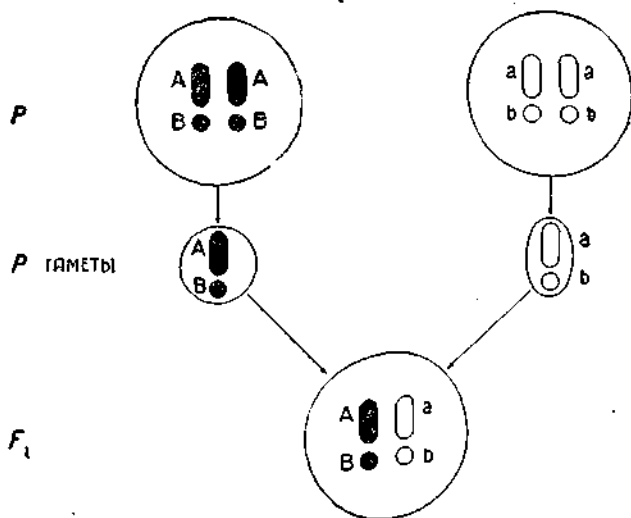
Второй закон Менделя — закон независимого распределения

Возникает вопрос: а как же будет происходить наследование, если скрещиваемые формы отличаются не одним, а двумя и большим количеством признаков? Рассмотрим наиболее простой случай, когда

скрещиваемые особи отличаются друг от друга двумя парами аллеломорфных генов. Такое скрещивание называется *дигибридным*.

Подобные скрещивания также ставились Менделем. Примером дигибридного скрещивания может служить скрещивание самки горностаевого короткошерстного кролика с самцом белым длинношерстным (можно взять наоборот); они отличаются друг от друга и окраской и длиной шерсти.

Ген горностаевой окраски обозначается A , белой — a , короткая шерсть — B , а длинная — b . Если изобразить схему этого скрещивания с хромосомами, то гены AA окажутся в одной паре хромосом, гены BB — в другой паре хромосом горностаевого кролика, в гомологичных парах белого длинношерстного будут локализованы гены aa и bb (рис. 227). При редукционном делении пары разойдутся, и в каждую гамету попадет одна из хромосом с геном A и одна из хромосом с геном B у самки, и также одна с геном a и одна с геном b у самца. Гибрид F_1 несет в одной паре хромосом аллеломорфные гены $A - a$, в



РЕДУКЦИОННОЕ ДЕЛЕНИЕ
(ДВА ВОЗМОЖНЫХ НАБОРА
ХРОМОСОМ)

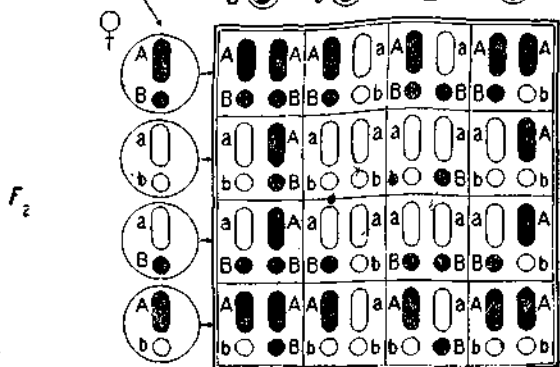
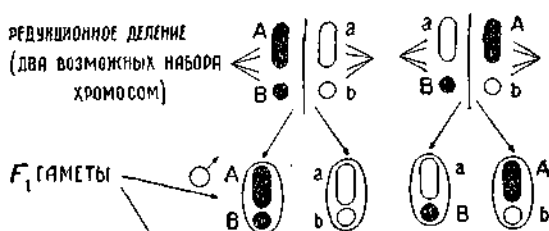


Рис. 227. Схема, иллюстрирующая хромозомное объяснение закона независимого распределения генов при дигибридном скрещивании. Наиболее существенно образование дигибридом четырех типов гамет, благодаря рекомбинации отцовских и материнских хромосом при созревании половых клеток. Выше, в решетке, 16 возможных сочетаний отцовских и материнских гамет в F₂

другой—*B* — *b*. Генотип этого кролика можно изобразить в виде формулы: *aBAb*, фенотипически же гибриды первого поколения будут горностаевыми короткошерстными. Для получения второго поколения скрещиваются два гибрида между собой.

При созревании половых клеток во время редукционного деления хромосомы расходятся, и могут получиться четыре комбинации генов: хромосома *A* может отойти с хромосомой *B* или с хромосомой *b*, так же хромосома *a* может отойти с хромосомой *B* или *b*, так как хромосомы, полученные от отца, могут свободно комбинироваться с хромосомами матери.

В результате редукционного деления у гибрида F_1 получаются четыре типа половых клеток: *AB*, *Ab*, *aB* и *ab*. Те же четыре типа получаются и у гибридной самки F_1 . Для того чтобы легче сообразить, какие зиготы получатся при их слиянии во втором поколении гибридов, чертится так называемая решетка Пеннета, в которой по горизонтали наносятся яйцеклетки, по вертикали — сперматозоиды, а в клетках — получающиеся при их слиянии зиготы:

Яйцеклетка Сперматозоиды	<i>AB</i>	<i>Ab</i>	<i>aB</i>	<i>ab</i>
<i>AB</i>	<i>ABAB</i> горност. коротко- шерст.	<i>ABAb</i> горност. коротко- шерст.	<i>ABaB</i> горност. коротко- шерст.	<i>ABab</i> горност. коротко- шерст.
<i>Ab</i>	<i>AbAB</i> горност. коротко- шерст.	<i>AbAb</i> горност. длинно- шерст.	<i>Ab aB</i> горност. коротко- шерст.	<i>Ab ab</i> горност. длинно- шерст.
<i>aB</i>	<i>ABaB</i> горност. коротко- шерст.	<i>aBAb</i> горност. коротко- шерст.	<i>aBaB</i> белый коротко- шерст.	<i>aBab</i> белый коротко- шерст.
<i>ab</i>	<i>ABab</i> горност. коротко- шерст.	<i>Abab</i> горност. длинно- шерст.	<i>aBab</i> белый коротко- шерст.	<i>abab</i> белый длинно- шерст.

Итак, при слиянии 4 типов сперматозоидов с 4 типами яйцеклеток получается 16 различных комбинаций. Расщепление по фенотипу наблюдается следующее: 9 горностаевых короткошерстных, 3 горностаевых длинношерстных, 3 белых короткошерстных и один белый длинношерстный — 9 : 3 : 3 : 1.

По генотипу расщепление будет более сложным, так как из 9 доминантных горностаевых короткошерстных только одна гомозиготная форма (*ABAB*), а другие гетерозиготны или по длине шерсти (*ABAb*),

или по окраске ($ABaB$), или по тому и другому признаку ($ABab$). Также и среди 3 белых короткошерстных и 3 горностаевых длинношерстных наблюдается только по одной гомозиготной форме и по две гетерозиготных, и только белые длинношерстные рецессивные формы всегда гомозиготны.

Анализ дигибридного скрещивания вскрывает второй закон Менделя, который в настоящее время формулируется как закон независимого распределения генов. Закон этот заключается в том, что расщепление по одной паре аллеломорф происходит независимо от расщепления по другой паре. Действительно, если обратить внимание только на окраску, то расщепление получается следующее: 12 горностаевых к 4 белым, т. е. 3:1, а по длине шерсти 12 короткошерстных к 4 длинношерстным, т. е. также 3:1. Это независимое распределение связано со свободной рекомбинацией генов, полученных от отца, с генами, полученными от матери при созревании половых клеток гибрида F_1 , которое основано на свободной рекомбинации отцовских и материнских хромозом. В результате этой рекомбинации во втором поколении получают такие формы, которых раньше не было: горностаевые длинношерстные и белые короткошерстные.

Это обстоятельство имеет большое значение в сельском хозяйстве, так как путем скрещивания двух организмов, имеющих какие-нибудь ценные особенности, можно получить комбинацию этих особенностей в одном организме. Так, путем скрещивания не очень урожайного скороспелого сорта пшеницы с более урожайным позднеспелым получили форму урожайную и скороспелую, разведением которой был получен новый сорт, обладающий этими ценными качествами. Недавно полученная порода кроликов «рекс», обладающая короткой шерстью, скрещивалась с кроликами различной окраски, и в настоящее время существуют кролики «рекс» всевозможной окраски: черные, серебристые, шиншиловые, коричневые и т. д.

Независимое распределение наблюдается также при тригибридных и полигибридных скрещиваниях, т. е. скрещиваниях организмов, отличающихся друг от друга тремя и больше парами аллеломорф. Примером тригибридного скрещивания может служить скрещивание ячменей, отличающихся друг от друга окраской колоса, формой его, наличием и отсутствием остей. В результате этого скрещивания получается расщепление 27:9:9:9:3:3:3:1, в котором мы находим 8 различных фенотипов с различной комбинацией этих признаков (рис. 228 и 229).

Но нужно помнить, что независимое распределение генов основано на свободной рекомбинации отцовских и материнских хромозом во время созревания половых клеток гибрида, поэтому оно может осуществляться только в том случае, если различные аллеломорфные пары расположены в разных хромосомах (рис. 227). Но генов в организмах гораздо больше, чем хромозом. Так, у мухи дрозофилы изучено около 400 разных генов, а между тем она имеет только четыре парных хромозомы. Следовательно, в каждой хромозоме находится довольно много генов. Между генами, локализованными в одной хромозоме, свободной рекомбинации быть не может, — они должны передаваться связанно. Действительно, в настоящее время изучено уже много случаев нарушения закона независимого распределения. Но прежде чем перейти к этому ограничению законов Менделя, нужно остановиться на неко-

торых более сложных случаях наследственности, в основе которых все же лежат законы расщепления и независимого распределения.

Гены и признаки

В пачальный период развития науки о наследственности представление о генах и признаках было ме-

ханистично: считали, что организм состоит как бы из мозаики отдельных признаков, причем каждому признаку соответствует особый наследственный фактор — ген. Однако в настоящее время нам достаточно ясна неправильность такого мозаичного представления об организме. Известно, что один ген оказывает влияние на несколько призна-

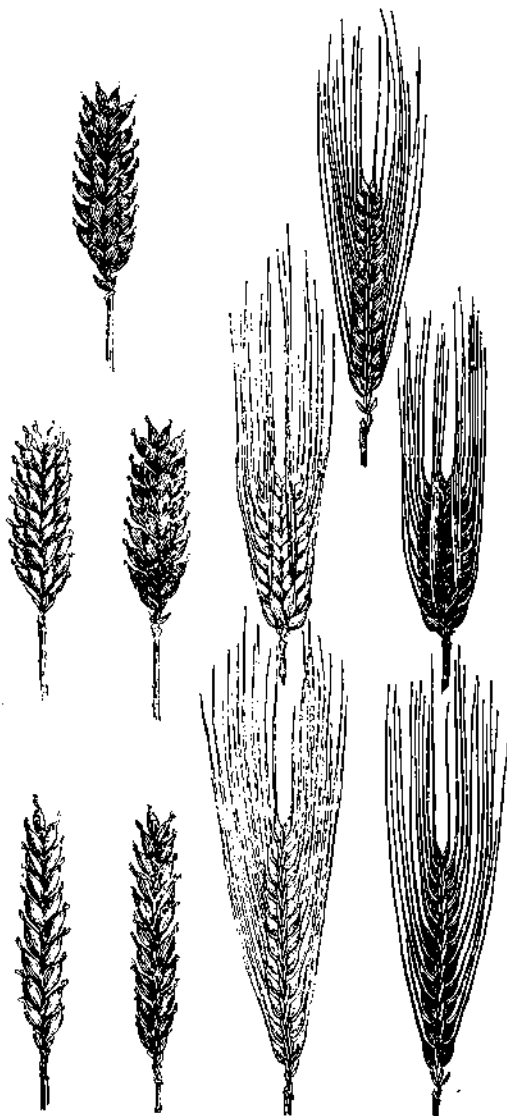


Рис. 228. Восемь различных комбинаций признаков, получающихся в результате тригибридного скрещивания: черного, тесляридного безостого ячменя с белым, двурядным остистым. Наверху — исходные формы; два нижних ряда — комбинация признаков, получившиеся во втором поколении

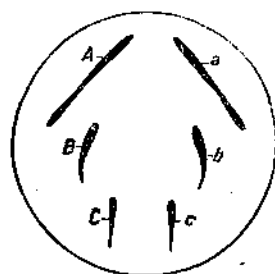


Рис. 229. Схема, показывающая расположение трех пар аллеломорфных генов $A-a$, $B-b$ и $C-c$ в трех парах хромосом

ков организма и что развитие одного признака, с другой стороны, определяется действием многих генов. Последнее утверждение можно иллюстрировать следующим примером. Разные породы кур имеют различную форму гребня: у виадоттов — низкий гребень, покрытый сосочками, который называется розовидным, у других, например бойцовых, узкий высокий гребень с тремя рядами возвышений — гороховидный, у леггорнов —

высокий пластинчатый гребень, называемый простым (рис. 230). При скрещивании породы с розовидным гребнем и породы с простым наблюдается доминирование розовидного, при скрещивании гороховидного с простым доминирует гороховидный. При скрещивании

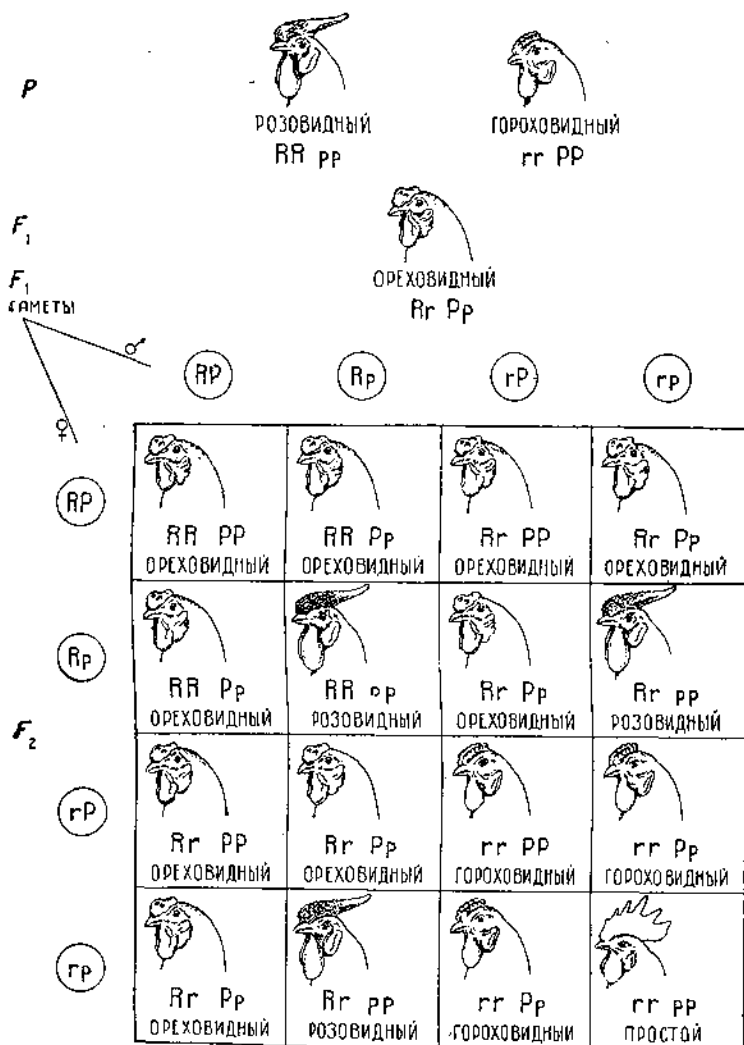


Рис. 230. Схема скрещивания кур с розовидным и гороховидным гребнем

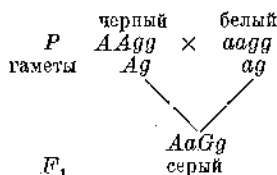
же гороховидного с розовидным получилась новая форма — маленькие гребни, похожие по форме на половинку грецкого ореха, названные ореховидными. Скрещивая две особи F_1 с ореховидными гребнями, получили в F_2 неожиданное расщепление на ореховидных, розовидных, гороховидных и простых, причем отношение между ними оказалось соответствующим 9:3:3:1.

Таким образом, скрещивание организмов, отличающихся друг от друга одной парой признаков — формой гребня, дало во втором поколении дигибридное расщепление. Это можно объяснить тем, что форма гребня зависит от действия двух пар аллеломорфных генов, которые независимо комбинируются друг с другом (рис. 230). Развитие ореховидного гребня определяется взаимодействием двух доминантных генов — R и P ; если оба эти гена будут в рецессивном состоянии, то гребень развивается простой ($rrpp$). Наличие одного из генов в доминантном состоянии дает развитие розовидного (Rp) или гороховидного (rP) гребня.

Таким образом, при скрещивании кур, отличающихся друг от друга одним признаком, при котором можно было бы ожидать моногибридного расщепления, получается расщепление дигибридное, так как форма гребня зависит от действия двух пар аллеломорфных генов $R-r$ и $P-p$, дающих друг с другом всевозможные комбинации.

Другим примером признака, зависящего в своем развитии от влияния многих генов, является окраска грызунов: мышей, кроликов, морских свинок, крыс. Часто при скрещивании двух кроликов, например белого и черного, получают серые, напоминающие своей окраской диких кроликов, т. е. происходит возврат к признакам предков. Этот возврат также объясняется рекомбинацией генов при скрещивании (окраска кроликов определяется взаимодействием, по крайней мере, 10 генов, но в данном случае будут указаны только те, которыми отличаются друг от друга черный и белый кролики). Черный кролик имеет доминантный ген A — основной ген окраски, который у белого кролика находится в рецессивном состоянии — a , отчего у него в коже совсем не развивается пигмент. У белого кролика имеется ген G , превращающий черный цвет в серый, но он не может проявить своего действия, потому что нет основного пигмента. У черного кролика ген G в рецессивном состоянии (g).

Скрещивание это можно изобразить так:



$\delta \backslash \text{♀}$	AG	Ag	aG	ag
AG	$AAAGG$ серый	$AAAGg$ серый	$AaGG$ серый	$AaGg$ серый
Ag	$AAAGg$ серый	$AAagg$ черный	$AaGg$ серый	$Aaagg$ черный
aG	$AaGG$ серый	$AaGg$ серый	$aaGG$ белый	$aaGg$ белый
ag	$AaGg$ серый	$Aaagg$ черный	$aaGg$ белый	$aaagg$ белый

Во втором поколении получается расщепление — 9 серых AG , 3 черных Ag , 4 белых aG и ag . Серый получается при взаимодействии: двух доминантных генов A и G ; если a в рецессивном состоянии, то получится белый (aG и ag); A в доминантном, g в рецессивном дают черного.

Взаимодействием генов объясняется иногда появление окрашенных цветов при скрещивании двух белых рас у душистого горошка, львиного зева, окрашенных кур при скрещивании белых леггорнов с виандоттами и т. д.

Все эти новообразования, появляющиеся в результате скрещивания, могут служить примерами комбинаторной изменчивости (комбинаций), о которых говорилось в предыдущей главе.

От действия многих генов зависит также развитие таких признаков, как рост, вес, молочность и т. д., причем в наследовании их замечается некоторая особенность; в первом поколении наблюдается появление промежуточных форм, а во втором — большая изменчивость организмов по этому признаку: средняя длина початка у одной расы кукурузы равна 6,6 см, у другой — 16,8 см. Средняя длина $F_1 = 12,1$ см, а длина початков во втором поколении варьирует от 7 до 21 см, ясного расщепления незаметно, получается вариационный ряд. Для объяснения этого явления выдвинута гипотеза «полимерных» или однозначных генов. Согласно этой гипотезе на развитие длины початков кукурузы оказывает влияние несколько генов, причем действие их суммируется: все они действуют в одном направлении, хотя и не являются аллеломорфными друг другу. Различные комбинации этих генов и дают большую изменчивость во втором поколении.

Таким образом, изучено много фактов, иллюстрирующих зависимость развития одного признака от действия многих генов.

С другой стороны, имеются данные, говорящие о влиянии одного гена на несколько признаков организма. Так, у мушки дрозофилы известна мутация *vestigial* — «зачаточные крылья». У этой мутации изменена форма крыльев, уменьшены жизнеспособность и плодовитость. Изменение одного гена повлияло в данном случае на все эти признаки. Также известно, что мутация цвета глаз связана с изменением плодовитости, формы семенеприемника и т. д. Менделем было обнаружено, что у гороха с красными цветами семена имеют серую или бурую кожуру и имеют красные пятна в пазухах листьев, горох с белыми цветами имеет белую кожуру семян и зеленые стебли и листья; отличаются эти растения в трех признаках, причем различия эти зависят от изменения одного гена. Эти примеры говорят о том, что ген оказывает влияние на несколько признаков, или имеет *плейотропное* действие. Примером такого плейотропного действия может служить также действие некоторых летальных генов, т. е. генов, вызывающих смерть организма, иногда в зародыше, иногда сразу после рождения. Летальный ген «бульдоговидности» найден был в племенных стадах голландской породы молочного скота: рождались телята с недоразвитым черепом, уродливым строением челюстей и очень короткими конечностями — все это оказывало такое действие, что теленок являлся нежизнеспособным, причем изменение этих признаков зависело от мутации в одном гене (рис. 231).

Плейотропное действие гена понятно: один и тот же ген в разных клетках развивающегося зародыша может оказывать различное действие.

Таким образом, в настоящее время генетика не рассматривает организм как сумму наследственных факторов, каждый из которых действует на определенный признак; развитие организма определяется влиянием всего генотипа, причем каждый ген может оказывать влияние на несколько признаков организма и каждый признак зависит от влияния нескольких генов.

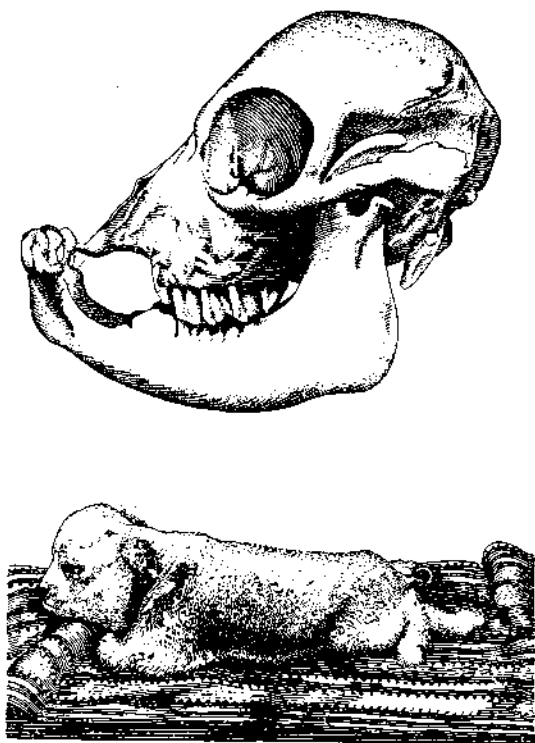


Рис. 231. Бульдогобразный теленок норвежского телемарковского скота. Вверху — череп такого теленка

*Хромозомная теория наследственности.
Сцепление генов*

При изложении законов Менделя уже было отмечено, что важное значение для развития генетики имела связь экспериментальных генетических данных с данными цитологии, и законы Менделя получили материальное обоснование в хромозомной теории. Ниже будут рассмотрены некоторые вопросы генетики, которые дают возможность понять значение хромозомной теории.

Было выяснено, что наследование двух или нескольких признаков согласно закону независимого распределения объясняется тем, что различные пары аллеломорфных генов, от которых зависит развитие различных признаков, локализованы в различных хромосомах.

Как же будет происходить наследование, если несколько генов локализовано в одной и той же хромозоме?

При скрещивании некоторых организмов, например душистого горошка, были получены результаты, противоречащие менделевскому закону независимого распределения. Подобные же случаи хорошо были изучены Морганом и его сотрудниками в их работах с дрозофилой.

При скрещивании нормальной дрозофилы с серо-бурым цветом тела и длинными крыльями с мухой, имеющей черный цвет тела и зачаточные крылья (скрещивание дигибридное), обнаруживается следующее. В первом поколении наблюдается доминирование серой окраски над черной и длинных крыльев над зачаточными, т. е. получается муха фенотипически нормальная. Результат, следовательно, соответствует ожидаемому. При скрещивании же самца из F_1 с рецессивной самкой, имеющей черное тело и зачаточные крылья, наблюдается значительное отличие (рис. 232).

В результате такого анализирующего скрещивания следовало ожидать появления четырех типов потомства, так как гибрид F_1 должен был дать четыре типа гамет согласно закону независимого распределения. Но этого не получилось (рис. 232). В результате подобного скрещивания появляются только две формы мух: серые длиннокрылые и черные зачаточные. Следовательно, у гибрида F_1 образуются только гаметы

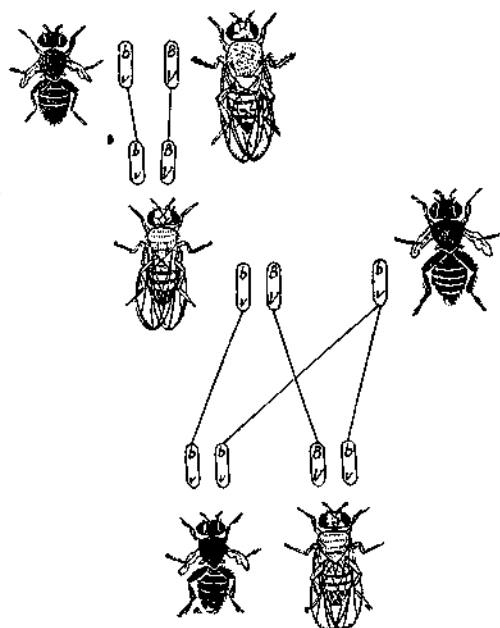


Рис. 232. Сцепление генов у дрозофилы, обнаруженное при скрещивании мухи черного цвета с зачаточными крыльями с серой длиннокрылой

BV и bv , т. е. те комбинации генов, которые были ими получены от родителей; новых комбинаций Bv и bV , которые должны были образоваться в результате свободного сочетания хромосом, не получилось. Гены, полученные от отца, оказались как бы сцепленными друг с другом, полученные от матери — также. Обнаруженное, таким образом, явление сцепления генов объяснили тем, что сцепленные гены локализованы в одной хромозоме и поэтому передаются всегда вместе (рис. 232).

Изучая в дальнейшем генетику дрозофилы, генетики обнаружили много таких сцепленных генов, передающихся вместе. Так, оказались сцепленными гены, вызывающие развитие: коричневых глаз, вырезанных крыльев, уменьшенных щетинок, неправильных фасеток глаз и т. д. Таким образом, было обнаружено, что эти гены лежат в

одной хромозоме. С другой стороны, при скрещивании коричневоглазой мухи с серым телом и красноглазой с черным телом было обнаружено, что эти гены дают независимое распределение. Из этого следует, что гены коричневых глаз и черного тела лежат в разных хромосомах. Это можно изобразить схемой, изображенной на рисунке 233.

В зиготе изображен схематично хромосомный комплекс гибрида, несущего в одной хромозоме гены B (красные глаза) и D (нормальные крылья), а в гомологичной — гены b (коричневые глаза) и d (вырезанные крылья). В другой паре хромосом лежат гены E (серое тело) и e (черное тело). При образовании гамет ген B пойдет всегда вместе с D , а b вместе с d ; таким образом, образуются два типа гамет BD и bd ; эти гены окажутся сцепленными, но они могут отойти в одну гамету с хромосомой, несущей ген E , или с хромосомой, несущей ген e . Таким образом, получается четыре типа гамет: BDE ,

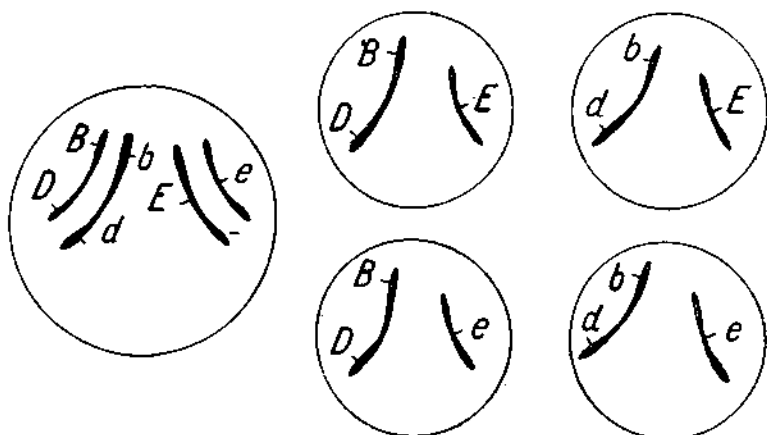


Рис. 233. Схема расположения сцепленных генов $B-D$ и $b-d$ в одной хромозоме. Гены $E-e$ лежат в другой паре хромосом и дают с генами BD и bd независимое распределение. Слева — хромосомы гибрида F_1 . Справа — четыре типа образующихся у него гамет

BDe , bdE , bde , т. е. гены B и D дают с геном E независимое распределение, так как они лежат в разных хромосомах.

Анализом подобных скрещиваний все изученные у дрозофилы гены (около 400) можно разделить на четыре сцепленные группы. Гены, относящиеся к одной группе, сцеплены между собой, но дают с генами других групп независимое распределение.

У дрозофилы имеется четыре пары хромосом. Таким образом, данные генетики подтверждаются данными цитологии: каждой хромозоме соответствует определенная группа генов. Совпадение оказывается еще более поразительным: хромосомы дрозофилы по все одинаковой длине: одна пара несколько короче, две — подлиннее и почти одинаковые и совсем маленькие хромосомы в виде точек (рис. 234). Группы сцепления, на которые распадается изученные гены дрозофилы, также неодинаковы по количеству генов, в них входящих: одна группа содержит меньше генов, две другие больше,

и, наконец, в четвертую входит только пять генов. У других видов дрозофил также количество групп сцепления соответствует гаплоидному числу хромосом: у *Drosophila obscura* — 5 групп сцепления и 5 пар хромосом, у *Drosophila willistoni* — 3 группы сцепления и 3 пары хромосом.

Также обнаружено явление сцепления и у других организмов: у гороха имеется 7 групп сцепления при 7 парах хромосом, у кукурузы 10 пар хромосом при 10 группах сцепления генов. Найдено сцепление генов у курицы, кролика, крысы, мыши, голубя, тутового шелкопряда и у других, а также у многих растений: пше-
пцы, овса, вики, душистого горошка, фасоли, львиного зева, томата и др. Ясно, что сцепление будет обнаружено и у других организмов, когда они будут достаточно изучены; у большинства с.-х. жи-
вотных число хромо-
сом очень велико, а
генов изучено еще срав-
нительно немного; то
же относится и к че-
ловеку.



Рис. 234. Хромосомные комплексы плодовой мушки (*Drosophila melanogaster*):
налево — самки, направо — самца

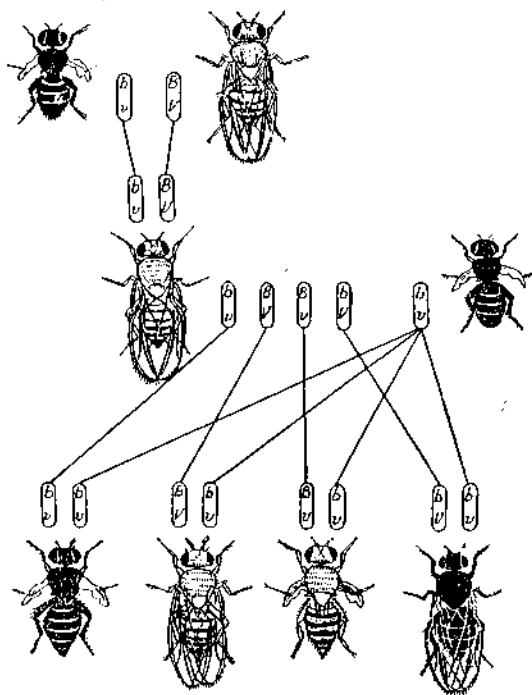


Рис. 235. Схема кроссинговера у дрозофилы

Самка *F*₁ даст четыре типа гамет, из которых *Bb* и *bb* получились благодаря перекресту хромосом

Нарушение сцепления. Кроссинговер

Если бы признаки — черный цвет и зачаточные крылья — передавались и проявлялись всегда вместе, то можно было бы подумать, что эти признаки обусловлены действием одного гена; то же относится и к другим сцепленным признакам. Но на самом деле это не так: сцепление между генами почти никогда не бывает полным — они во многих случаях разъединяются.

Разрыв сцепления можно иллюстрировать анализом скрещивания, сходного с ранее описанным. Если из *F*₁ от скрещивания серой длиннокрылой мухи с черной зачаточной взять не самца, а самку и скрестить ее с рецессивным самцом, то получается не два (как в вышеописанном опыте), а четыре типа особей, но не в равном количестве: 83% особей будут иметь серое тело и длинные крылья, 17% особей полу-
чается с серым телом и зачаточными крыльями и черным телом с длинными крыльями, т. е. обнаруживают разрыв сцепления (рис. 235). Разрыв сцепления объясняется разры-

крылья и черное тело и зачаточные крылья, т. е. сцепленные гены; 17% особей полу-
чается с серым телом и зачаточными крыльями и черным телом с длинными крыльями, т. е. обнаруживают разрыв сцепления (рис. 235). Разрыв сцепления объясняется разры-

вом хромозом: во время конъюгации парные хромозомы часто обвиваются одна вокруг другой, и если в этот момент произойдет разрыв, они могут склеиться неправильно, и произойдет обмен частями хромозом вместе с локализованными в них генами (рис. 236). Долгое время обмен частями хромозом не удавалось установить цитологически, но в последнее время, когда генетики и цитологи тесно связались в работе, удалось подтвердить в некоторых работах (Штерп), что одновременно с обменом генами происходит обмен частями хромозом.

Явления разрыва сцепления и обмена генами между парными гомологичными хромозомами получили название перекреста, или *кроссинговера* (от английского термина *crossing-over* — перекрест).

При дальнейших исследованиях было обнаружено, что перекрест между генами одной пары является величиной более или менее постоянной (так, между генами *b* и *v* он равен 17), но если определить процент перекреста между другими генами, то он окажется иногда резко отличным; например, гены *w* и *y* — белых глаз и желтого тела — дают 93% сцепления и только 1% перекреста, гены *b* и *c* — черное тело и киношные глаза — 91% сцепления и 9% перекреста. Чем объясняется это различие? Морганом была выдвинута гипотеза, что частота перекреста зависит от расстояния между генами. Если гены лежат близко друг от друга, то, если даже разрывы в хромозомах происходят, является мало вероятным, что разрыв произойдет именно между этими генами. Если же гены лежат далеко друг от друга, то вероятность разрыва между ними больше.

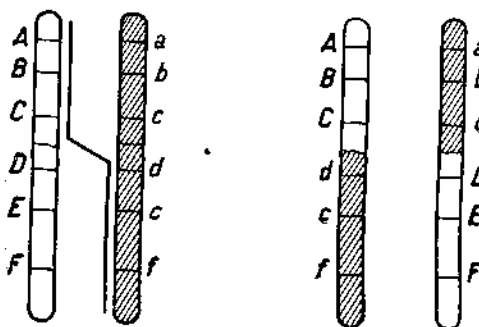


Рис. 236. Схема перекреста хромозом (кроссинговер), показывающая, что хромозомы обмениваются участками, содержащими целый ряд генов

если *e* лежит между *a* и *b*, для суммы $5+2=7\%$, если *e* лежит по другую сторону гена *a*.

Эти теоретические рассуждения подтверждаются на практике: процент перекреста между двумя генами оказывается равным или сумме или разности процентов перекреста между двумя ранее изученными генами.

Поэтому, приняв за единицу расстояния 1% перекреста, удается построить карту хромозом, на которой изображается расположение генов в хромозомах (рис. 237). Эта карта построена благодаря исследованиям многих генетиков, и на ней нанесены гены, изученные у дрозофилы. Для других организмов в настоящее время строятся подобные карты, но, конечно, далеко не такие полные, как для дрозофилы; пытаются построить карту для курицы, живородящей рыбки, кукурузы и др.

Соответствуют ли расстояния на карте действительным расстояниям между генами? Ведь частота разрыва хромозом может зависеть не только от расстояний между генами, но и от других причин, оказывающих влияние на «прочность» хромозомы. Очень интересные данные получены в последние годы (с 1927) благодаря введению в генетические исследования методики рентгеновских лучей.

Совместными наблюдениями генетиков и цитологов, изучающих те разрушения, которые производят в хромозомах рентгеновские лучи, удалось установить, что расстояния генетической карты не всегда соответствуют действительным расстояниям между генами в хромозомах, но линейное расположение их, положение одного гена относительно другого и порядок их расположения в хромозоме оказались правильными и подтверждаются всеми новейшими работами.

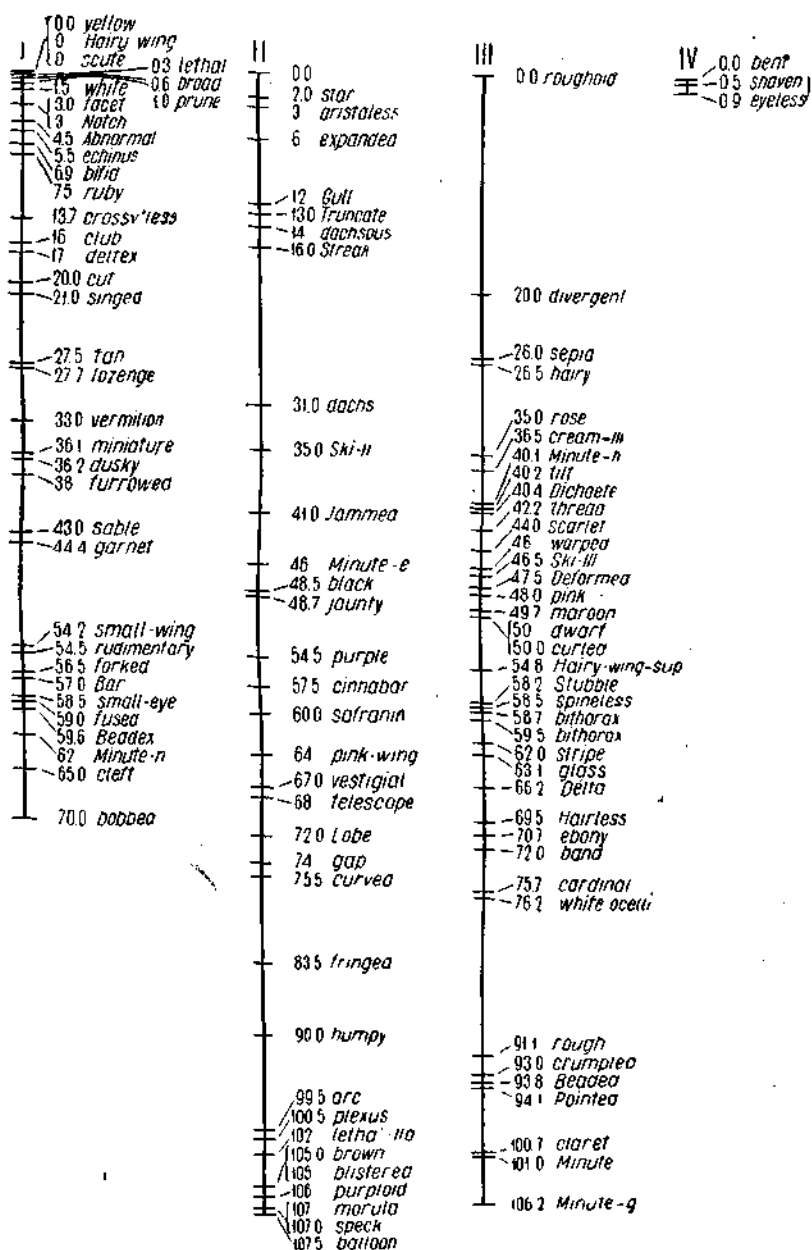


Рис. 237. Генетическая карта хромосом мушки дрозофилы (*Drosophila melanogaster*)

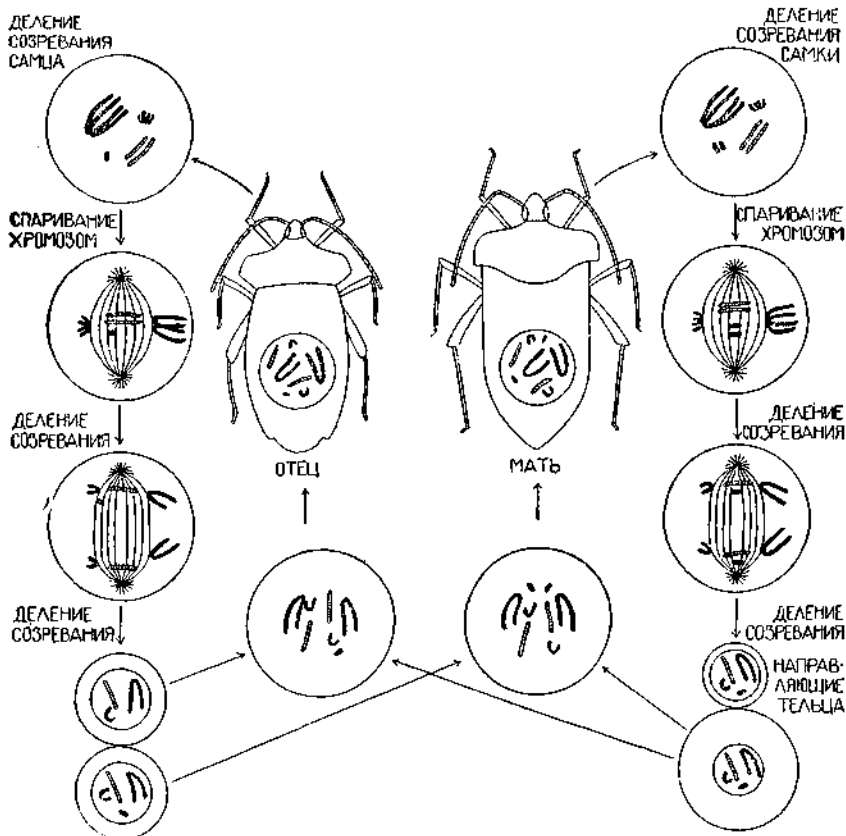


Рис. 238. Схема определения пола у клопа *Protenor* (♀ — xx, ♂ — x)
(на схеме число аутозом уменьшено вдвое)

Хромосомы и определение пола

Факты, обнаруженные при изучении причин развития того или иного пола, также дают доказательства в пользу хромосомной теории.

Цитологические исследования показали, что хромосомные комплексы мужского и женского пола отличаются один от другого. В некоторых случаях наблюдается отличие в количестве хромосом. Так, при исследовании хромосомного комплекса одного клопа (*Protenor*) у самцов было обнаружено 13 хромосом, что оказалось неожиданным, так как диплоидное число хромосом должно быть четным. Одна хромосома этого клопа не имела пары — она была названа X-хромосомой. При исследовании хромосомного комплекса самки того же клопа было обнаружено 14 хромосом, следовательно, X-хромосома у нее имела пару. Таким образом, хромосомные комплексы самца и самки имеют по 6 пар хромосом однотипных и отличаются тем, что самец имеет одну X-хромосому, а самка — две. Хромосомы, составляющие однопакетные пары у того и другого пола, были названы *аутозомами*, а те, которыми они отличаются, — *половыми хромосомами*.

Как же и в какой момент определяется пол зародыша?

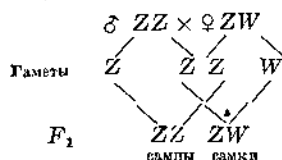
При созревании гамет у самца происходит редукционное деление, причем хромосомы конъюгируют парно и только X-хромосома остается без пары и отходит к одному из полюсов. После редукционного деления у самца образуются поэтому два типа сперматозоидов — в одних 7 хромосом: 6 аутозом + X-хромосома, а в других только 6 аутозом. У самки все хромосомы конъюгируют парно, и в результате процесса созревания образуются яйцевые клетки, причем каждое яйцо имеет по 7 хромосом: 6 аутозом и X-хромосому. Итак, все яйцеклетки одинаковые, а сперматозоиды — разные (рис. 238). При оплодотворении возможны два случая: 1) яйцо 6+X и сперматозоид 6+X

дают зиготу $12+2X$, из которой развивается самка; 2) яйцо $6+X$ и сперматозоид 6 дают зиготу $12+X$, из которой развивается самец.

Таким образом, пол зародыша определяется в момент оплодотворения и зависит от того, какого типа сперматозоид — с X-хромосомой или без нее — попадет в яйцо.

Но далеко не всегда хромосомный комплекс мужского пола отличается от женского по числу хромосом. Так, и у мужчин и у женщин диплоидное число хромосом равно 48. Но тогда как у женщин эти 48 хромосом образуют 24 пары, у мужчин одна пара состоит из хромосом, отличающихся друг от друга по форме. В женском организме хромосомный комплекс может быть обозначен как 46 аутосом + 2 X-хромосомы, а в мужском — 46 аутосом + X + Y, так как хромосома, составляющая пару с X-хромосомой, но отличающаяся от нее по форме, получила название Y-хромосомы (рис. 23). Определение пола зародыша происходит в этом случае по той же схеме, как и в предыдущем: в женском организме все яйцевые клетки получают после редукционного деления 23 аутосомы + X, а сперматозоиды образуются двух типов: $23+X$ и $23+Y$. И в этом случае пол определяется в момент оплодотворения и зависит от сперматозоида. Подобный тип определения пола является, повидимому, наиболее распространенным в природе. X- и Y-хромосомы обнаружены у мужских особей: мухи-дрозофилы и многих других насекомых; у кролика, овец и других млекопитающих; у рыб, а также и у многих раздельнополых растений — мхов, ивы, осины и др.

Но у некоторых организмов определение пола идет несколько иначе. Так, у птиц были обнаружены две одинаковые полные хромосомы у самца и две различные — у самки. Петух имеет 32 хромосомы, все парные, а у курицы члены одной пары отличаются друг от друга. Парные половые хромосомы названы в данном случае ZZ у самца, и непарные у самки — Z и W. В данном случае все сперматозоиды получают одинаковый набор хромосом, так как все несут Z-хромосому, а яйцеклетки различны: одни имеют Z-хромосому, другие W. Пол зародыша определяется в данном случае не сперматозоидом, а яйцеклеткой.



Кроме птиц, подобное определение пола найдено у бабочек.

Исследование сцепленного с полом

В X-хромосоме локализованы гены пола, но, кроме того, она несет целый ряд генов, определяющих различные признаки организма.

У мухи-дрозофилы имеется рецессивная мутация — белые глаза. Если скрестить белоглазую самку с нормальным красноглазым самцом, то уже в первом поколении получаются расщепление: самки — красноглазые, а самцы — белоглазые (рис. 239). Это объясняется тем, что самки получают одну X-хромосому с геном белоглазости от матери, а другую с геном красноглазости от отца, красный цвет над белым доминирует, по-

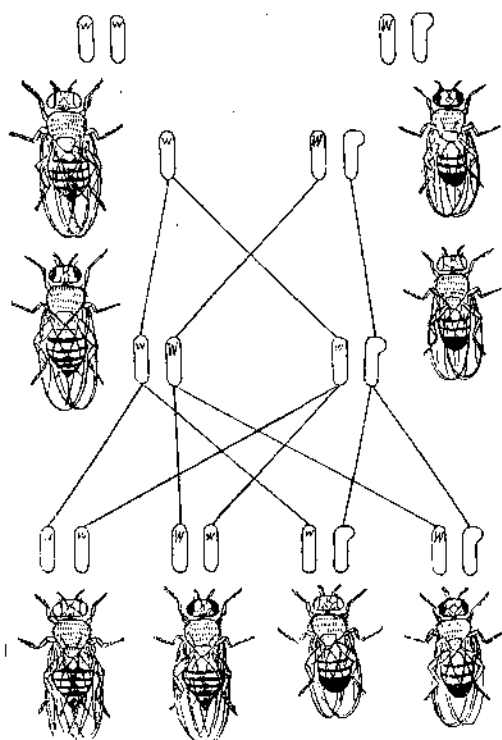


Рис. 239. Схема сцепленного с полом наследования белоглазости у дрозифилы при скрещивании белоглазой самки с красноглазым самцом.

В F_1 — наследование крест-накрест

этому все самки будут красноглазными. Самцы же единственную X-хромозому с геном белоглазости получают от матери, а Y-хромозому, полученную от отца, не несет нормального аллеломорфа, поэтому у самцов развивается белая окраска глаз. Схема этого скрещивания дана на рисунке 239.

Таким образом, рецессивный ген, локализованный в половой хромозоме, у самца не может быть скрыт, потому что Y не несет нормального аллеломорфного гена.

Подобные признаки, определяющиеся генами, локализованными в половой (X или Z) хромозоме, называются сцепленными с полом. Они найдены у кур, только у них рецессивные признаки Z-хромозомы проявляются всегда у самок, имеющих W-хромозому. Они также найдены у бабочек, рыб, голубей, и т. д., а также и у человека.

У людей встречается особая болезнь: кровь имеет пониженную способность свертывания, и поэтому небольшое поранение ведет к сильной потере крови. Эта болезнь носит название гемофилии и встречается часто в целом ряде поколений какой-нибудь семьи, причем гемофиликами являются мужчины, а передается она через женщин. Это дает возможность думать, что гемофилия — рецессивный, сцепленный с полом признак.

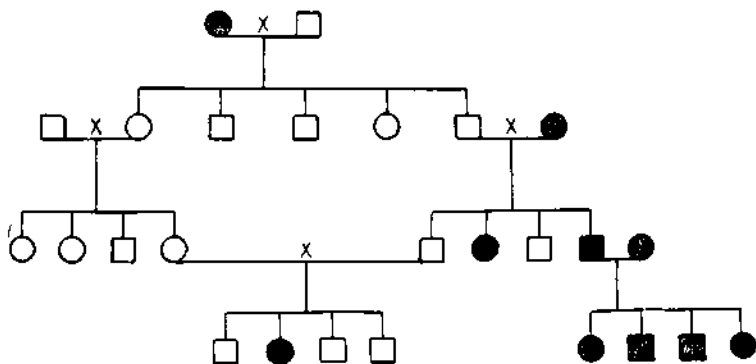


Рис. 240. Родословная с моногибридным расщеплением (черным цветом обозначены носители изучаемого рецессивного признака)

Также «сцепленно с полом» наследуется у человека дальтонизм (цветная слепота), т. е. неспособность различать цвета.

Сцепление с полом признаки могут проявляться и у мужского и у женского полов, но их наследование происходит через половую хромозому. С другой стороны, известны ряд случаев, когда какой-нибудь признак проявляется только у одного пола, например петушиный гребень, окраска и т. п. В этом случае развитие данного признака зависит от действия гормонов, тогда как гены, влияющие на развитие этих признаков, имеются и у самца и у самки. Но для проявления их действия необходимо присутствие гормона.

Наследование биологических признаков человека

Изучение наследственности у человека — дело очень трудное, во-первых, потому, что исключена возможность эксперимента, а во-вторых, вследствие медленной размножаемости и малого количества детей у одной пары родителей, что мешает установить происходящее расщепление. Приходится ограничиваться наблюдениями, сбором сведений и составлением родословных.

Если в какой-нибудь семье в течение нескольких поколений проявляется какое-нибудь заболевание, то это еще не говорит о его наследственности, так как оно может развиваться под влиянием одинаковых условий жизни. Если же можно установить расщепление, то этот факт говорит в пользу наследственности.

По составленным родословным можно судить о том, является ли данный признак наследственным, а также доминантным или рецессивным. Затем подсчет особей, несущих этот признак и не несущих его, может дать некоторое представление о типе расщепления (моногибридное, дигибридное и т. д.).

В родословных изученный материал обозначается особыми условными знаками: мужчины — квадратами, а женщины — кружочками. Либо, несущее изучаемый признак, обычно заштриховывается. Приведенный рисунок (рис. 240) обозначает, например, что от брака между здоровым мужчиной и больной женщиной родилось пятеро де-

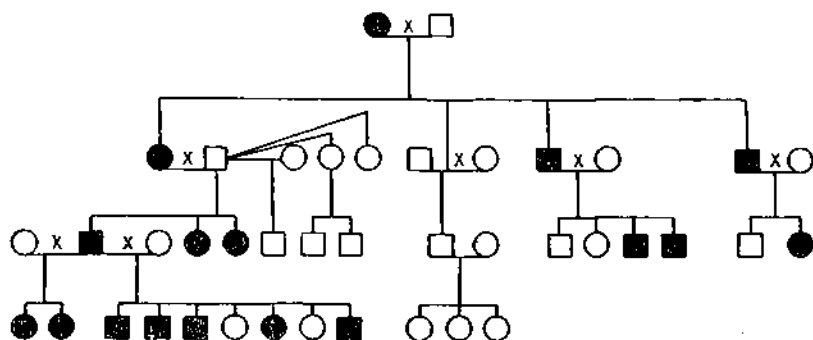


Рис. 241. Родословная семьи с наследственной синдактилией

тей, все здоровые. От брака здоровой дочери с здоровым мужчиной (налево) — четверо детей, все здоровые; от брака здорового сына с больной женщиной — двое здоровых, двое больных детей. Брак между двоюродными братом и сестрой дал троих здоровых сыновей и больную дочь. От брака двух больных — все дети больные.

В приводимой родословной (рис. 241) изучается случай наследственного уродства в строении кистей рук, которое называется *синдактилия*, т. е. сросстопалость. Пальцы при этом уродстве соединены кожей-мышечными прослойками, причем это уродство часто сопровождается многопалостью и короткопалостью (брахидактилия), при которой на некоторых пальцах недостает суставов.

В данном случае уродство это проявляется в каждом поколении: от больных происходят и больные и здоровые, а от здоровых только здоровые. Это говорит за то, что

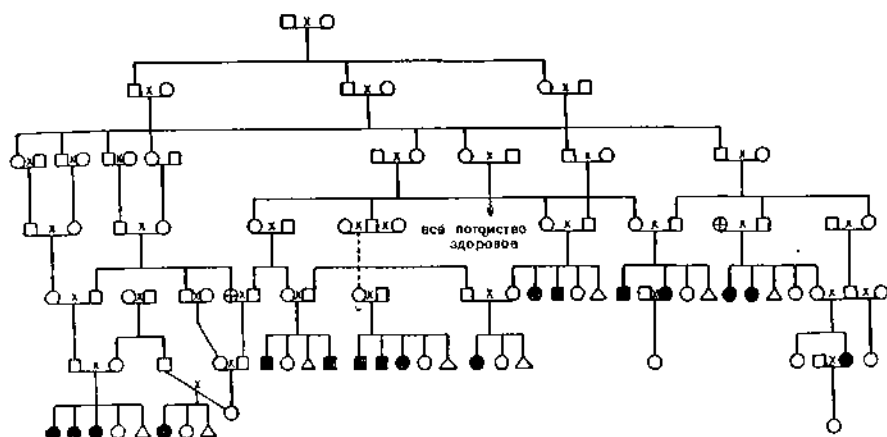


Рис. 242. Наследование миоклонической эпилепсии (черные — эпилептики)

данный признак является доминантным, так как не переходит в скрытое состояние ни в одном поколении (рис. 241).

В том случае, если признак рецессивен, он может проявляться через поколение и даже через несколько поколений. Примером может служить родословная с наследованием другого заболевания — миоклонической эпилепсии (рис. 242). В приведенной родословной заболевание проявляется у людей, имеющих фенотипически здоровых родителей, причем в потомстве их наблюдается ясно выраженное расщепление. Появление больной, рецессивно-гомозиготной особи — *aa* можно ожидать при скрещивании двух гетерозиготных форм *Aa*. Такая комбинация более вероятна при родственных браках, так как в одной семье может быть распространен в скрытом состоянии рецессивный ген *a*, проявляю-

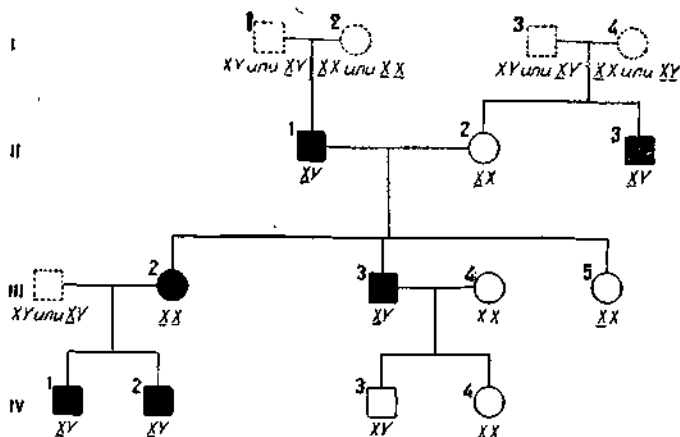


Рис. 243. Родословная с наследованием дальтонизма (черные — дальтоники)

щийся при скрещивании гетерозиготных организмов. Родственных браков в приводимой родословной довольно много. Таким образом, родственные браки могут привести к выявлению скрытых рецессивных вредных генов и поэтому считаются ведущими к вырождению.

Также известно у человека наследование признаков, сцепленных с полом. Примером может служить наследование гемофилии, цветной слепоты (неспособность различать цвета, например красный и зеленый), или дальтонизма. В приведенной родословной (рис. 243) ясно выступает та же закономерность в наследовании, которая была выяснена при изучении наследования, сцепленного с полом: проявляется дальтонизм у мужчин, а передается через женщин. Исключением является одна женщина-дальтоник, которая должна иметь генотип $XaXa$, т. е. гомозиготная по рецессивному гену a , локализованному в ее двух X -хромосомах. Это редкое явление вызвано тем, что родители ее оба несли этот ген: отец дальтоник — XaY , а мать гетерозиготна — $XAXa$.

Благодаря анализу собранных родословных изучено довольно много наследственных признаков у человека. Изучено наследование цвета глаз: голубые глаза — признак рецессивный, но вообще окраска глаз зависит от действия, по крайней мере, 2 генов. Темный цвет волос также доминирует над светлым. Темный цвет кожи — доминантный признак, светлый — рецессивный, но различие в окраске кожи между белыми и неграми также зависит от взаимодействия нескольких полимерных генов. Установлено довольно много наследственных уродств и заболеваний: наследуются, как указано, различные ненормальности в строении рук и ног, причем обычно уродства доминируют над нормальным строением. Наблюдались случаи наследственного отсутствия тех или иных зубов, ненормального строения рта (заячья губа — доминантное уродство).

Наконец, наследственны и такие заболевания, как диабет (мочезнурение), которое также является доминантным, врожденная слепота, наследственная глухонмота.

Но нельзя представлять себе, что всегда наследуется данный признак, данное заболевание как таковое. В некоторых случаях наследуется не какой-нибудь признак, а предрасположение к развитию этого признака. Это хорошо иллюстрируется данными по изучению наследования эндемического зоба. Известно из предыдущих глав, что эндемический зоб распространен в определенных районах, а главным образом в горных местах, что зависит от каких-то свойств воды (возможно, недостатка йодистых солей). Но, с другой стороны, наблюдалось, что в одной и той же местности в одних семьях зобатых встречается много, тогда как другие семьи совершенно свободны от зоба, причем семьи эти живут в одинаковых социальных условиях.

Оказывается, что предрасположение к развитию зоба является наследственным, зависит от влияния одного доминантного гена, локализованного в аутозомах, и частично ограничено полом. О доминантности зоба говорит то обстоятельство, что у зобатых родителей дети почти всегда несут зоб, а у родителей, свободных от зоба, дети (за редкими исключениями, которые находят свое объяснение) также зоба не имеют. Частичная ограниченность полом выражается в том, что зобом чаще болеют женщины, что зависит от

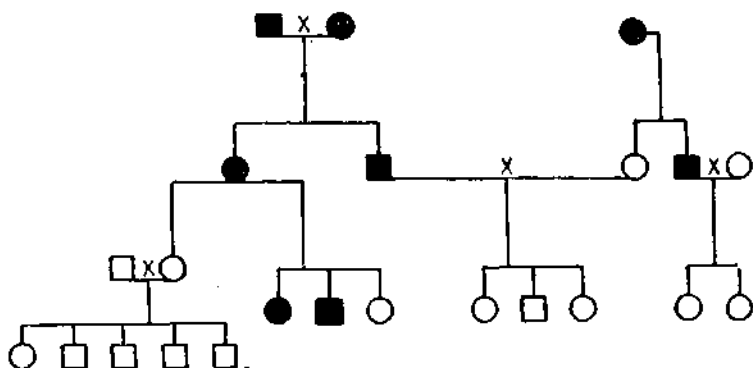


Рис. 244. Родословная наследования зоба (черным обозначены больные зобом; по В. В. Сахарову)

особенностей внутренней секреции женского организма. В потомстве ясно заметно расщепление, причем соотношение зобных и незобных (рис. 244) довольно точно соответствует схеме менделевского моногибридного расщепления.

Наследственное предрасположение имеет место и в случае заболевания туберкулезом: у многих людей находят туберкулезные палочки, которые не дают предного эффекта, так что и в данном случае, хотя заболевание вызывается определенной бактерией, играет роль и генотип организма.

Передача же самих возбудителей какой-либо болезни от родителей к детям относится к случаям так называемой «ложной наследственности».

Проблема исследования интеллектуальных способностей

Собрано довольно много родословных, в которых изучалось наследование музыкальных способностей, причем в одних работах делался вывод об их доминантности, в других — о рецессивности музыкальности. Но хотя в основе музыкальности, безусловно, лежат черты, передающиеся по наследству, как строение слухового аппарата, пальцев и т. д., по развитию музыкальных способностей находится в такой большей зависимости от социальной среды, от воспитания, что нельзя объяснить большой процент выдающихся музыкантов в некоторых семьях только одной наследственностью, так как на развитие у детей музыкальных способностей должно было оказывать сильное влияние и то обстоятельство, что с детства они жили в музыкальной среде. Кроме того, такой сложный признак, как «музыкальность», проявляющийся очень разнообразно, и в который входят много компонентов (способность различать высоту и силу звука, ритм, творческие способности и т. д.), должен наследоваться достаточно сложно.

То же можно сказать и о других способностях. Ясно, что в основе лежат наследственные данные, но в гораздо большей степени их развитие зависит от социальной среды.

Очень интересные данные, иллюстрирующие влияние среды на развитие человека, можно почерпнуть из изучения однояйцевых близнецов. Генотип их одинаков, так как, повидимому, происхождение их объясняется разделением двух blastomeres одного яйца. Однояйцевые близнецы всегда одного пола и настолько похожи друг на друга, что даже родители их часто смешивают. Многие биологические признаки у них одинаковы: так, например, было установлено, что форма и расположение щитовидной железы у близнецов очень сходны. Имеются наблюдения над однояйцевыми близнецами, выросшими в разных социальных условиях, выясняющие, что разница между ними делается очень большой. С другой стороны, найдены сходство между приемными детьми и их опекунами. Эти факты говорят о большом влиянии среды.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Гольдшмидт, Учение о наследственности.
2. Натан, Генетика, учебник для педвузов, 1934 г.

ГЛАВА XV

ЭВОЛЮЦИОННОЕ УЧЕНИЕ ДО ДАРВИНА

СОДЕРЖАНИЕ. *Краткий обзор истории эволюционного учения. Эпоха Возрождения и метафизический период в биологии. К. Линней и его «Система природы». Бониз, Гюффон и Эразм Дарвин. Ламарк. Изменяемость видов и самозарождение. Стремление к совершенствованию — градация. Влияние внешних обстоятельств. Ламарк о происхождении человека. Критический разбор теории Ламарка. Жюффруа Сент-Илер. Кювье. Немецкая натурфилософия. Окен, Тревиранус и Гете. Чарльз Дарвин.*

*Краткий обзор
истории эволюцион-
ного учения*

Учение об эволюции органического мира является величайшим обобщением биологии XIX в., и педагог Энгельс, перечисляя важнейшие открытия науки, определившие бурный рост естествознания, указывает наряду с открытием закона сохранения энергии и клеточной теории разработку Дарвином учения об эволюции.

Представляет большой интерес вопрос о том, когда и как возникло и развилось учение об эволюции и какие факторы оказали влияние на развитие эволюционной теории.

Выше уже было отмечено (см. введение), что еще греческие философы пытались ответить на вопрос о происхождении органического мира. Несмотря на то что знания о животном и растительном мире у греков были крайне невелики и часто фантастичны, мир они не представляли себе как что-то неизменное, извечно существующее. По этому поводу Энгельс писал. «Хотя естествознание первой половины XVIII века поднималось высоко над греческой древностью с точки зрения объема своих познаний и даже с точки зрения отбора материала, но оно далеко уступало ей в смысле идеального одоления этого материала, в смысле всеобщего мировоззрения. Для греческих философов мир был по существу чем-то возникшим из хаоса, чем-то развившимся, чем-то ставшим».

Наиболее интересны в этом отношении взгляды греческого философа Эмпедокла. Он признавал самозарождение организмов из земли, воды и первичного ила. Возникновение животных он представлял себе в весьма фантастической форме: они возникали, по Эмпедоклу, частями, отдельно головы, руки, ноги, и т. д. Они соединялись друг с другом, повинувшись «силе любви», соединялись самым разнообразным образом, и потому часто возникали причудливые существа: быки с человеческими головами, образовывались многоголовые чудовища и т. п. Такие существа, по Эмпедоклу, не были способны к существованию; но наряду с этим со временем получались и более удачные комбинации, которые выживали и давали начало тем или иным животным.

В этих взглядах, конечно, нет еще эволюции, изменчивости видов, но интересна мысль о своего рода отборе наиболее удачных комбинаций.

Если мы обратимся к Аристотелю, то у этого крупнейшего ученого и философа наиболее интересны признававшиеся им последовательность и постепенность в развитии природы, так как в природе господствует стремление к усовершенствованию, стремление к лучшему. В связи с этим он располагает все тела природы в ряд по степени их совершенства. В древнем Риме мы находим отражение и популяризацию взглядов греческих философов, например у римского поэта Лукреция Кара в его поэме «О природе вещей».

О средних веках не приходится говорить в отношении эволюционных взглядов. В этот мрачный период господства феодальных отношений и церкви наука темного подвинулась вперед дальше Аристотеля.

*Эпоха Возрождения
и метафизический
период в биологии*

Историю эволюционного учения мы начинаем по-этому собственно с эпохи Возрождения, или, вернее, с XV—XVII столетий. Развитие торговли, рост городов, рост нового класса — городской буржуа-

зии, эпоха путешествий и открытие неизвестных стран в поисках сырья и рынков — все это создает ту обстановку, в которой начинается бурный расцвет наук и искусств. Однако относительно биологии этого периода и далее вплоть до конца второй половины XVII в. необходимо отметить, что убеждение в постоянстве и неизменности видов является господствующим и даже всеобщим. Взгляды крупнейших биологов того времени по существу в этом отношении выражаются словами Линнея (XVIII в.): «Видов насчитываем столько, сколько первоначально было создано различных форм». Этот период, период изобретения микроскопа, период Реди, Левенгука, Р. Гука и Гарвея, характеризуется как метафизический и не только в биологии, но и в других областях естествознания (см. Введение).

Однако из этого не следует делать вывод, что в эту замечательную эпоху не было смелых людей, которые сомневались в постоянстве видов и высказывали мысли об их изменчивости.

Еще Леонардо да Винчи (XV—XVI вв.), один из величайших людей эпохи, высказывал мысль о том, что раковины, паходимые в горах, — остатки жизни бывшего когда-то в этой местности моря. У ряда философов того времени мы находим соображения эволюционного характера. Так, Ф. Бэкон (XVII в.) предполагал возможность некоторого превращения, изменения видов и ставил вопрос об исследовании причин вариаций. В более поздний период представляют интерес взгляды натурфилософа Лейбница, который утверждал, что между видами существуют различные переходы, что часто их трудно отличить один от другого. Он утверждал также постепенность, последовательность совершенствования органической жизни от «монады» до человека.

Представляют большой интерес взгляды Роберта Гука, развитые им в его сочинениях: «Лекции и рассуждения о землетрясениях» и «О причинах частого нахождения раковин и других морских и наземных объектов, рассеянных по всей поверхности земли», напечатанных уже после смерти Гука, в 1705 г. Утверждая на основании нахождения ископаемых, что поверхность земли «подвергалась неоднократным изменениям», Гук полагал, что «могли существовать различные виды ор-

гапизмов, в настоящее время уничтоженных и исчезнувших, в то же время могли быть и другие, которые видоизменились и стали более разнообразны...» Он даже пытался ответить на вопрос о том, почему животные могли измениться, говоря, что «новые разновидности могли возникать, происходя из тех же видов вследствие ряда изменений, происходивших на месте, где они родились; мы же хорошо знаем, что перемены климата, почвы и питания часто влекут за собою большие изменения в организмах».

XVIII век — его середина и вторая половина представляют особенно большой интерес. В биологии этот период характеризуется стремлением систематизировать накопившийся большой материал. В этот период мы видим, с одной стороны, К. Линнея, утверждающего по-



Рис. 245. Карл Линней (1707—1778)

стоянство видов, с другой — более часто высказываются эволюционные взгляды, особенно во Франции философами (Дидро, де-Майэ, Монпартю) и натуралистами (Бюф-

фон). Несмотря на то, что Линней утверждал постоянство ви-

дов, несомненно, что его работа над созданием системы имела объективно чрезвычайно большое значение для развития эволюционной теории в дальнейшем. Стремясь разработать естественную систему, Линней подошел к созданию системы с формальной стороны, объединяя в те или иные группы животные или растительные организмы часто по внешним признакам, и потому его система носила в значительной мере искусственный характер. Близкие виды Линней объединяет в роды, роды — в классы, классы — в порядки (семей-

ства и типы были введены в систематику позднее). Для обозначения видов Линней разработал двойную номенклатуру, имеющую большое значение. Но, хотя Линней и отрицал единство происхождения и родство видов, однако, он часто верно помещал близкие по происхождению виды в один род. Он исходил в данном случае из признания наличия известной последовательности в природе, говоря, что «каждый вид, строго говоря, является промежуточным между двумя другими, как любая территория географической карты».

Человека Линней также поместил в свою систему, найдя ему место в высшем отряде класса млекопитающих, названном им отрядом *приматов*. Впрочем, необходимо отметить, что Линней допускал некоторую изменчивость видов в результате скрещиваний, а также образование вариаций под влиянием среды в зависимости от места, почвы, климата и т. п. «Вариация — по Линнею — есть измененное растение

по случайной причине». «Обработка почвы является матерью изменений и их наилучшим испытанием. Сила садовой культуры выращивает махровые цветы, скороспелые плоды, высокорослые увенчанные цветами травы, нежные овощи...» «...Будучи же возвращены на свойственную им почву, они принимают свое прежнее состояние».

Разработка такой системы, в которой известные в то время растения и животные расположены были по степени сходства между собою, не могла не иметь значения, давая наглядные картины постепенных переходов между различными формами.

*Бонне, Бюффон
и Эразм Дарвин*

Из натуралистов XVIII в., высказывавших в той или иной мере эволюционные взгляды, следует отметить Бюффона и Эразма Дарвина — деда великого Ч. Дарвина. Однако некоторый интерес представляют взгляды Бонне (1764), который, находясь в значительной мере под влиянием философии Лейбница, разработал лестницу тел природы. Вершину лестницы Бонне занимает человек, за ним идут обезьяны, затем другие животные, растения, камни, наконец, в самом низу — «более тонкие материи». Мы не будем останавливаться на наивности с современной точки зрения такой лестницы, но важна не вся она в целом, а то, каким образом располагались друг за другом животные; так, например, за человеком следовал orangutan, обезьяны, за ними четвероногие животные и т. д. Бонне не был, конечно, эволюционистом. Его «лестница» носила не эволюционный, но иерархический характер. Установление иерархии в природе вело к оправданию иерархии в человеческом обществе. Однако построение подобных лестниц, в которых близкие формы располагались рядом, могло содействовать в дальнейшем укреплению идеи о родстве и единстве происхождения у некоторых биологов XVIII в.

Бюффон (1707—1788) написал в свое время очень много, пользовался большой популярностью, однако, в его взглядах нет систематичности и достаточной определенности. Для нас важны три момента во взглядах Бюффона, имеющие отношение к эволюции. Бюффон был сторонником самозарождения организмов — точка зрения, на которой стояли тогда многие, но он в то же время проводил резкую грань между живой и неживой природой. Самозарождение организмов происходит, по Бюффону, из особых неразрушимых «органических молекул», распределенных всюду. Эти молекулы, стремясь к соединению друг с другом, образуют, таким образом, тело животных и растений. Допуская изменяемость организмов, Бюффон, однако, понимал ее ограниченно, основываясь главным образом на воздействии среды, изменяющей в большей или меньшей степени организацию животного. Поводом послужило в этом отношении знакомство Бюффона с фауной Северной Америки и сравнение этой фауны с европейской. Отмечая отличие североамериканской фауны от европейской, Бюффон доказывает, что американские животные произошли от европейских, но изменились под влиянием иных климатических условий. Наконец, третий интересный момент — это попытки Бюффона показать единство плана в природе. Он писал, что если мы выберем человека как исходный базис наших познаний, то мы найдем, что, хотя все животные существуют вполне независимо и варьируют постепенно до бесконечности, все-таки существует первичный и общий план, который можно про-

следить очень далеко. К этому добавим, что у Бюффона мы находим также интересные указания-намёки на понимание им значения большой плодовитости организмов и паличия борьбы за существование.

Наряду с Бюффоном необходимо отметить, что близкие по существу взгляды развивал *Эразм Дарвин* в Англии (1731—1802). Его взгляды изложены им главным образом в его двух книгах: «Храм природы» и «Зоопомия». Живые организмы, по его мнению, происходят из особых первичных волоконцев, причем различные группы животных произошли из различного типа волоконцев. Изменение животных Эразм Дарвин представлял себе под влиянием изменения привычек, упражнений и усилий, что приближает значительно его взгляды к взглядам Ламарка.

Ламарк

Ламарк (1744—1829), несомненно, является первым биологом, выступившим с более или менее разработанной теорией эволюции. Мы уже отметили, что во второй

половине XVIII в. у ряда философов и ученых наблюдается большее или меньшее приближение к признанию изменчивости видов. Особо это наблюдается во Франции, где наряду с философами-материалистами XVIII в. и некоторые биологи готовы признать изменчивость органических форм. Это находит объяснение в тех социально-экономических условиях, которые сложились в эту эпоху. Развитие капиталистических форм производства, разложение и крушение феодального порядка, Великая французская революция — таковы те условия, которые поколебали веру в неизменность окружающего мира и создали почву для дальнейшего развития биологии и в частности эволюционного учения. В этом отношении Ламарк являлся вполне сыном своей эпохи.



Рис. 246. Ж. Б. Ламарк (1744—1829)

С другой стороны, следует отметить, что в конце XVIII в. и в самом начале XIX в., когда Ламарк разрабатывал свою теорию, в биологии и смежных науках еще не были достаточно разработаны проблемы, имеющие ближайшее отношение к эволюции, и в этом отношении Ламарк находился в несравненно худших условиях, чем те, которые создались полвека спустя, когда Дарвин работал над своим «Происхождением видов». Еще не было клеточной теории, эмбриология только начинала развиваться. Это было до работ Ляйеля и начала современной геологии и палеонтологии.

Свои взгляды на эволюцию органического мира Ламарк изложил в книге, выпущенной им в 1809 г. под заглавием «Философия зоологии».

Эволюционные взгляды Ламарка созрели у него тогда, когда, заняв в 1792 г. в «Музее естественной истории» в Париже кафедру «Насекомых и червей», он начал заниматься зоологией беспозвоночных (до этого времени Ламарк занимался преимущественно ботаникой). На повом поприще Ламарк очень скоро занял положение выдающегося зоолога и, можно смело сказать, создал основы зоологии беспозвоночных.

Достаточно указать, что до Ламарка, по Линнею, все животные делились на шесть классов, а именно:

I. Млекопитающие	{ Первая ступень. Сердце с двумя желудочками. Кровь красная и горячая.
II. Птицы	
III. Земноводные (пресмыкающиеся)	
IV. Рыбы	{ Вторая ступень. Сердце с одним желудочком. Кровь красная и холодная.
V. Насекомые	
VI. Черви	{ Третья ступень. Холодная белая жидкость вместо крови.

Ламарк впервые вводит деление на позвоночных и беспозвоночных; беспозвоночных он делит на 10 классов, которые располагает в порядке убывающей сложности организации таким образом:

I. Моллюски	VI. Насекомые
II. Усоногие	VII. Черви
III. Кольчецы	VIII. Лучистые
IV. Ракообразные	IX. Полипы
V. Паукообразные	X. Инфузория

Мы останавливаем внимание на систематических работах Ламарка потому, что они-то и сыграли большую роль в формировании его взглядов. Изучая и определяя беспозвоночных, Ламарк приходит к убеждению об искусственности зоологической систематики. Особенно он останавливает внимание на трудности определения границ между близкими видами, утверждая, что между видами существуют различные переходные формы. Он писал: «Чем богаче становятся наши коллекции, тем более получаем мы доказательств в пользу того, что везде имеются более или менее постепенные переходы, что резкие различия исчезают, и природа чаще всего предоставляет в наше распоряжение в качестве отличительных признаков одни только ничтожнейшие, и, в некотором роде, пустячные особенности». Это отсутствие резких граней между видами приводит его к мысли об их непостоянстве и изменчивости.

Рассмотрим теперь вкратце, как Ламарк представлял себе эволюционный процесс.

Прежде всего следует иметь в виду, что Ламарк признает самозарождение низших форм жизни, причем это самозарождение возможно, по его мнению, и в настоящее время. «В своем ходе природа, — пишет Ламарк, — начала и вновь начинает еще и поныне с образова-

ния простейших организованных тел, что непосредственно она создает только их, т. е. эти первые зачатки организации, для обозначения чего и служит термин «самопроизвольные зарождения».

*Стремление к совершенствованию — гра-
дация*

Основным фактором эволюции, по Ламарку, является *градация*, под которой он понимает *стремление к совершенствованию*, ко все большему и большему усложнению организации. К признанию градации, последовательного появления все более высокоорганизованных форм, Ламарк приходит на основании того, что существующие животные, будучи расположены по степени сложности организации от высших к низшим, дают возможность наблюдать постепенную деградацию их организации.

Стремление к совершенствованию, градация, по Ламарку, не находится ни в какой зависимости от внешних условий. Эта способность к совершенствованию есть основное свойство живых существ. По этому поводу Ламарк пишет: «Образованные в подходящих местах и при благоприятных обстоятельствах, эти первые зачатки животных и растений, будучи одарены способностями начинающейся жизни и органического движения, необходимо развили мало-помалу органы и со временем смогли разнообразить их».

Что усложнение организации вследствие градации, по мнению Ламарка, не зависит от среды и является неизбежным, раз жизнь существует, — это следует с достаточной ясностью из следующих слов Ламарка: «Если бы природа создала одних и только водных животных и если бы последние все и всегда жили в одинаковом климате, в одинаковой воде, на одной и той же глубине и т. д. и т. д., то, очевидно, в строении этих существ наблюдалась бы правильная и равномерная градация».

*Влияние внешних
обстоятельств*

Однако стремление к совершенствованию является не единственной причиной изменчивости видов, и поэтому правильный ряд градации постоянно нарушается, вызывая большие или меньшие отклонения. Какова же причина, нарушающая правильную градацию? По Ламарку, это — внешние обстоятельства. «Прогрессия в усложнении организации, — писал Ламарк, — представляет то здесь, то там в общем ряду животных неправильности, производимые влиянием условий местопребывания и влиянием усвоенных привычек».

Как же представлял себе Ламарк это действие внешних обстоятельств? Ламарк меньше всего допускал прямое влияние среды. Это прямое влияние тепла, света, пищи и т. д. он допускал только по отношению к самым низшим животным и главным образом по отношению к растениям. Для большинства же животных Ламарк допускает лишь косвенное влияние среды, потому что, по его мнению: «каковы бы ни были обстоятельства, они никакого изменения в форме и организации животных непосредственно не производят».

Изменение внешних условий по отношению к животным прежде всего приводит к изменению их потребностей, в результате чего животные вынуждены иначе действовать и постепенно усваивать новые привычки, а это в свою очередь влечет за собой неизбежно большее употребление одних органов и меньшее употребление или неиспользование других органов. Употребление органа ведет к его увеличению

и развитию, тогда как неупотребление его — к уменьшению его и исчезновению. Наконец, всякое таким способом приобретенное изменение передается потомству. Таким образом, второй принцип Ламарка (первый — градация) должен объяснить, с одной стороны, нарушение правильного ряда градации и, с другой, выработку многообразных приспособлений к среде.

Этот второй принцип формулирован Ламарком в виде двух законов, которые мы приводим полностью.

Первый закон. «У всякого животного, не достигшего предела своего развития, более частое и продолжительное употребление какого бы то ни было органа укрепляет мало-помалу этот орган, развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, пропорциональную продолжительности его употребления, тогда как постоянное неупотребление органа непрямо ослабляет его, приводит в упадок, прогрессивно уменьшает его способности и, наконец, заставляет его исчезнуть».

Второй закон. «Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием внешних обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, и, следовательно, под влиянием преобладающего употребления известного органа или под влиянием постоянного неупотребления известной части, все это она сохраняет путем размножения в новых особях, происходящих из прежних, если только приобретенные изменения общи обоим полам или тем особям, от которых произошли новые».

Эти свои положения Ламарк иллюстрирует рядом примеров. Так, по мнению Ламарка, водоплавающие птицы приобрели плавательную перепонку между пальцами, будучи вынуждены искать пропитание в воде, растопыривать пальцы на ногах, благодаря чему кожа привыкла растягиваться.

Другие птицы, живущие на берегу, находясь в опасности погрузиться в нее и «не желая опускаться туловищем в жидкость, прилагают все усилия, чтобы вытянуть и удлинить ноги».

У дятла и муравьеда длинный язык объясняется тем, что в поисках пищи эти животные должны были прилагать усилия удлинять свой язык, так же и жираффа приобрела длинную шею, вынужденная в новых условиях постоянно вытягивать ее, стремясь достать листья с высоких деревьев.

Появление новых органов Ламарк объясняет, например, так: образование рогов у многих травоядных вызвано тем, что, лишённые других способов защиты, они имеют возможность драться только ударами лба.

Вследствие гнева «их внутреннее чувство своим напряжением направляет сильнее жидкости к указанной части головы, и отсюда образование рогов».

Исчезновение органов, происходящее вследствие неупражнения, имело место, по Ламарку, в следующих, например, случаях: исчезновение зубов объясняется привычкой не жевать пищу; редукция и исчезновение глаз у крота, слепыша и др. — привычкой не пользоваться органом зрения. Форма тела змей объясняется тем, что, принужденные ползать и скрываться в траве, они вытягивали тело и не употребляли конечностей и т. д.

Интересно, что Ламарк, повидимому, не исключал человека из общей эволюции животного мира. В первой части «Философии зоологии» есть небольшой отдел, озаглавленный: «Несколько замечаний относительно человека», в котором Ламарк рассматривает, каким образом путем упражнения и неупражнения органов можно представить себе происхождение человека от «какой-нибудь породы четвероруких». Правда, статья эта снабжена оговоркой, указывающей, что так можно было бы представить себе происхождение человека, «если бы его происхождение не было иным», но очевидно, что эта оговорка сделана с тем, чтобы оградить себя от нападок, а может быть, и по цензурным условиям.

Как же следует расценивать учение Ламарка с современной точки зрения? Это тем более важно, что, хотя Ламарк и не был признан современниками, но впоследствии, во второй половине XIX в., на его учение было обращено внимание, и возникло особое течение среди биологов — неоламаркизм, отголоски которого доходят до наших дней, и многие современные биологи еще не отказались от тех или иных по существу ламаркистских идей.

Отдавая должное Ламарку, 125 лет назад смело поднявшему голос против господства метафизики в биологии, цепя его как первого биолога, давшего развернутую теорию происхождения, следует иметь в виду, что его теория является для нас совершенно неприемлемой прежде всего как теория идеалистическая, идущая вразрез с известными нам в настоящее время фактами. Какие же возражения можно привести против этой теории?

1. Прежде всего необходимо отметить *дуализм* теории. Ламарк не дает единого принципа развития органического мира; различные факторы, по Ламарку, определяют, с одной стороны, усложнение организации в процессе эволюции, с другой — развитие приспособленности к среде. Эти два фактора — градация и упражнение-неупражнение органов — независимы друг от друга.

2. Градация — стремление к совершенствованию, сторвающая от среды, в которой происходит процесс эволюции, является по существу принципом идеалистическим. В живых организмах, по Ламарку, заложено изначала это стремление к совершенствованию, приводящее к определенной цели, — все более и более высокой сложности организации. Таким образом, принимается саморазвитие живого, протекающее автономно, изолированно от среды.

3. Принцип упражнения-неупражнения также является идеалистическим, хотя кажется на первый взгляд, что это не так. В новой среде орган упражняется вследствие изменения усилий и привычек, т. е. в конце концов под влиянием желания животного, что ясно видно из приведенных выше примеров (стр. 349), взятых у Ламарка. С другой стороны, приобретение приспособлений к среде под влиянием упражнения и неупражнения органов не объясняет происхождения целесообразности, так как всякое изменение органов, по Ламарку, является уже само по себе полезным и соответствующим, адекватным, той среде, в которой оно возникло. Это значит, что Ламарк признавал существование имманентной (изначальной) целесообразности, заложенной в живой организации. В этой части Ламарк не понимает спе-

пифичности эволюционного процесса, ведущего к возникновению приспособлений к среде, сводя эволюционный процесс к суммированию приобретенных индивидуальных изменений, являющихся уже целесообразными.

4. С фактической стороны принцип упражнения-неупражнения не может объяснить всего многообразия приспособлений к среде, например: наличия приспособительной окраски, мимикрии и т. п., которые никак нельзя связать с упражнением какого-либо органа. Да и, кроме того, примеры Ламарка являются, как это нетрудно видеть, сильно надуманными и искусственными.

5. Принцип упражнения-неупражнения строится на признании наследования приобретенных признаков, т. е., как это уже было изложено в главе XIII, на совершенно ложном допущении, так как нет никаких оснований считать последственным результат упражнения или неупражнения органов.

Все эти соображения заставляют признать учение Ламарка имеющим в настоящее время лишь историческое значение, как первая попытка (и неудачная) дать теорию эволюции, к тому же как теорию, послужившую источником для целого ряда идеалистических и виталистических извращений в эволюционном учении XIX и даже XX в. (стр. 423).

Жоффруа Сент-Илер

Учение Ламарка было встречено весьма холодно его современниками, прежде всего потому, что оно оказалось все-таки слишком революционным для того времени. Старые метафизические представления о неизменяемости видов, заколебавшиеся под влиянием крушения старого порядка, не отжили окончательно свой век и находили опору среди господствующих классов и церкви. С другой стороны, Ламарк не мог достаточно глубоко и во всеоружии фактов обосновать свою точку зрения, и это сильно ослабляло убедительность его теории.

Поэтому после Ламарка, в первую половину XIX в., эволюционное учение не получает широкого распространения. Но брешь в метафизике все же была пробита, и отдельные ученые и философы все чаще становятся на путь признания эволюции и ведут борьбу со сторонниками постоянства видов.

Одной из наиболее ярких в этом отношении фигур был французский зоолог и сравнительный анатом *Этьен Жоффруа Сент-Илер* (1772—1844). Основной идеей, которая красной нитью проходит через все работы Ж. Сент-Илера, был принцип единства плана строения животного мира. Он писал: «Кажется, что природа заключена в известные границы и сформировала все живые существа по одному и тому же принципиально однородному плану, но что она варьировала его на тысячу ладов во всех его частях». Он находил аналогию не только в конечностях и других органах различных позвоночных, но пытался доказать единство плана для всех животных, как позвоночных, так и беспозвоночных. Убеждение в единстве плана строения было связано у Ж. Сент-Илера с признанием изменяемости видов и единства их происхождения.

Ж. Сент-Илер не был последователем Ламарка. По существу он отвергал оба принципа Ламарка. Правда, основным фактором эво-

люции он считал влияние внешней среды, но при этом—прямое влияние физико-химических условий. По мнению Ж. Сент-Илера, среда при продолжительном воздействии в течение ряда поколений может вызывать существенные изменения организации, причем эти изменения не всегда являются полезными, но могут быть и безразличными и даже вредными.

У Сент-Илера мы по существу находим в зачатке идею естественного отбора. По его мнению, если изменения под влиянием среды окажутся вредными, то такие формы, если они не в состоянии измениться соответственно новым условиям, вымирают. Во всяком случае несомненно, что обязательной адекватности между воздействием среды и образующимися изменениями мы у Сент-Илера не находим.

Это представляет тем больший интерес, что у Сент-Илера была еще одна ценная мысль о том, что среда может вызвать изменения, влияя на различные эмбриональные стадии, причем такие изменения могут быть часто значительными.

Однако Ж. Сент-Илер не создал стройной разработанной теории, и его взгляды также не оказали существенного влияния на дальнейшее развитие эволюционного учения. Этому в значительной степени содействовал несчастный для него диспут с Кювье. Этот диспут не происходил непосредственно на тему об эволюции, но по существу в нем столкнулись два враждебных мировоззрения: сторонника постоянства видов — Кювье и эволюциониста — Ж. Сент-Илера. Последний представил в Академию наук работу своих учеников, в которой утверждалось, что головоногие моллюски построены по одному плану



Рис. 247. Этьен Жюффруа Сент-Илер
(1772—1844)

с позвоночными животными. Работа отражала, таким образом, основную идею Сент-Илера о единстве плана строения. Спор продолжался в течение нескольких заседаний, и Кювье, выступавший против Сент-Илера, вышел из этого спора победителем. Вместе с Сент-Илером, казалось, потерпело поражение и эволюционное учение, но на самом деле это не так. Все большее и большее количество ученых и философов становилось сторонниками эволюционной теории. Спор происходил в 1830 г., а через два года после этого в другой стране другой молодой натуралист отправлялся в пятилетнее кругосветное плавание, плавание, в котором зародились великие мысли, долженствовавшие составить новую эпоху в естествознании и заложить прочные основы действительно научной разработке эволюционного учения. Так эпоха первых эволюционистов, Ламарка и Сент-Илера, смыкается с эпохой, в которую работал Ч. Дарвин.

Кювье — один из крупнейших ученых Франции того времени. В молодости друг Сент-Илера, а затем его враг, Кювье, как это ясно из сказанного уже выше, не признавал эволюции, а поддерживал и отстаивал старую точку зрения на неизменяемость видов. На примере Кювье мы видим образец тех глубоких противоречий, которые характерны для многих буржуазных ученых. Это — противоречие между положительной разработкой конкретной науки и боязнью перед широкими и новыми теоретическими обобщениями.

Кювье занимался анатомией позвоночных и палеонтологией. И в той и в другой областях он дал очень много и собственно заложил основы этих наук.

В сравнительной анатомии Кювье пришел к установлению основных *типов* организации, отстаивая очень важный принцип единства плана строения в пределах типа.

Он различал четыре основных типа организации животных: 1 — позвоночные, 2 — мягкотелые, 3 — членистые и 4 — лучистые. Это учение о четырех основных типах организации было выдвинуто им в противовес утверждению Ламарка и других о наличии постепенных переходов между различными формами и утверждению Сент-Илера о единстве плана строения для всего животного мира. Но все же характерно, что Кювье должен был сам прийти к признанию единства строения, хотя бы в пределах типа.

Далее, Кювье принадлежит установление чрезвычайно важного закона соотношения частей организма, или *корреляции*, который имеет очень большое значение и для сравнительной анатомии и для палеонтологии. Устанавливая зависимость между различными органами животного, Кювье указывал на то, что строение одного органа определяет и строение целого ряда других органов, функционально с ним связанных. Этот принцип корреляции имеет большое значение и для эволюции. Так же велико его практическое значение в палеонтологии, так как изучение соотношения частей у животного дает в руки палеонтологии средство по неполным остаткам и частям скелета судить о всей организации вымершего животного.

Занимаясь палеонтологией, Кювье пришел к заключению, что ряд ископаемых форм представляет собой остатки прежде живших организмов, что эти организмы были иными и что, таким образом, ископаемые, находящиеся в данной местности, свидетельствуют о происходившей здесь смене фауны. Казалось бы, кому-кому, а Кювье надо



Рис. 248. Жорж Кювье (1769—1832)

было притти к эволюционным взглядам. Однако вместо этого он выдвигает нелепую *теорию катастроф*, которая должна была объяснить эту смену фаун тем, что ужасные катастрофы уничтожили животный мир в тех или иных частях земного шара, а затем эти территории снова заселялись мигрировавшими сюда из других мест животными. Кювье не полагал, что после каждой катастрофы следует новый акт творения, но его ученики и в частности д'Орбиньи довели эту невероятную гипотезу Кювье до еще большей нелепости, утверждая, что на земном шаре было по крайней мере 27 катастроф, которые уничтожали весь органический мир, и каждый раз творцу надо было снова трудиться создавая новых животных и растения.

Немецкая натурфилософия. Окен, Тревiranус и Гете

Однако следует еще отметить, что в то время как во Франции, рожденные великими социальными сдвигами, пробивались первые ростки эволюционной теории почти независимо, в Германии, под влиянием немецкой натурфилософии и главным образом под влиянием натурфилософии Шеллинга, также ряд философов и ученых начинал понимать необходимость признания изменения и эволюции видов. Из них следует отметить Окена, Тревiranуса и великого поэта и ученого Вольфганга Гете; но, как ни интересны их взгляды, они внесли мало нового в собственно эволюционное учение, и потому мы не останавливаемся на них более полно.

Чарльз Дарвин

Приближалась середина XIX в., время работы великого натуралиста Ч. Дарвина. В Англии этот период характеризуется ростом промышленного капитализма и в частности капиталистических форм сельского хозяйства. С этим связаны, с одной стороны, снаряжение экспедиций для изучения морей, путей торгового мореплавания и изучения колоний, а с другой — развитие растениеводства и животноводства. Англия того времени — действительно, классическая страна животноводства. В это время, в 1832 г., Дарвин совсем молодым человеком отправляется в кругосветное плавание на одном из тех кораблей, которые снаряжает английское правительство для «изучения морей». «Бигль», по-русски — ишейка, — характерное название этого корабля, одного из тех, что пролагали пути торговому капиталу в заморские страны. В 1837 г. Дарвин возвращается из своего путешествия, получив ту школу натуралиста, которую не могли дать ему английские университеты. В 1842 г. он заканчивает первый набросок своей теории, а в 1858 г., побужденный присланием для опубликования статьи Уоллеса, пришедшего к аналогичным выводам, он дает «извлечение» из своей работы для напечатания и, наконец, в 1859 г. выходит в свет его «Происхождение видов путем естественного отбора в борьбе за жизнь», начинающее собою новую эру в естествознании.

Помимо того, что дало Дарвину его плавание на корабле «Бигль», успех его работы в значительной степени определился тем, что за это время начали сильно развиваться различные ветви биологической и смежных наук.

Начиная с работ К. Э. фон Бера, развивается эмбриология. В 1838—1839 гг. Шванн и Шлейден закладывают основы клеточной теории, Ляйбел рисует картину эволюции земной коры и закладывает фундамент научной геологии. Положенное талантливыми работами

Кювье начало палеонтологии и сравнительной анатомии дает возможность быстрого развития этих наук.

Все это вместе с колоссальным запасом знаний, полученных Дарвином во время плавания, было причиной того, что Дарвин смог впервые в истории науки собрать и привести в своей работе громадное количество тщательно проанализированных фактов, доказывающих теорию эволюции, а также привести достаточное количество фактов, иллюстрирующих самую теорию естественного отбора. С этого времени от чисто надуманных и абстрактных попыток создать теорию эволюции эволюционное учение становится на путь действительно научной разработки, и идеалистический, в основном, период в развитии эволюционного учения сменяется стихийной диалектикой дарвиновой теории.

В следующей главе мы рассмотрим факты эволюции, притом наиболее ценные и интересные, а затем уже перейдем к изложению и анализу учения Дарвина.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Ламарк, Философия зоологии.
2. Холодковский, Биологические очерки.
3. Комаров, Ламарк.
4. Филиппченко, Эволюционная идея в биологии. (Взгляды автора требуют весьма критического отношения.)
5. Презент (ред.), Хрестоматия по эволюционному учению, 1934 г.

ГЛАВА XVI

ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

СОДЕРЖАНИЕ. Данные систематики. Работы К. Линнея. Вид как систематическая единица. Род и двойная номенклатура Линнея. Высшие систематические категории. Естественная классификация и родословные древа. Данные палеонтологик. Условия сохранения ископаемых и неполнота геологической летописи. Закон корреляции и его значение в изучении ископаемых. Разликие и смена фауны и флоры в истории земли. Геологические эры и периоды. Отличие ископаемых форм от современных представителей тех же классов. Продолжительность развития жизни на земле. Палеонтологические данные о родстве различных групп животного мира. Переходные формы. Происхождение некоторых специализированных форм. Данные морфологии. 1. Сравнительная анатомия. Аналогичные органы. Гомологичные органы. Значение изучения гомологичных органов для эволюционного учения. Рудиментарные органы. 2. Эмбриология. Столетоо зародышей на ранних стадиях развития. Биогенетический закон Мюллера и Геккеля. Критический анализ биогенетического закона. Данные зоогеографии. Распространение вида. Географические расы. Зоогеографические области. Значение сравнения фаун географических областей для эволюционного учения. Фауна океанических островов и изолированных водоемов.

В этой главе мы рассмотрим лишь важнейшие из бесчисленного количества фактов, которыми располагает современная наука, фактов, доказывающих единство происхождения органического мира, с одной стороны, и указывающих путь развития органических форм в истории земли, с другой.

ДАННЫЕ СИСТЕМАТИКИ

Эволюционное учение — учение о единстве происхождения органических форм, учение об их изменяемости. Первое, с чем мы сталкиваемся, обозревая животный и растительный мир, — это необычайное многообразие существующих форм животных и растений. Оказывается, что различных видов животных насчитывается в настоящее время свыше 500 000 и около 300 000 видов различных растений. Таким образом, современный органический мир насчитывает около 800 000 различных видов. Надо во всем этом многообразии разобраться. Та часть биологин, которая занимается классификацией животных и растений, носит название *систематики*. Если все это многообразие форм связано единством происхождения, то правильно построенная система животного или растительного мира должна отразить большую или меньшую близость и родство одних форм по сравнению с другими, должна дать возможность группировать различные виды по степени их родства и указывать связи между различными группами.

Начало научной систематики надо считать с работ Бока, Брунфельса, Джона Рея, Бозна, Цезальпини и др. Особенное значение имеют работы знаменитого шведского ботаника Карла Линнея (1707—1778). Еще Аристотелем было установлено деление животного мира на две группы, или класса: 1) *животные с кровью*, которых он в свою очередь делил на живородящих четвероногих, яйцекладущих четвероногих, рыб и птиц, и 2) *животные бескровные*, которые делились также на четыре группы: мягкотелых, многоногих панцирных, членистых и черепокожих.

Долгое время не было потребности в более полной систематике, так как и количество известных форм было в общем не велико. Но в XVII и XVIII вв. количество известных форм животных и растений, в связи с развитием путешествий и изучением различных стран, все более возрастало, а Линнею уже было известно 4162 различных вида животных. Заслуга Линнея в систематике огромна. Он уточнил понятие о виде, дал наименования по двойной номенклатуре всем известным ему видам растений, а затем и видам животных, распределил их по степени большего или меньшего сходства по родам, отрядам и классам, заложив, таким образом, основы систематики.

Выше мы уже указывали, что с эволюционной точки зрения представляет интерес создание естественной системы, в которой близкие по происхождению формы относились бы к одной группе на основании совокупности важнейших признаков. Система Линнея в этом отношении в значительной степени не была такой естественной системой. Хотя Линней и стремился к установлению «естественной» системы, однако в его понимании это значило не что иное, а именно, что эта система должна отражать предустановленный творцом порядок, существующий в природе. Иных целей он и не мог себе ставить, так как считал, что «*Species tot numeramus, quot diversae formae in principio sunt creatae*» («Видов мы насчитываем столько, сколько было сотворено первоначально различных форм»). Его система не могла быть вполне естественной и потому, что он классифицировал часто по довольно произвольно взятым признакам, особенно это относится к его систематике растений. Однако, несмотря на это, и для животных и даже часто для растений Линней объединял в роды, отряды и т. п. формы, которые действительно являются близкими формами, и тем самым объективно содействовал развитию в дальнейшем эволюционной теории.

Вид как систематическая единица

Что же такое представляет собою вид животного или растения? Оказывается, определить, что такое вид, — не так просто.

Для Линнея виды являлись группами сходных по существенным, с его точки зрения, признакам особей, отличающихся от особей другого вида и передающих свои особенности потомству. Виды резко отграничены друг от друга без каких-либо переходов между ними. Ламарк выступил с решительной критикой линнеевского представления о виде. Он писал: «Природа в живых телах дает нам, строго говоря, только особей, последующих друг другу через размножение и происходящих одна от другой, виды же среди них имеют относительное постоянство и в неизменном состоянии пребывают лишь временно». Между существующими видами, по мнению Ламарка, есть всегда

незаметные переходы. «Только тот, кто долго и усиленно занимался определением видов и обращался к богатым коллекциям», — писал Ламарк, — «может знать, до какой степени виды среди живых тел сливаются одни с другими; может убедиться, что там, где мы видим отдельно стоящие виды, на самом деле лишь недостает ближайших, еще не найденных видов».

Однако, если линнеевское представление о видах, неизменных, раз навсегда отграниченных один от другого, является метафизическим, представление Ламарка о непрерывности переходов между видами является также неверным, отражая влияние Лейбница, возродившего известное «*natura non facit saltum*» древних. Несмотря на то, что часто действительно трудно отграничить один вид от другого вследствие незначительных отличий между ними, однако, на каждом данном этапе истории органического мира виды не переходят непрерывно один в другой, а представляют собой довольно определенные, отличающиеся одна от другой группы особей, сходных между собою, имеющих определенную область распространения на земле, дающих при скрещивании вполне плодотворное потомство, наследующее характерные признаки родителей.

Однако при этом следует иметь в виду существенное добавление к этому определению вида. Многие широко распространенные виды образуют часто расы, или разновидности, отличия между которыми не так значительны, чтобы их можно было считать за различные виды. Характерным признаком разновидностей, или рас, является наличие между ними переходных форм и скрещивание между представителями двух разновидностей на границах их распространения. Однако часто затруднительно бывает определить, имеем ли мы дело с разновидностью или видом, что вполне понятно, если помнить, что всякая разновидность, по Дарвину, может быть названа начинающимся видом.

Когда мы говорим, что вид состоит из сходных особей, мы не должны забывать о наличии в природе диморфизма или даже полиморфизма среди особей данного вида. Так, самцы и самки часто значительно отличаются не только собственно половыми признаками, но и целым рядом вторично-половых признаков. Общественные насекомые (пчелы, муравьи) характеризуются всем известным полиморфизмом особей.

Кроме того, следует помнить то, что нам известно об изменчивости особей в пределах вида (см. гл. XIII), а именно: 1) наличие модификаций под влиянием внешней среды; 2) возможность появления наследственных изменений — мутаций.

Близкие виды Линней объединил в один род, систематически используя двойную номенклатуру, сохранившуюся до настоящего времени. Каждый вид на латинском языке обозначается двумя словами; первое обозначает родовое название — оно одинаково для всех видов, составляющих данный род; второе слово означает видовое наименование. Например, кошка, тигр, лев, леопард объединяются в род кошка (*Felis*) и имеют соответствующие названия:

кошка	— <i>Felis domestica</i>	} Под <i>Felis</i>
лев	— <i>Felis leo</i>	
тигр	— <i>Felis tigris</i>	
леопард	— <i>Felis pardus</i>	

Далее Линней сходные роды объединял в отряды, отряды — в классы.

Впоследствии между родом и отрядом была установлена средняя группа — семейства; роды объединяются в семейства, а семейства — в отряды и т. д.

Кювье (см. гл. XV, стр. 353) ввел в систематику новую, более крупную систематическую категорию — *тип*, установив, как нам уже известно, четыре типа: позвоночных, мягкотелых, членистых и лучистых. Таким образом, ряд близких классов соединяется в один тип.

В настоящее время различают до 10 типов животных. С ними мы уже знакомы из материала VI главы.

Напомним, что эти 10 типов (некоторые систематики насчитывают большее количество типов, выделяя в особые типы некоторые группы животных)¹ следующие:

- I. Простейшие (Protozoa)
- II. Губки (Porifera)
- III. Кимбриополостные (Coelenterata)
- IV. Плоские черви (Platodes)
- V. Круглые черви (Nematodes)
- VI. Кольчатые черви (Annelides)
- VII. Иголкожные (Echinodermata)
- VIII. Мякотелые (Mollusca)
- IX. Членистоногие (Arthropoda)
- X. Хордовые (Chordata)

Для более конкретного представления о системе животного мы рассмотрим, как классифицируются различные животные, составляющие вместе тип хордовых животных. Этот обширный тип высших животных разделяется на три подтипа:

- I подтип Tunicata — оболочники (пример асцидип)
- II » Acrania — бесчерепные (пример амфиоксус-лапцетник)
- III » Vertebrata — позвоночные

III подтип — позвоночные — разделяется на шесть классов:

- | | | |
|------------|---|---------------------------------------|
| III подтип | { | I. класс — Cyclostomata — круглоротые |
| | | II. » — Pisces — рыбы |
| | | III. » — Amphibia — земноводные |
| | | IV. » — Reptilia — пресмыкающиеся |
| | | V. » — Aves — птицы |
| | | VI. » — Mammalia — млекопитающие |

Каждый из классов или делится прямо на отряды или на подклассы, а затем уже каждый подкласс — на отряды. Для примера возьмем III класс Amphibia как один из более простых:

- | | | |
|-----------|---|---|
| III класс | { | I отряд — Панцирные амфибии (Stegosephali) (ископаемые) |
| | | II » — Безногие (Apoda) |
| | | III » — Хвостатые (Urodela) |
| | | IV » — Бесхвостые (Anura) |

Отряды делятся на семейства (или подотряды, если они объединяют несколько различных групп, объединяющих в свою очередь по несколько семейств).

¹ IV, V и VI типы часто объединяют в один тип *червей*, выделяя некоторые группы в особый тип *червеобразных*; тогда получается девять типов.

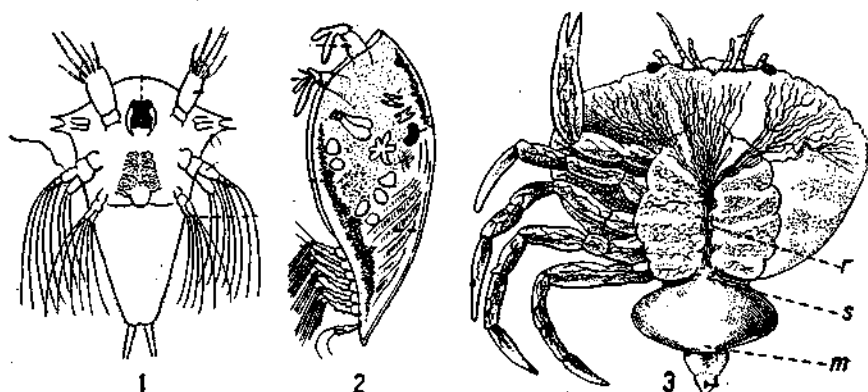


Рис. 249.

Sacculina carcini, паразитирующая на крабе: *s.т.* — мешок саккулный, *r* — корневидные сосательные отростки, внедряющиеся в тело краба; 1 и 2 — личиночные стадии саккулины: 1 — наушное и 2 — цитроовидная личинка.

Так в отряд бесхвостых входят главным образом: семейства *Ranidae* — лягушек и *Bufo*nidae — жаб.

Семейства состоят из родов, а роды — из видов.

Из этого примера ясно, какой степени сложности достигает современная систематика, если еще принять во внимание, что для обширных классов, отрядов, семейств приходится вводить промежуточные группы: подклассы, подотряды, подсемейства и пр.

Эта сложность классификации объясняется чрезвычайным многообразием видов и стремлением дать наиболее естественную систему, отражающую действительные родственные связи между теми или иными группами.

Естественная классификация и родовые группы

Естественная система, в отличие от всякой искусственной классификации, должна соответствовать большему или меньшему родству видов, объединяемых в один род, родов — в одно семейство и т. д.

Ошибка Линнея, особенно по отношению к растениям, как мы видели, заключалась в том, что он часто руководствовался при классификации отдельными признаками, произвольно взятыми; например, для классификации растений он взял строение частей цветка. Необходимо же в работе по классификации сравнивать между собою животных и растения по строению всех важнейших органов, но и этого недостаточно, так как часто упрощение организации, например, ведет к тому, что данное животное сильно отличается от других, на самом деле ему близких. На морских крабах паразитирует любопытное животное *Sacculina* (рис. 249). Это животное имеет мешкообразное, нерасчлененное тело; внутренние органы отсутствуют, кроме нервного узла и половой системы. На основании изучения строения этого животного затруднительно решить вопрос о том, к какому типу и классу его отнести. Вопрос, однако, решается изучением цикла развития (рис. 249). Оказывается, личинка паразита *Sacculina* вполне похожа на личинок низших ракообразных, на основании чего это животное и относят к типу членистоногих, к классу ракообразных.

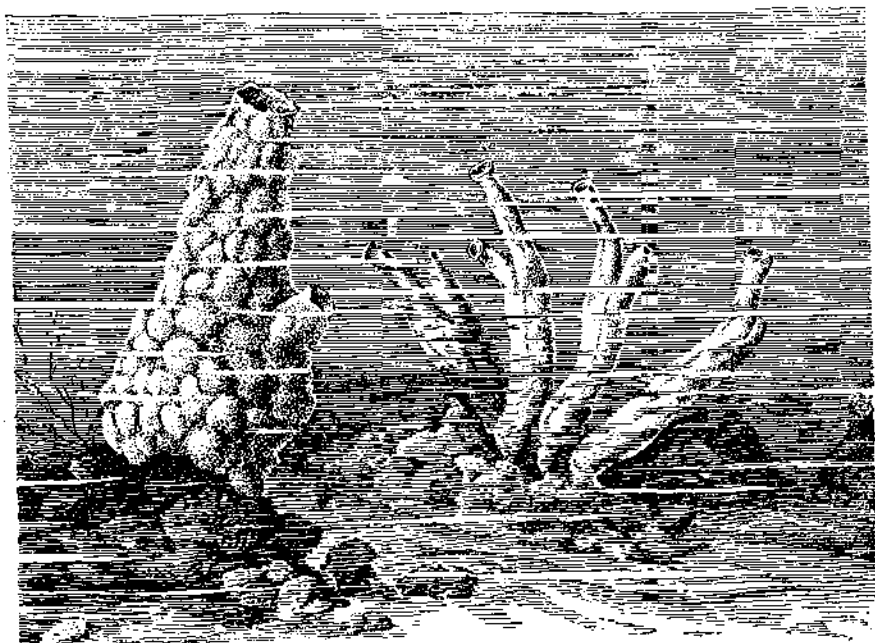


Рис. 250. Асцидии: *Phallusia mammilata* и *Ciona intestinalis*

Другой интересный пример представляют асцидии, живущие в морях (рис. 250). Асцидий раньше относили к особому типу беспозвоночных — Tunicata (оболочники). Однако изучение их развития известным зоологом А. Ковалевским показало, что в процессе эмбрионального развития у них закладываются нервная трубка и хорда, как это имеет место у позвоночных животных. Их хвостатая личинка (рис. 251) в хвосте своем заключает хорду. Это дало право объединить оболочников с позвоночными в особый тип хордовых, установив, таким образом, несомненное родство между этими группами животных.

Таким образом, изучение циклов развития и различных возрастных стадий необходимо, чтобы правильно определить положение данного животного в системе.

Разработка систематики наряду с изучением ископаемых форм (о чем речь будет несколько позже) дает возможность не только распределить известные виды по родственным группам, но и представить себе филогенетические связи между различными типами и классами животного или растительного мира, т. е. представить себе родословное древо для данной группы организмов. На рисунке 252 дано одно из первых родословных древ, разработанное во второй половине XIX в. Э. Геккелем. В нем еще очень много гипотетического и неправильного. В настоящее время филогенетические связи между различными типами и классами животного мира (а также и в пределах каждого типа) выяснены в значительно большей степени, и мы можем

представить себе, например, схематически родственные связи между различными классами и типами животных так, как это дано, например, на схематическом родословном древе, приведенном на рисунке 253.

ДАННЫЕ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Палеонтология — наука, изучающая животный и растительный мир прошлых геологических периодов по тем ископаемым остаткам, которые находят в толще земной коры, в различных слоях, составляющих ее поверхность.

Из этого уже очевидно, какое громадное значение имеет изучение палеонтологии для доказательства эволюции животного и растительного мира, а также для понимания эволюционного процесса.

Выше было отмечено, что уже Леонардо да Винчи, а затем Роберт Гук и другие, находя раковины морских животных вдали от моря, объясняли этот факт тем, что в этой местности было когда-то море, а Р. Гук, кроме того, приписывал эти остатки вымершим животным, отличным от современных.

В самом деле, палеонтологические данные дают нам ясные доказательства того, что животный и растительный мир прежних геологических периодов был иным, что прежде жили формы, каких нет в настоящее время. Но этого мало. Если органический мир в его современ-

Рис. 251. Регрессивный метаморфоз аспидии

1 — личинка с хордой (*noto*) и нервной трубкой (*med*);
2 и 3 — по мере редукции хвоста редуцируются хорда и нервная трубка

ном состоянии, с высокоорганизованным типом хордовых и с высшим среди них классом млекопитающих, появился в результате эволюционного процесса, то палеонтологические данные должны дать представление не только о том, что животный мир изменялся, но и что в результате эволюции животного или растительного мира имели место усложнение организации и появление все более высоко организованных групп. Наконец, палеонтологические находки должны были бы дать нам такие переходные формы, которые позволили бы связать различные группы животных, например, различные типы современной фауны и т. д. Мы увидим далее, что палеонтология дает нам вполне определенный положительный ответ на эти вопросы и дает возможность выяснить также многие другие стороны эволюционного процесса.

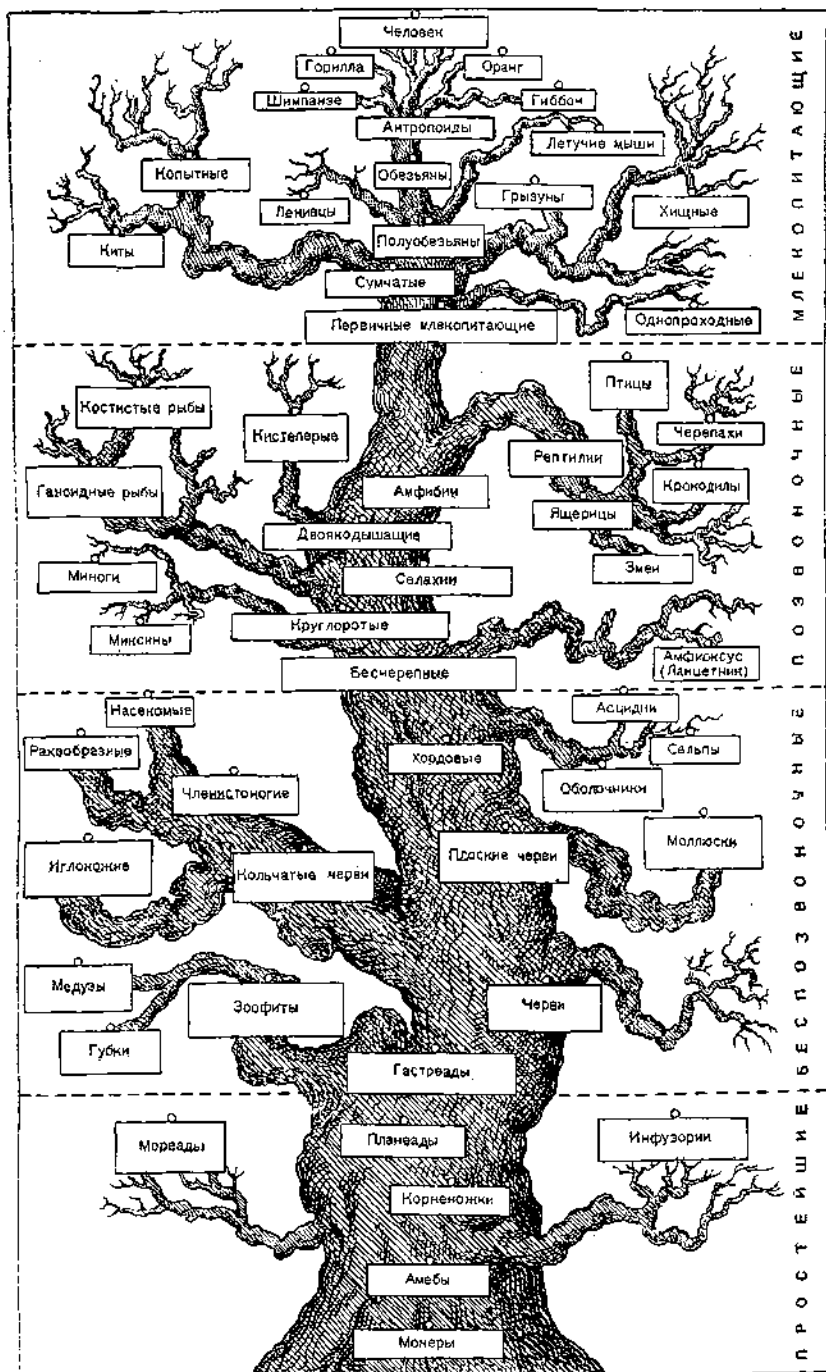


Рис. 252. Родословное древо животного мира (по Геккелю)

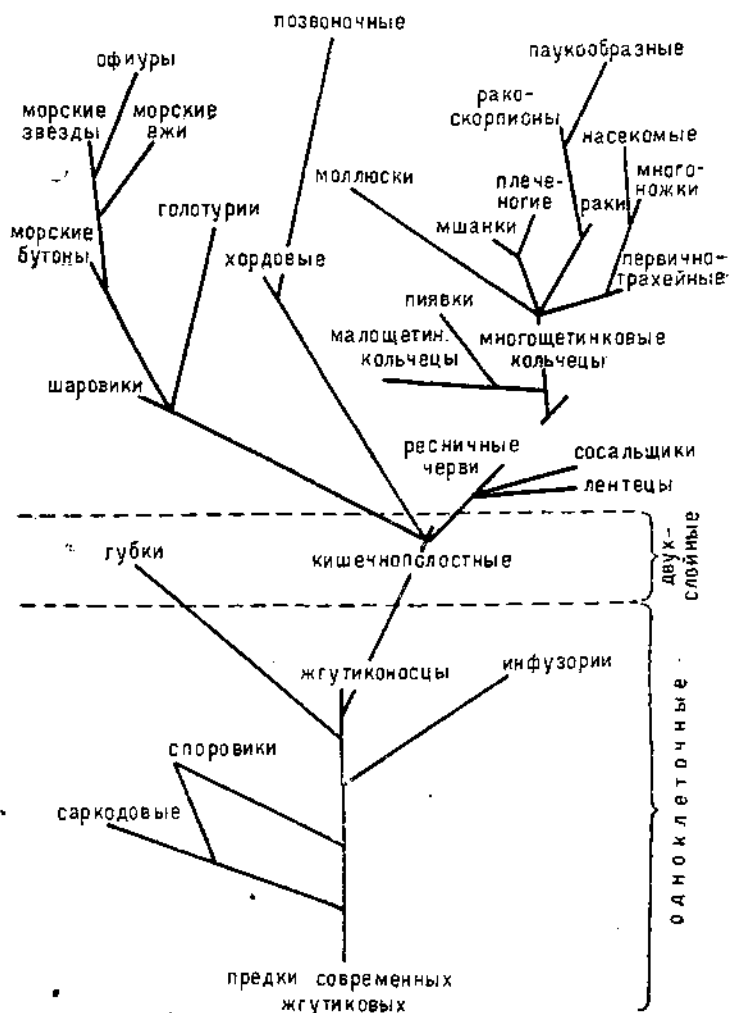


Рис. 253. Схематическое родословное древо беспозвоночных

Ископаемые остатки животных и растений были известны очень давно, но правильное понимание того, что они представляют собою остатки живших организмов и притом часто иных, чем современные, — это правильное понимание начинается, как нам уже известно из исторического обзора, с работ Кювье. Само собою разумеется, что в средние века и позже, в течение всего дальнейшего периода развития биологии — до XVIII в. включительно, существовали самые фантастические представления об ископаемых. Их считали то «игрой природы», то объясняли их появление действием какой-либо особой силы, вызывающей образование окаменелостей, то считали зубы ископаемых акул — зубами дьявола и т. п. Наконец, уже в XVIII в., постепенно устанавливается взгляд, что окаменелости есть действительно остатки животных

организмов, но организмов, подобных современным и уничтоженных или потопом или другими какими-либо катастрофами. В 1726 г. швейцарский ученый Шейхер описал остатки скелета ископаемой крупной саламандры под именем «человека — свидетеля потопа», а много позже Кювье на основании изучения ископаемых приходит к правильному выводу о смене фауны, хотя и объясняет это неверной теорией катастроф, и только после работ Лайеля, а затем и Дарвина в первую половину XIX в. создается правильный взгляд на значение ископаемых в изучении истории жизни на земле.

*Условия сохранения
ископаемых и неполнота
геологической
летописи*

Было бы ошибочно, однако, думать, что наука располагает в настоящее время исчерпывающим палеонтологическим материалом, позволяющим судить достаточно полно об эволюции животного или растительного мира. Еще Дарвин в свое время отметил, что геологическая летопись не полна, и эта неполнота, несмотря на большое количество новых данных, накопленных в последарвиновский период, однако, не заполнена. Чем же объясняется эта неполнота геологической летописи? Прежде всего тем, что остатки животных прежних геологических периодов могли сохраниться в слоях земной коры только в редких случаях, при некоторых определенных обстоятельствах. Правда, в некоторых случаях мы

находим слой осадочных горных пород, сплошь состоящие из остатков животных, позволяющих судить об этих животных с достаточной полнотой. Так, например, в Крыму во многих местах обнаруживаются слои, сплошь состоящие из ракушек морских моллюсков, слои, относящиеся к сравнительно недавнему Сарматскому морю.

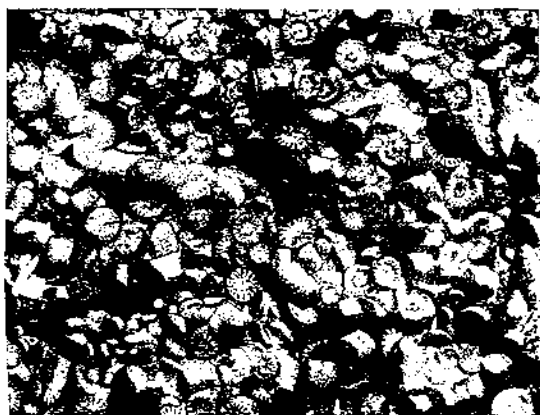


Рис. 254. Известняк, сплошь состоящий из остатков морских лилий

находим слой осадочных горных пород, сплошь состоящие из остатков животных, позволяющих судить об этих животных с достаточной полнотой. Так, например, в Крыму во многих местах обнаруживаются слои, сплошь состоящие из ракушек морских моллюсков, слои, относящиеся к сравнительно недавнему Сарматскому морю. Там же, в Крыму, а также в районе Белгорода и других местах меловые известняки оказываются также сплошь состоящими из остатков животных мелового периода, уже далеко отстоящего от нашего времени.

В окрестностях Москвы мы находим так называемые фузулиновые известняки, заключающие большое количество остатков раковинных корненожек, морских ежей, лилий и различных моллюсков (рис. 254). Эти остатки относятся к каменноугольному периоду, когда в этом месте было море, а в более поздних, но достаточно древних отложениях Юрского моря в окрестностях Москвы мы находим остатки головоногих моллюсков: аммонитов, белемнитов и др.

В редких случаях сохраняются почти целые животные. Так, в промерзлых почвах Сибири находили в целом виде мамонтов с кожей и

мускулатурой. Но в большинстве случаев находят лишь отдельные экземпляры ископаемых, притом часто в весьма неполном виде. Особенно это относится к наземным животным и более крупным животным моря. Так, часто находят только зубы акул прежних периодов или окаменевшие части скелета, и то лишь отдельные экземпляры, или сохранившиеся в породе отпечатки и т. п.

Это объясняется тем, конечно, что только при особо благоприятных условиях могли сохраниться остатки животного. Громадное большинство погибающих животных истлевает без остатка, или эти остатки разрушаются последующими процессами.

Наибольшие шансы на сохранение имели и имеют животные моря и притом обладающие или внутренним скелетом или раковинами и т. п. Однако в этих случаях скелет их мог сохраниться только тогда, когда труп животного затачивало илом или песком, мягкие части истлевали, а скелетные части, пропитываясь известью, превращались в окаменелости. В более редких случаях могли образоваться не окаменелости, а отпечатки мягких частей животного или следов его ног и т. п. В результате о многих и притом чрезвычайно интересных формах прошлого мы можем судить по единичным находкам, и то весьма неполным, а о многих формах мы и вовсе ничего не знаем. Этим объясняется тот замечательный факт, что в то время, когда современный органический мир насчитывает до 800 000 известных нам видов животных и растений, количество ископаемых видов, относящихся к десяткам миллионов лет прошлого земли, составляет всего около 100 000. Эта цифра, однако, очень незначительна, если мы примем во внимание, что часто некоторые определенные группы ископаемых известны нам в особенно большом количестве видов. Так, например, известно очень много видов двусторчатых моллюсков, головоногих, иглокожих, плеченогих. Этим последним известно, например, до 2000 видов. С другой стороны, многие группы известны по ископаемым в небольшом числе видов.

*Закон корреляции
и его значение в изу-
чении ископаемых*

Каким же образом при неполноте геологической летописи можно судить о животном мире прежних периодов в истории земли, особенно, если принять во внимание, что мы всегда почти находим не целых животных, а или окаменелости скелетных частей или отпечатки и очень часто только части скелета животных?

В палеонтологических исследованиях большое значение имеет закон корреляции, или соотношения частей, открытый Кювье (стр. 353). Суть этого закона заключается во взаимной зависимости органов у животного. Так, у позвоночного животного строение челюсти и зубов связано с рядом черт в строении черепа, конечностей и других органов. Изучение корреляции между различными органами современных животных дает возможность выяснить сравнительным анатомом определенные закономерности, а палеонтологам — применить этот принцип для восстановления общего вида и строения животного по сравнительно немногим найденным частям. На этом и основана так называемая реставрация ископаемых форм. Часто, таким образом, можно более или менее полно представить облик вымершего животного; в других случаях можно сделать существенные выводы о наличии в тот или иной период истории определенных типов организации животных.

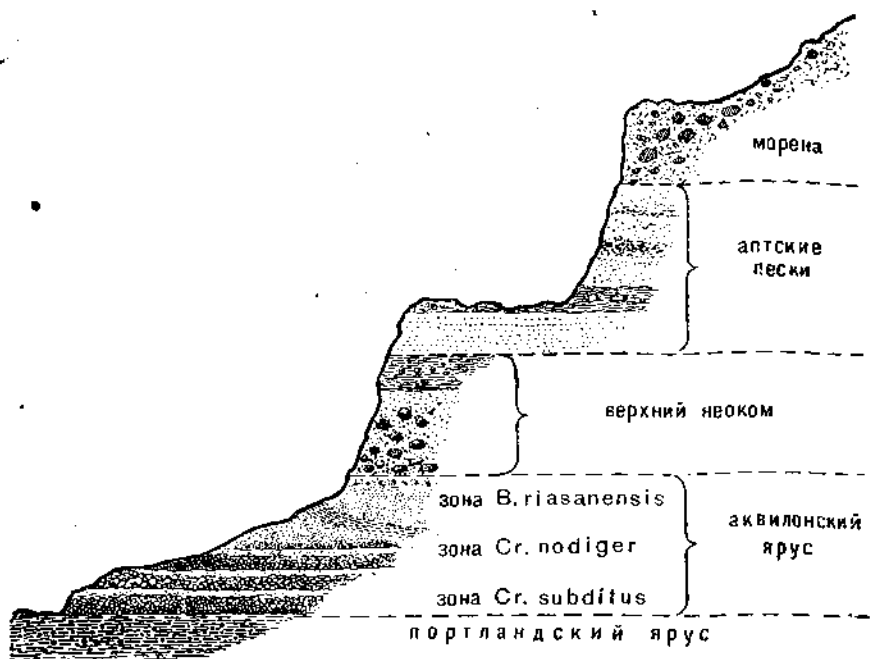


Рис. 255. Разрез Ленинских гор под Москвой (по А. П. Павлову)

*Различные и смена
фауны и флоры
в истории земли*

Осадочные горные породы, образовавшиеся или из осадков морей или из речных наносов и т. п., залегают одна над другой и дают возможность судить о тех изменениях в очертании суши и моря которые происходили на поверхности земли. Встречающиеся в этих осадочных породах (известняках, глинах, песчаниках и т. п.) окаменелости и отпечатки дают возможность судить о населении земли в то время, к которому относится образование данных слоев земной коры, и сами служат для распознавания этих слоев в качестве *руководящих окаменелостей*.

Так, например, в Москве Ленинские горы (б. Воробьевы), на правом берегу реки Москвы, дают возможность легко видеть такое залегание слоистых горных пород и составить представление о смене суши и моря. На рисунке 255, сделанном по данным, приводимым А. П. Павловым, мы видим, что самую верхнюю часть этих гор составляет ледниковая морена, которую нетрудно узнать по валунам — остаткам работы ледников ледникового периода. Под ледниковой мореной обнаруживаются выступающие на обрывах так называемые аптские пески, относимые к уже значительно более отдаленному меловому периоду. Здесь находят отпечатки вымерших растений — папоротников (рис. 256) и других, свидетельствующих о наличии в то время суши в данном районе. Еще ниже этого слоя (рис. 255) залегает другой слой, также относимый к меловому периоду (но к более раннему). Это так называемый неомский песчаник. По находимым здесь аммонитам (рис. 257) нетрудно заключить о том, что в то время здесь

было море. Еще глубже залегают слои юрских глин, заключающих также остатки морских животных, но иных, чем в вышележащих породах (рис. 258). Эти слои относятся к еще более далекому юрскому периоду.

Первый имеющий значение для эволюционного учения вывод, который дает нам изучение палеонтологии, заключается в том, что в течение долгой истории земли, сопровождаемой изменением поверхности земли, изменением очертания берегов и морей, животный и растительный мир изменялся; он был иным в прежние геологические периоды, и существовавших тогда животных нет в настоящее время, и, наоборот, современные формы не существовали в прежние периоды. Но этого мало. Палеонтология приводит нас к заключению, что в исто-



Рис. 256. Отпечаток папоротника из аптского яруса (по А. П. Павлову)

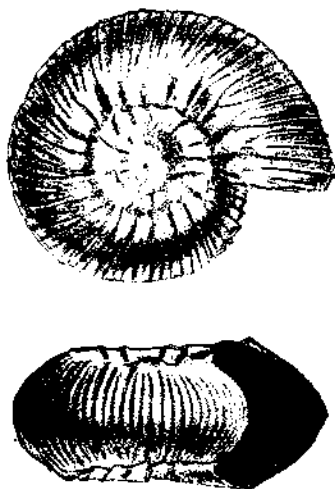


Рис. 257. Аммонит Simbiskies из несокома (по А. П. Павлову)

рии жизни на земле наблюдается определенная последовательность в смене форм, что по мере приближения к современной эпохе мы можем констатировать появление все более и более высокоорганизованных форм, отличающихся все большей сложностью организации.

*Геологические эры
и периоды*

Для того чтобы судить о смене фауны в истории земли и постепенном усложнении организации в животном мире, посмотрим сначала, на какие этапы делится история земли в исторической геологии, и затем, какие формы являются характерными для этих этапов. На основании изучения осадочных пород и их ископаемых различают четыре эры: 1) архейскую, или самую древнюю эру, 2) палеозойскую, 3) мезозой-

скую и 4) кэнозойскую эры. Каждая эра делится на периоды, для каждого из которых характерно наличие определенных организмов. Периоды в свою очередь подразделяются на эпохи. Приводимая ниже таблица дает представление об этой классификации истории жизни на земле и последовательном появлении все более высокоорганизованных животных и растительных форм.

Эры	Периоды	Эпохи	Животные	Растения
Кэнозойская	Современный, четвертичный	Последняя ледниковая IV ледниковая III ледниковая II ледниковая I ледниковая	Человек	Расцвет покрытосеменных
	Третичный	Плиоцен Миоцен Оligоцен Эоцен	Костистые рыбы, бесхвостые амфибии, птицы, развитие млекопитающих	Покрытосеменные
Мезозойская	Меловой	Верхний мел Нижний мел	Появление плацентарных млекопитающих	Появление покрытосеменных
	Юрский	Верхняя Средняя Нижняя	Расцвет пресмыкающихся, появление бесхвостых амфибий и птиц	Расцвет голосеменных
	Триасовый		Появление костистых рыб, пресмыкающихся	
Палеозойская	Пермский		Расцвет селяхий и осетровых рыб, пресмыкающиеся, появление первых млекопитающих	Появление голосеменных
	Каменноугольный		Хвостатые амфибии	Папоротники, плауновые, хвощевые
	Девонский		Появление ганомдных рыб	Водоросли
	Силурийский		Появление низших рыб	Водоросли
	Кэмбрийский		Исключительно беспозвоночные	
Архейская	Эозойский		Предполагаемое существование одноклеточных	
	Азойский			

Из этой таблицы ясно видно, как последовательно изменялась картина животного или растительного мира, как в кэмбрийском периоде палеозоя существовали только беспозвоночные; далее последовательно появлялись и занимали господствующее положение различные позво-

ночные животные. Триасовый и юрский периоды характеризуются господством пресмыкающихся; в эти же периоды появляются впервые млекопитающие и птицы. Последовательность появления и наибольшего расцвета групп позвоночных животных еще лучше видна из таблицы, данной на рисунке 259.

Отличие ископаемых
форм от современ-
ных представителей
тех же классов

Далее очень важно иметь в виду, что жившие в прежние периоды представители тех или иных классов животного и растительного мира сильно отличались от современных. Так, например, пресмы-

кающиеся, расцвет фауны которых имел место в триасовом и юрском периодах, когда эти формы были господствующими, эти пресмыкающиеся

сильно отличались от современных нам змей, ящериц и пр. Многие из них достигали гигантских размеров. К этому времени относятся гигантские динозавры (рис. 260), бронтозавры, плавающие, приспособленные к жизни в воде ихтиозавры и плезиозавры. Или другой пример: растительный мир каменноугольного периода, тот растительный мир, от которого остались залежи каменного угля, как видно из таблицы, состоял из папоротниковых, плауновых и хвощевых, которые были высшими формами периода. Но это не были похожие на современные, хотя и родственные им формы. Роскошные леса гигантских лепидодендронов и других форм покрывали тогда землю.

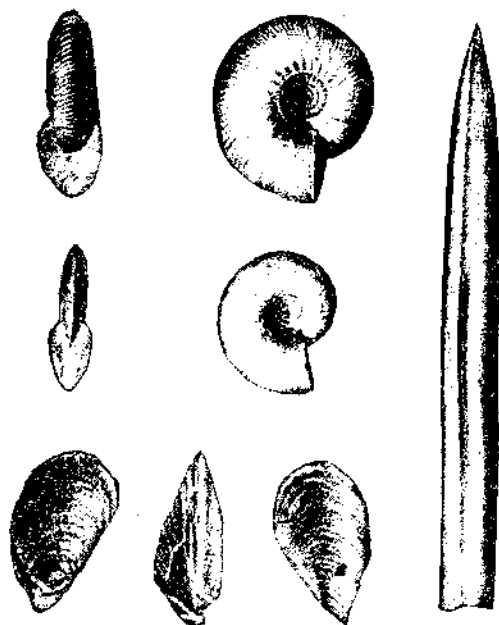


Рис. 258. Юрские ископаемые (по А. П. Павлову)

Однако не следует чрезмерно обобщать это явление. Мы знаем целый ряд животных, которые сравнительно мало изменились в течение, пожалуй, многих миллионов лет. Так, например, современное головоногое *наutilus* (рис. 261) ничем не отличается от наутелид, живших в силурийском периоде, т. е. много десятков миллионов лет назад. Некоторые акуловые рыбы сравнительно мало изменились от мелового периода до современной эпохи. Из растений своеобразное хвойное *Ginkgo biloba* не изменилось от начала третичного периода, т. е. во всяком случае в течение нескольких миллионов лет. Как объяснить эти факты, об этом будет сказано ниже.

Продолжительность
развития жизни на
земле

Рассмотрение таблицы, приведенной на рисунке 259, возбуждает ряд интересных вопросов. Прежде всего очень интересен и важен вопрос о продолжительности геологических периодов и вопрос о том, какую часть

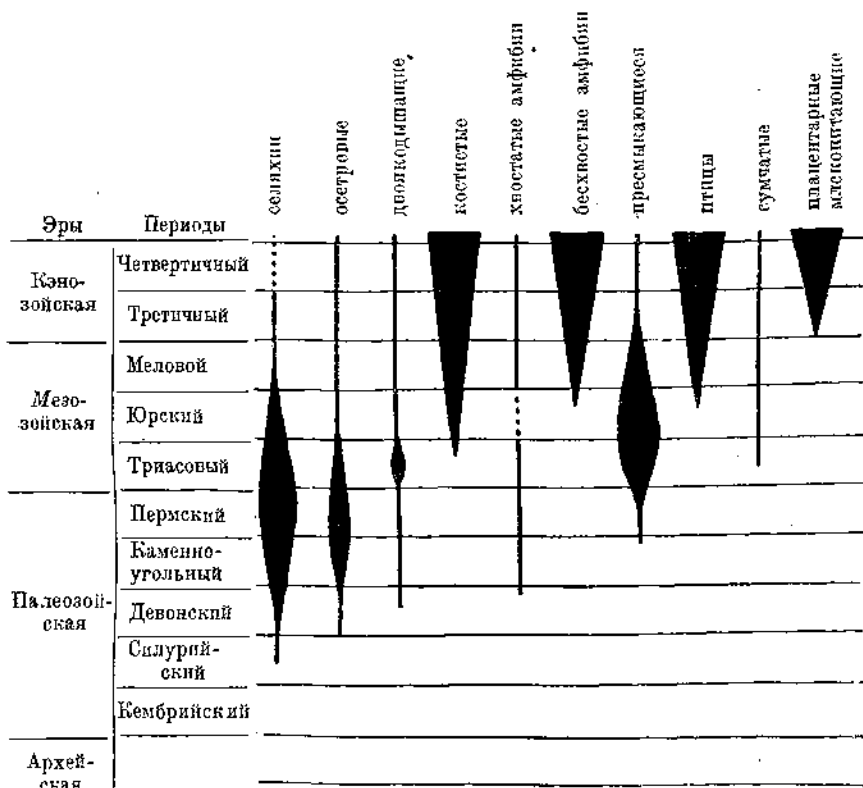


Рис. 259.

истории нашей планеты они охватывают. Цифры, которые в этом отношении даются различными авторами, довольно различны. В общем надо заметить, что за последнее время благодаря новым методам определения возраста земной коры эти цифры сильно возросли. Не надо забывать, что речь идет лишь о периодах развития жизни на земле, которым предшествовал значительно более длинный безжиз-

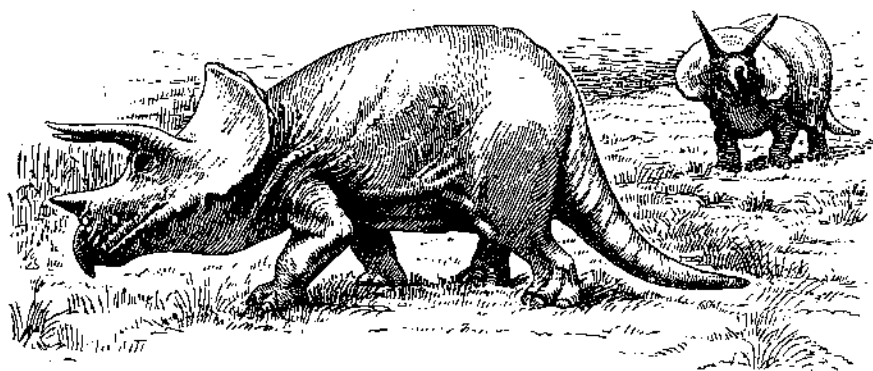


Рис. 260. Динозавр — трицератопс

ненный доархейский период истории нашей планеты. Период развития жизни, включающий все эры, указанные на приведенных выше таблицах, охватывал, по современным данным некоторых авторов, до 1500 млн. лет, причем на долю наиболее поздней кэнозойской эры приходится до 55 млн. лет, тогда как еще недавно считали ее длительность в 3 млн. лет, а на четвертичный период кэнозойской эры, непосредственно примыкающей к нашему времени, приходится отвести примерно от 1 млн. до 2 млн. лет. Таким образом, жизнь на земле развивалась в течение очень долгого периода времени, и старые возражения о трудности объяснения путем эволюции того факта, что животные и растительные формы достигли высокой степени сложности, конечно, отпадают. Определение возраста земной коры в настоящее время не основано на догадках, а на расчетах времени, необходимого для образования современных руд путем радиоактивного распада.

*Палеонтологические
данные о родстве
различных групп
животного мира*

Таким образом, на основании палеонтологических данных мы можем судить об отличии современных видов животных и растений, о смене фауны и флоры в различные геологические периоды, о последовательном появлении все более и более высокоорганизованных групп животных и растительных

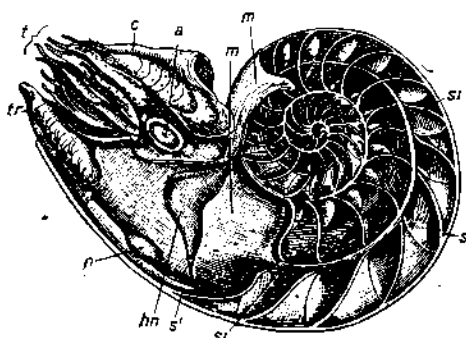


Рис. 261. Головоногий моллюск наутилус

организмов и исчезновении часто целиком прежде существовавших групп. Но для эволюционного учения этих данных еще недостаточно. Необходимо установить связь между различными группами и проследить эволюцию форм в истории земли. Первые млекопитающие (клячьи) появились очень давно, по видимому, еще в пермском периоде, когда уже существовали другие классы позвоночных (рыбы, амфибии и

рептилии). Как же связаны в своем происхождении млекопитающие с этими другими классами? От какой группы произошли птицы, появляющиеся впервые в юрском периоде? Каким образом вообще установить единство происхождения позвоночных животных и связь их с беспозвоночными и т. д.? Чего можно в этом отношении ждать от палеонтологии? Конечно, ответом на эти вопросы было бы наличие ископаемых переходных форм, позволяющих установить эту связь между группами позвоночных животных.

Та или иная группа животных, достигая расцвета в своем развитии, встречается в большом количестве видов и родов и характеризуется при этом большой степенью специализации в отношении развития самых разнообразных приспособлений к среде. Такой высокоспециализированной группой были пресмыкающиеся юрского периода, из беспозвоночных — различные головоногие, например аммониты и т. д. Однако еще в конце XIX в. известным

палеонтологом Копом был установлен закон о происхождении из неспециализированных корней. Этот закон заключается в том, что исходной формой для образования того или иного органа может быть только такая структура этого органа, когда он не является односторонне и значительно специализированным. Таким образом, например, если пресмыкающиеся являются предками, с одной стороны, птиц, а с другой стороны, млекопитающих, то этих предков следует искать не среди высокоспециализированных форм, а среди более примитивных.

С этим связан другой закон о необратимости эволюционного процесса — закон, который был установлен Долло и который имеет также большое значение для понимания эволюции. Представьте себе плезиозавра, у которого в связи с приспособлением к водному образу жизни конечности превратились в ласты для плавания, достигнув известной степени специализации и упрощения. По Долло, невозможно, чтобы в дальнейшем процессе эволюции из этой измененной конечности опять развилась та, более примитивная, с разделенными пальцами конечность, какая была, несомненно, свойственна предкам плезиозавра. У лошади количество пальцев на ноге сведено до одного, и, согласно закону Долло, невозможно развитие из такой однопалой конечности снова пятипалой, такой же, какая была у предков лошади (см. ниже). Другими словами, эволюция не повторяется, а если животное, приспособленное к водному образу жизни, в процессе эволюции снова приспособится к наземному образу жизни, то это будет возможно лишь в том случае, если разовьются какие-либо новые приспособления.

Китообразные среди млекопитающих приспособились к водному образу жизни, но неправильно было бы видеть в строении кита возврат к организации отдаленных водных предков млекопитающих. Эволюция не повторяется и не ведет к вторичному появлению исчезнувших форм. Тогда, когда имеет место крайнее упрощение организации, в связи, например, с приспособлением к паразитизму, не имеет место возврат к исходным примитивным формам, но своеобразная специализация регрессивного характера.

Переходные формы В целом ряде случаев нам известны переходные формы, позволяющие установить связь между различными группами животного мира, и эти переходные формы мы используем при построении тех родословных таблиц, о которых мы говорили в связи с рассмотрением данных систематики.

Остановим внимание для примера лишь на позвоночных животных. Наиболее древней группой позвоночных животных являются рыбы. Следующим этапом в эволюции позвоночных является переход к наземному, вернее к земноводному, образу жизни. Каковы же были эти предки земноводных, где переходные формы между ними и водными первичными рыбами? Современные рыбы являются специализированной группой. Среди современных рыб в небольшом количестве сохранились две очень древние группы: двоякодышащие рыбы и кистеперые; однако ни двоякодышащие, ни современные кистеперые не являются промежуточными формами, не представляют собой форм, переходных к земноводным, являясь слишком специализированными. Такими переходными формами была особая группа древних кистеперых

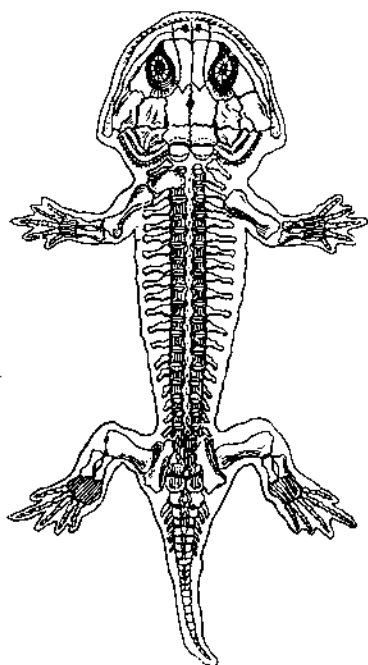


Рис. 262. Скелет стегоцефала

рыб с легкими и с плавниками, при помощи которых они передвигались по дну водоема. От них произошли настоящие переходные к земноводным формы, так называемые *стегоцефалы*. На рисунке 262 изображен скелет стегоцефала, а на рисунке 263 дана реставрация этих животных.

Другой интересный момент — это наличие связи между пресмыкающимися и птицами. Тогда как различные специализированные группы пресмыкающихся, известные уже палеодинозавры, ихтиозавры и т. п., вымирают к концу мезозойской эры, птицы происходят, по видимому, от каких-то неизвестных примитивных рептилий, причем о существовавших переходных формах можно судить по известному всего в двух экземплярах *археоптериксу*, или первоптице, — единственному представителю вымершей группы первоптиц мезозойской эры. Характерной особенностью, сближающей его с пресмыкающимися, является (рис. 264) наличие подвижных позвонков, хвоста, состоящего

из 20—21 позвонка и усаженного перьями, наличие зубов, пальцев с когтями на крыльях и ряда других особенностей, сближающих археоптерикса с рептилиями, с одной стороны, и птицами — с другой. Однако действительные переходные формы между этими классами неизвестны,



Рис. 263. Стегоцефалы (реставрация)

Наконец, наиболее интересный вопрос о происхождении млекопитающих. Оказывается, что млекопитающие также происходят от группы первичных, примитивных рептилий, от которых произошли так называемые звероящеры мезозойской эры, которые составляли особую группу, рано отделившуюся от общего ствола пресмыкающихся. Известны только две находки ископаемых звероящеров (одна из них найдена академиком П. П. Сушкиным и описана под именем *пермоцинодона*).



Рис. 264. Археоптерикс

*Происхождение
некоторых специали-
зированных форм*

Несмотря на неполноту геологической летописи, для некоторых специализированных современных форм палеонтология располагает довольно полным рядом переходных форм, связывающих их с более примитивными исходными формами. Рассмотрим наиболее яркие примеры: 1) эволюционный ряд слона и 2) эволюционный ряд лошади.

Слоны характеризуются целым рядом специфических особенностей, например строением челюстей и зубов. На относительно коротких челюстях помещается по одному с каждой стороны действующему коренному зубу. Эти зубы на обращенной друг к другу поверхности покрыты поперечными бороздами, число которых доходит до 20 и больше. Борозды покрыты цементом, так что эмаль выступает только на гребнях между бороздами благодаря постоянному стиранию поверхности зуба при перетирании пищи. По мере изнашивания зубы заменяются вырастающими за ними другими такими же зубами, а затем и третьими, так что в течение жизни слона с каждой стороны челюсти вырастает по три зуба. Бивни слона представляют собою мощно развитые резцы верхней челюсти. Кроме того, для слона характерны: развитый хобот, высокий череп и очень короткая шея. Эти признаки характеризуют также и мамонтов.

Ряд ископаемых предков слона дает представление о последовательных изменениях вышеописанных признаков, а также о размерах животных. На рисунке 265 показаны черепа ряда предков слона. Наиболее древний предок слонов, живший в начале третичного периода, меритерий, был очень небольшим животным (менее 1 м), с сравнительно короткими резцами-бивнями, с менее высоким черепом, лишенный хобота. Приведенные рисунки черепов и зубов показывают,

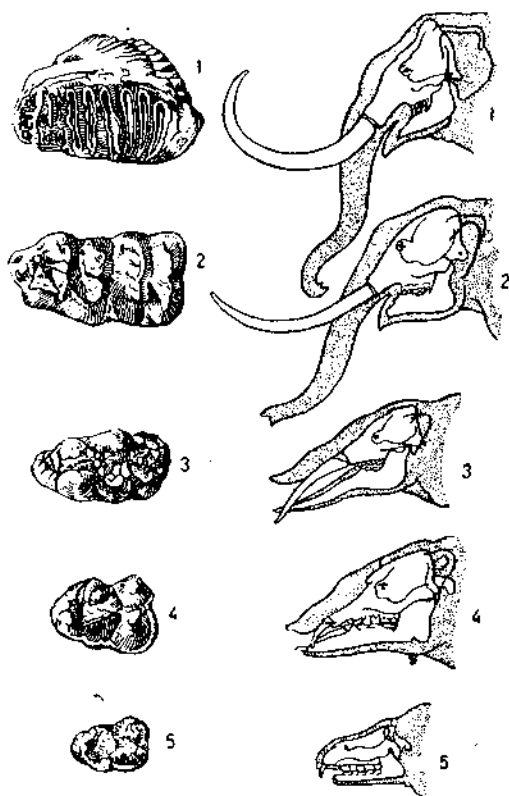


Рис. 265. Эволюция слонов

1 — слон (азиатского), близкий к современным слонам;
2 — стегодонт; 3 — мастодонт; 4 — трилофодонт; 5 — зоцепонов меритерий

как наряду с увеличением размеров животного происходит уменьшение числа коренных зубов, изменение их строения (развитие и увеличение числа борозд), увеличение высоты черепа, развитие бивней и хобота (рис. 265).

Для лошади мы имеем не менее замечательный ряд. Наиболее характерной особенностью лошади является развитие однопалой конечности, причем единственный палец лошади соответствует среднему (третьему) пальцу пятипалой конечности других млекопитающих. Кроме того, второй и четвертый пальцы сохранились в виде маленьких рудиментарных грифельных косточек (рис. 266). Палеонтологические данные о предках лошадей довольно богаты. Известен целый ряд ископаемых форм, начиная с самого начала третичного периода (см. схему на стр. 369). Рисунок 266 дает представление о строении

ноги четырех предков современной лошади: от наиболее древнего, *Hyracotherium*, далее через *Meshippus*, *Anchitherium* и *Hippation* — к современной лошади. *Hyracotherium* был небольшим животным, не более лисицы (и здесь мы имеем наряду со специализацией увеличение размеров животного), имел четырехпалую конечность (на задней ноге имелся рудимент пятого, собственно первого, пальца, соответствующего большому пальцу в пятипалой конечности). У следующей, более поздней формы, *Meshippus*, несколько более крупных размеров, было по три пальца, и на передней ноге рудимент пятого пальца (первого) совершенно отсутствовал. *Anchitherium* — третья форма, также трехпалая, с еще меньшим рудиментом

пятого пальца, и, кроме того, второй и четвертый пальцы были менее развиты, чем у *Mesohippus*, и не касались земли при передвижении животного. Наконец, у *Hipparion* обнаруживается еще большее укорочение этих пальцев.

Однако наиболее древний из этого ряда *Hyracotherium* является уже собственно непарнокопытным; у него третий палец развит значительно сильнее других и одет копытом. На передних конечностях — четыре пальца и на задних конечностях — три пальца. Однако можно указать еще более отдаленного предка лошади, которым является ранне-третичный фенакодус (*Phenacodus*) — животное около 60 см высоты; это — форма, близкая к первичным примитивным хищным, с зубами хищного типа (клыки и бугорчатые коренные) и с *пятипалыми конечностями* (рис. 267). Но и у фенакодуса уже наметилась

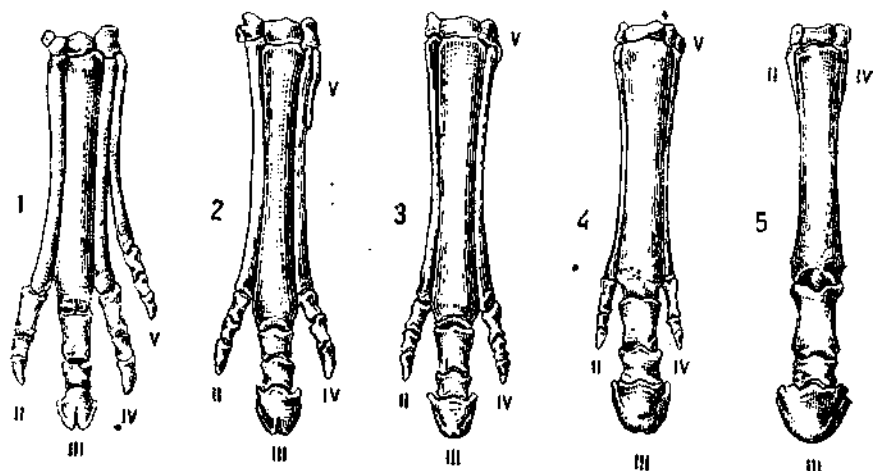


Рис. 266. Эволюция передней ноги лошади

1 — *Hyracotherium*; 2 — *Mesohippus*; 3 — *Aneitherium*; 4 — *Hipparion*; 5 — современная лошадь (одинаковыми римскими цифрами обозначены гомологичные пальцы)

некоторая специализация конечностей, а именно: ступал он на три пальца, а на среднем пальце было копыто.

Подобный же ряд изменений наблюдается в строении черепа и зубов лошади: от зубов, снабженных бугорками у *Hyracotherium*, до зубов современной лошади, чисто травоядного типа. Таким образом, сравнительно небольшое количество данных, взятых нами из палеонтологии, уже достаточно убедительно показывает, что палеонтологические факты играют чрезвычайно большую роль, с одной стороны, как факты, подтверждающие эволюцию органического мира, с другой — они дают возможность (вместе с данными сравнительной анатомии и эмбриологии) представить основные пути эволюции животного (а также и растительного) мира и понять некоторые закономерности эволюционного процесса. Даже то неполное число переходных форм, каким располагает современная палеонтология, дает возможность связать в происхождении весь животный мир в единое целое.

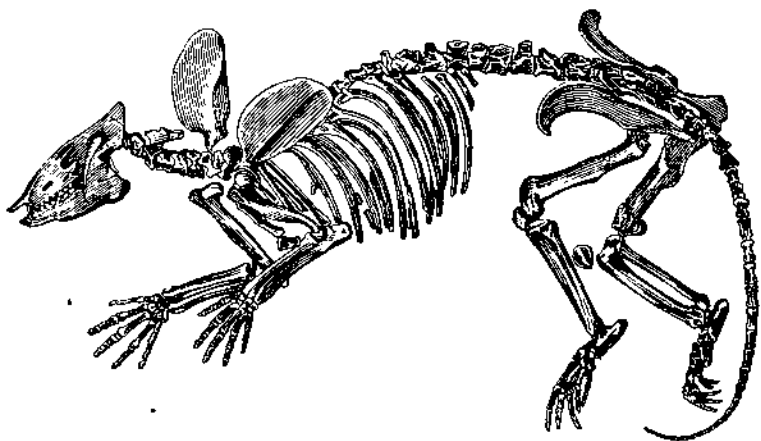


Рис. 267. Скелет фенакодуса

а для ряда современных специализированных форм довольно хорошо представить ход их эволюционного развития.

В связи с изучением палеонтологических данных обычно возникает вопрос о том, существуют ли какие-либо закономерности в отношении эволюции размеров животных. Широко распространенное убеждение в том, что животные прежних геологических периодов были наиболее крупными, что жизнь на земле «мельчает», это представление, конечно, неверно. Если мы проследим эволюцию какой-либо специализированной группы животных, то в пределах развития этой группы, по мере того как она достигала расцвета в том или ином периоде, мы наблюдаем обычно увеличение размеров животных, и, наоборот, исходные для данной группы формы отличаются малыми размерами. Мы видели это на примерах эволюции слона и лошади, то же можно сказать и о более обширных группах. Хвостатые амфибии в период своего расцвета были значительно более крупными, чем современные. Пресмыкающиеся достигали (динозавры и др.) в юрском периоде гигантских размеров. С другой стороны, первые млекопитающие были очень небольших размеров, и наиболее крупными являются современные млекопитающие (китообразные, слоны).

В связи с этим встает вопрос о причинах вымирания групп, часто занимавших господствующее положение. Вопрос этот очень сложный, и его нельзя исчерпывающе объяснять без разбора причин эволюционного процесса; этим мы займемся в главе о дарвинизме. Пока же отметим, что вымирание высокоспециализированных групп может быть понято лишь в связи с изменением условий, существовавших в разное время на земле, в связи с изменением климата, появлением и развитием других групп животных и т. п. Известную и большую роль при этом играет нарастающая специализация тех или иных форм, вследствие чего значительное изменение условий существования может быть губительно. Так, например, можно представить себе, что на вымирание крупных рептилий мелового периода оказали влияние

изменение климата и понижение температуры, поставившие «холоднокровных» рептилий в чрезвычайно невыгодные условия. Недаром современные рептилии — сравнительно мелкие животные в умеренных странах, а более крупных размеров достигают они в тропических областях (крокодилы, черепахи, удавы).

С другой стороны, то обстоятельство, что целый ряд форм сравнительно мало изменился в течение долгих геологических периодов, должно быть объяснено не тем, что им не свойствен процесс изменчивости, ведущий к появлению новых наследственных особенностей, но тем, что, находясь в обстановке, когда условия существования являются мало изменившимися (например условия морской жизни), новые, появляющиеся в процессе изменчивости, формы не давали преимуществ их обладателям в борьбе за жизнь.

ДАННЫЕ МОРФОЛОГИИ

Палеонтология дает нам обильный материал о прошлом органической жизни, выясняет путь, по которому шел процесс эволюции, и знание переходных форм, заполняющих пропасть между различными группами животного и растительного мира. Однако также большое значение в качестве доказательств эволюции имеют факты, показывающие единство организации различных животных, единство строения современных органических форм. Эти факты в изобилии дает нам тот отдел биологической науки, который носит название *морфологии*, и главным образом изучение *сравнительной анатомии* и индивидуального развития организмов — *эмбриологии*.

1. СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ

Вспомним, что в истории эволюционного учения большое значение имело установление факта единства организации животного мира. Хотя Кювье и возражал против эволюции и учения Сент-Илера о единстве плана строения всего животного мира, но он сам должен был признать единство организации в пределах типа.

В настоящее время сравнительная анатомия представляет собой очень сильно развившуюся ветвь биологии и дает для эволюционного учения очень большой материал, имеющий исключительное значение.

Сравнительное изучение строения органов животного в пределах различных групп — отрядов, классов и типов животного мира — приводит к ряду интересных и важных для понимания эволюции выводов.

Изучая различные органы животных, мы часто наблюдаем, что у самых разнообразных животных есть органы, выполняющие сходную функцию. Так, например, самые разнообразные животные приспособлены к летанию: насекомые (например бабочки), птицы, летающие драконы из пресмыкающихся, белка-летяга и др. (рис. 268). Однако для летания или планирования служат органы по самому своему строению и происхождению различные: у бабочки — это особые крылья, особые образования, развивающиеся на спинной стороне груди, у птицы — это измененные передние конечности, соответствующие передним конечностям других позвоночных, наконец, у летяги — это складки кожи, натянутые меж-



Рис. 268. Различные приспособления для планирования

1 — шерстокрыл (*Galeopithecus volans*); 2 — летучая белка (*Pteromys petaurista*); 3 — летун (*Petaurus sciuroides*); 4 — летающая рыба; 5 — летающий дракон (*Draco volans*); 6 — яванская летающая лягушка (*Rhacophorus reinwardti*).

ду передними и задними конечностями. Однако все эти органы приспособлены к аналогичной функции и потому называются *аналогичными*.

Другой пример подобной *аналогии* в органах животного представляют органы дыхания водных животных, которые обычно называют общим именем *жабры*. У рыб жабры представлены жаберными дужками, между которыми находятся жаберные щели, открывающиеся в глотку. На жаберных дужках сидят жаберные лепестки, в которых разветвляются капиллярные кровеносные сосуды (рис. 269).

Но жабры — органы водного дыхания — имеются и у многих беспозвоночных животных, например, у личинок водных насекомых, у ракообразных.

У личинок поденки жабры представляют собой особые пластинчатые придатки (рис. 269) на боках тела, в которые заходят разветвления трахей, у личинки стрекозы-коромысло (у различных видов) жаберные листочки помещаются внутри тела, в кишке.

В качестве еще одного примера аналогии органов возьмем аналогичные органы у растений. Лист обычно является органом, при помо-

щи которого происходит процесс питания растения, а именно усвоение углерода из углекислоты воздуха. Но вот перед нами целая группа растений — кактусов, у которых нет настоящих листьев и роль листа выполняется стеблем, который у многих кактусов приобретает листообразную форму.

Многие растения снабжены колючками и шипами, имеющими защитное значение в жизни растения. Но оказывается, что, тогда как у одних растений эти защитные органы представляют собой видоизмененные волоски, у других они представляют листья, у третьих — боковые побеги, т. е. они совершенно различны по своему происхождению.

Из всего этого следует, что на основании сходства по выполняемой функции и внешнего сходства органов нельзя судить о единстве происхождения данных органов, так как в процессе эволюции, в процессе приспособления к сходным условиям существования самые различные органы могут оказаться приспособленными к одной определенной функции, органы, ничего общего по происхождению не имеющие, и такое сходство ничего не дает для установления факта родства организмов, но имеет значение в том отношении, что показывает, какими различными путями осуществляется приспособление к среде в процессе эволюции.

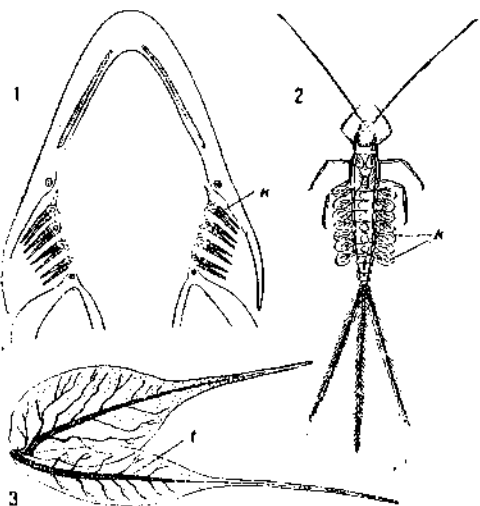


Рис. 269. Аналогичные органы

1 — жаберный аппарат рыбы; 2 — личинка полозника с жабрами; 3 — трахейная жабра личинки полозника; k — жабры, t — трахея

Гомологичные органы

Для установления единства строения имеет большое значение знакомство со строением таких органов, которые представляют собой органы, соответствующие друг другу по своему строению и развитию, хотя бы эти органы выполняли различные функции у различных животных. Такие органы называются *гомологичными*. Разберем несколько примеров гомологичных органов.

Передние конечности у различных позвоночных животных могут быть приспособлены к различным функциям. У одних животных они приспособлены для передвижения по земле, у других — для лазания (обезьяны), у третьих — для летания (птицы, летучие мыши), у четвертых — для плавания (киты, из птиц — пингвины), у пятых — для рытья (крот). Несмотря на столь различные приспособления, если мы обратим внимание на строение скелета, нетрудно установить, что передние конечности этих животных состоят из соответственных частей (рис. 270). Всегда можно различить три основных отдела: плечо, предплечье и кисть. В каждом из этих отделов мы находим соответствующие кости: плечевую — в плече, локтевую и лучевую — в предплечье, в кисти — запястные и пястные и фаланги пальцев

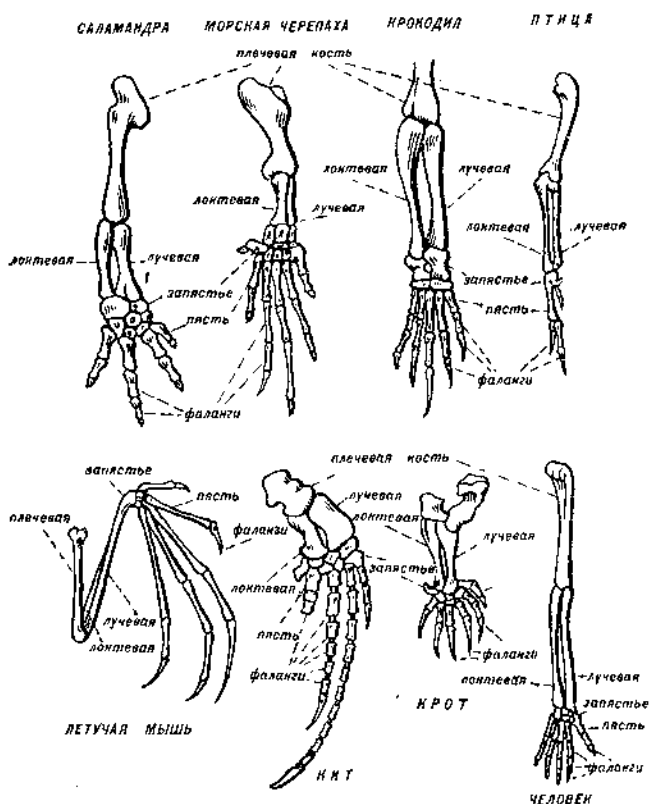


Рис. 270. Скелеты передних конечностей различных позвоночных: гомологичные органы

(рис. 270). Правда, наряду с этим имеются и отличия, связанные с приспособлением к различному образу жизни, заключающиеся или в уменьшении относительных размеров тех или иных отделов, или в отсутствии некоторых костей, или в числе пальцев (особенно, например, в кисти крыла птицы), но, несмотря на эти отличия, соответствие костных элементов этих конечностей настолько очевидно, что не оставляет никакого сомнения в единстве их происхождения от примитивной конечности общих предков современных наземных позвоночных. Все сказанное о передней конечности позвоночных относится также и к задней конечности различных животных. Однако, если мы сравним переднюю конечность какого-либо животного, например собаки, с задней конечностью этого животного, мы обнаружим между ними также определенное сходство в строении: плечу соответствует бедро; локтевой и лучевой костям — большая и малая берцовые, запястью — плюсна, пястью — предплюсна, а дальше идут фаланги пальцев. Таким образом, сходство в их строении будет, конечно, большое. Однако переднюю и заднюю конечности не следует называть гомологичными органами, так как они не развиваются одна вместо другой

из одинакового зачатка. Они являются лишь повторяющимися органами одной и той же особи. Такие органы принято называть *гомодинамичными*. К гомодинамичным органам можно отнести позвонки у позвоночных, переднюю и заднюю пару крыльев у насекомых, три пары их конечностей, повторяющиеся органы в сегментах дождевого червя и т. п.

Значение изучения
гомологичных органов
для эволюционного
учения

Сравнительное изучение строения животного имеет значение для установления большего или меньшего родства животных и выяснения их происхождения.

Конечно, сравнению подлежат в этом случае соответствующие гомологичные органы. Сравним, например (рис. 271), строение конечностей тапира, имеющего четыре пальца, носорога — с тремя пальцами и лошади, имеющей один палец. Сравнение кистевого отдела передней ноги этих животных показывает, что, несмотря на наличие различного количества пальцев, у них обнаруживается большое сходство, заключающееся прежде всего в том, что у тапира и у носорога большего развития достигает один палец, а именно, средний, соответствующий третьему пальцу пятипалой конечности (например человека). Это дает право считать этих животных близкими друг другу, отпоя их к непарнокопытным, тем более, что приведенные выше (стр. 376) данные о происхождении лошади показывают поразительное сходство в строении конечностей этих *родственников* лошади с ее *предками*, и, вероятно, такая форма, как, например, *Hyracotherium*, является не только предком лошади, но и других непарнокопытных — тапира и носорога. Из этого следует заключить, что наличие среди близких видов ряда переходов отнюдь не означает их происхождения друг от друга, но указывает на единство происхождения их от общих предков.

Приведенный выше пример сравнения конечностей непарнокопытных станет еще яснее, если мы сравним четырехпалую конечность тапира (рис. 271) с четырехпалой же конечностью свиньи. Различие сразу заметно, несмотря на то, что обе конечности четырехпалые: в конечности свиньи сильнее других развит не один третий палец, а два — третий и четвертый (рис. 272). Зато конечность свиньи и других парнокопытных дает нам также прекрасный ряд перехода от четырехпалой к двупалой ноге. На рисунке 272 дан этот ряд, образуемый конечностями свиньи, козули, быка и верблюда.

Мы остановили внимание на анализе строения конечностей позвоночных животных, но в такой же мере можно было взять и другие части скелета: череп, челюсти и зубы, позвоночник и пр. Сравнительная анатомия беспозвоночных также дает большой в этом отноше-

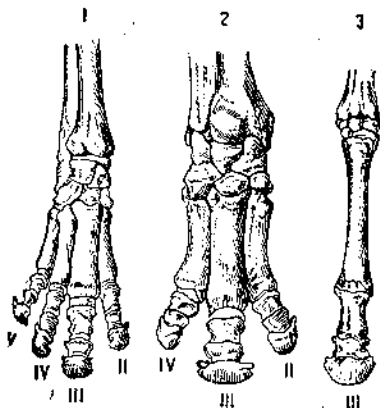


Рис. 271. Передние конечности: тапира (1); носорога (2) и лошади (3). Гомологичные пальцы обозначены одинаковыми цифрами

нии материал для установления единства происхождения тех или иных групп на основе гомологии соответствующих органов.

Рудиментарные органы

Особенно интересными фактами, показывающими наличие эволюционного процесса изменчивости видов, являются органы, которые в результате приспособления к среде регрессировали, но не исчезли совершенно, а сохранились в таком состоянии, в котором они никакого реального значения в жизни животного не имеют. Такие органы называются *рудиментарными*.

Примеров рудиментарных органов можно привести необозримое количество, так как любая специализированная, приспособленная к

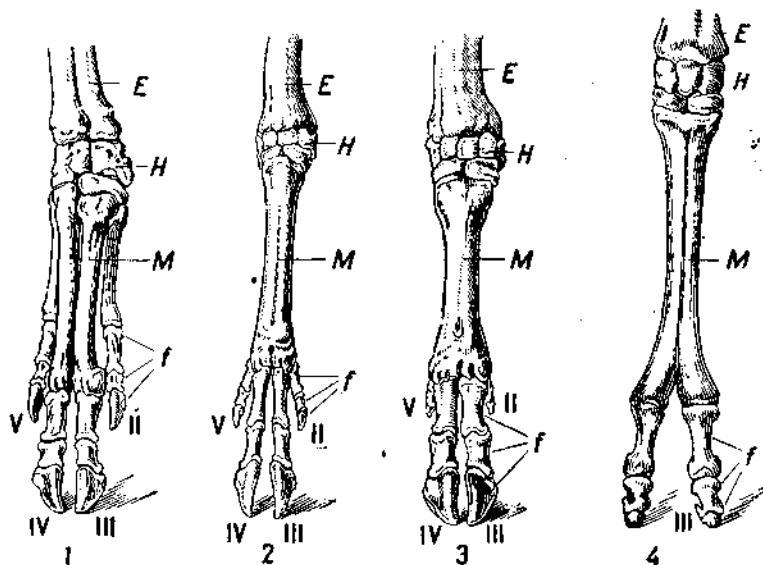


Рис. 272. Передние конечности: свиньи (1), косоули (2), быка (3) и верблюда (4)

Гомологичные пальцы обозначены одинаковыми римскими цифрами

определенным условиям форма обладает теми или иными признаками рудиментарного характера.

Выше мы уже обращали внимание, что в скелете конечностей непарнокопытных и парнокопытных исчезающие пальцы часто сохраняются в виде незначительного рудимента (грифельные косточки лошади, рис. 271). Таким же рудиментом являются второй и пятый пальцы в конечности быка (рис. 272), так как невозможно полагать, что они выполняют какую-либо функцию в организме. Из этих примеров нам особенно ясно, что рудиментарные органы представляют собой остатки органов, развитых и функционировавших у предков данных животных.

Рассматривая скелет крыла птицы (рис. 273), мы видим, что отдел этой передней конечности, соответствующий кисти, является очень сильно измененным: большая часть костей плеча и запястья слилась в одну кость (*scs*), из пальцев сохранился лишь второй, состоящий

из двух фаланг, а первый и третий сохранились в виде маленьких рудиментарных косточек (см. римские цифры на рисунке 273).

Интересные примеры рудиментарных органов дают животные, утратившие в процессе эволюции конечности. Так, у кита (рис. 274) в тазовой области наблюдаются три очень маленькие косточки, лежащие в слое подкожного жира и никакого значения не имеющие. Эти косточки есть рудимент и тазового пояса и задних конечностей.

Аналогичная картина наблюдается у питона. У него по бокам, возле заднепроходного отверстия, заметны два маленьких коготка, настолько незначительных по своим размерам, что о каком-либо значении этих коготков говорить не приходится. Эти коготки представляют собой наружные части рудимента задних конечностей. Под кожей можно обнаружить маленькие косточки — рудименты таза и конечности.

У беспозвоночных животных мы тоже можем найти большое количество рудиментарных органов. Например, у самки черного таракана имеются рудиментарные надкрылья.

Много рудиментарных органов и у человека, например: червеобразный отросток слепой кишки (то же у высших обезьян); копчиковый отдел позвоночника, зубы мудрости, мигательная перепонка во внутреннем углу глаза, рудиментарный волосной покров и др.

Наряду с органами, носящими вполне рудиментарный характер, необходимо отметить и наличие таких органов, которые не являются вполне нефункционирующими, но которые не являются необходимыми и полезными данному животному. Это — органы, как бы находящиеся на пути к полному превращению в рудиментарные. Таким

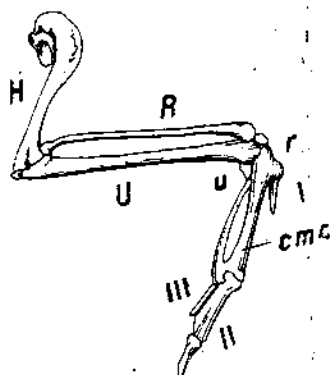


Рис. 273. Крыло голубя

Римскими цифрами обозначены рудименты пальцев

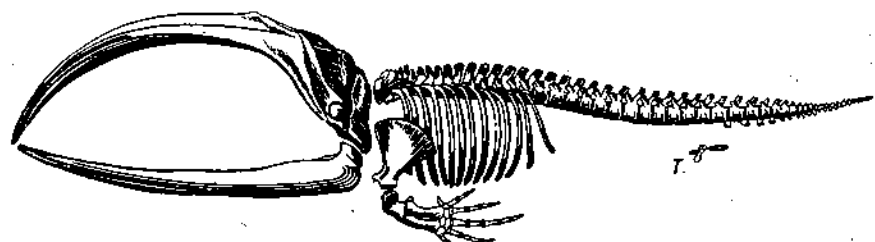


Рис. 274. Скелет кита. Т — Рудимент тазового пояса

образом, далеко не все в строении организма животного оказывается целесообразным и полезным. Имеется целый ряд особенностей, которые, не принося заметного вреда, по сути дела являются бесполезными и свидетельствующими лишь о пройденном пути в развитии вида.

Изучение палеонтологических данных и сравнительной анатомии дает, как мы видим, много фактов для доказательства эволюции и понимания эволюционного процесса, но часто этих данных бывает недостаточно для определения филогенетической связи между животными и выяснения происхождения той или иной группы. Палеонтологическая летопись не полна, многое не уцелело вовсе, многое не найдено, а сравнительная анатомия имеет дело со строением животного. Но мы знаем уже, что всякий организм проходит сложный путь развития, характеризующийся последовательно наступающими изменениями в его организации, сменой стадий в процессе эмбрионального развития.

Изучение эмбрионального, а отчасти и постэмбрионального развития, изучение онтогенеза имеет очень большое значение для понимания организации животного; оно дает очень много вместе со сравнительной анатомией и палеонтологией и для понимания эволюции органических форм.

*Сходство зародышей
на ранних стадиях
развития*

При изучении онтогенеза обращает прежде всего на себя внимание то обстоятельство, что на ранних стадиях развития различных животных мы часто обнаруживаем между ними значительное сходство, причем это сходство тем больше, чем более ранние стадии развития мы сравниваем. Уже это сходство ранних стадий онтогенеза является замечательным свидетельством единства происхождения.

Мы уже хорошо знаем, что в процессе полового размножения животное развивается из яйца. Несмотря на существование целого ряда отличий в строении яиц различных животных — различное количество желтка и развитие оболочек, — самый факт развития из яйца подчеркивает единство животного мира. Вспомним первые стадии развития: дробление, образование гастролы и бластулы. Этот процесс, несмотря на ряд отличий и особенностей у различных животных, представляет собой также замечательное единство. Однослойная и двухслойная стадии являются характерными для всех многоклеточных (гл. IX).

На более поздних стадиях развития выявляются и отличия в развитии различных групп животных, но для определенной группы животных, например позвоночных, мы можем проследить сходство и дальше. Так, у всех позвоночных животных происходит весьма сходно процесс закладки нервной трубки, хорды, образование мезодермы и т. д. На еще более поздних стадиях развития зародышей выявляются различия и среди позвоночных. На рисунке 275 изображены зародыши различных позвоночных животных на различных стадиях развития. Из сравнения зародышей верхнего ряда мы видим, что на ранней стадии развития зародыши рыбы, птицы, различных млекопитающих и человека очень сходны. Во втором ряду помещены зародыши на более поздней стадии, причем зародыш рыбы уже очень отличается от всех других, тогда как все другие зародыши, хотя несколько и больше отличаются друг от друга, однако все еще очень похожи. Наконец, в третьем и четвертом рядах — на еще более поздней стадии развития — уже проявляются значительные различия и между ними, причем особенно отличаются зародыши птицы.

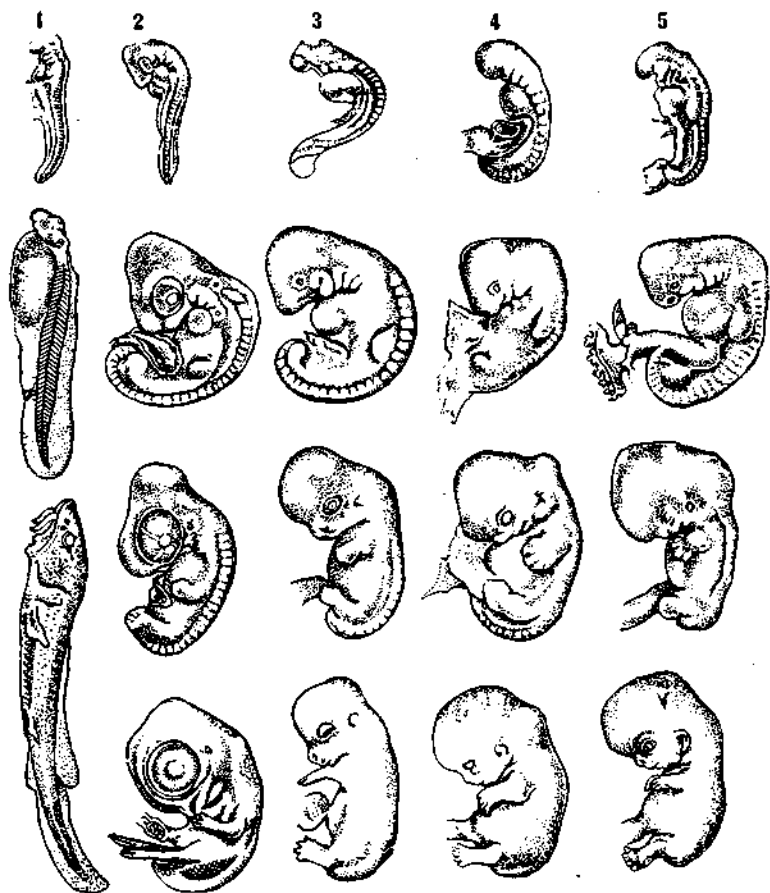


Рис. 275. Зародыши позвоночных на различных стадиях
1 — рыбы; 2 — птицы; 3 — морской сессии; 4 — амфибии; 5 — человека

Таким образом, сравнение эмбриональных стадий дает возможность судить и о большем или меньшем родстве различных форм.

*Биогенетический
«закон» Мюллера
и Геккеля*

Во второй половине XIX в. Ф. Мюллером и Э. Геккелем был формулирован «закон», гласящий в его краткой и общей форме, что «онтогенез есть краткое повторение филогенеза»; иначе говоря, что в процессе онтогенетического развития организм повторяет в сжатой форме черты строения предков.

В том виде, в каком этот закон был формулирован Геккелем и как он его понимал, это означало, что определенные стадии эмбрионального развития соответствуют и повторяют определенные этапы в развитии вида.

На каких данных, однако, основывались такие выводы Мюллера и Геккеля? Из того факта, что многоклеточное начинает свое существование с яйцевой клетки, Геккель усматривал в яйце повторение одноклеточной стадии в развитии вида. Бластула — однослойная ста-

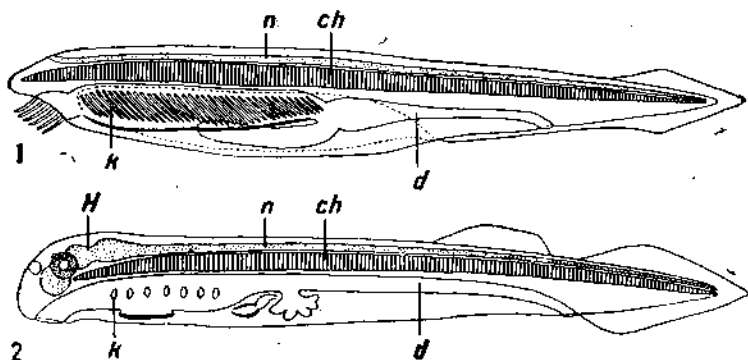


Рис. 276. 1 — ланцетник; 2 — зародыш рыбы

n — нервная трубка; *H* — головной мозг; *k* — жаберные щели; *ch* — хорда; *d* — кишечник

дия (стр. 208), по мнению Геккеля, представляет гипотетическую первичную форму многоклеточных и т. д. У зародышей позвоночных на ранних стадиях развития закладывается, как мы знаем, хорда, которая отсутствует у взрослых животных и замещается позвоночником. Наличие у зародыша хорды следует рассматривать с точки

зрения биогенетического закона как повторение раннего этапа в филогенезе позвоночных, когда их предки, подобно современному ланцетнику, имели хорду (рис. 276). Далее, у зародышей наземных позвоночных и у человека на ранних стадиях развития имеются хорошо заметные жаберные щели (рис. 277). Это значит, что на этой стадии зародышевого развития повторяется рыбообразная стадия предков позвоночных. Таких признаков на различных стадиях зародышевого развития, которые не имеют характера функционирующих зародышевых органов и которые могут быть объяснены повторением в онтогенезе различных этапов филогенетического развития, можно привести очень много и не только для эмбриональных стадий, но и для постэмбриональных. Так, стадия головастика с хвостом и жабрами у земноводных, например у тритона, может рассматриваться так же, как повторение в онтогенезе рыбообразной стадии предков, а гусеница бабочки или личинка жука — как червеобразная стадия предков насекомых.

Это повторение называют *палингенезом*, или *рекапитуляцией*, а признаки зародышей, которые повторяют признаки предков, — *палингенетическими*. Однако Геккелю было

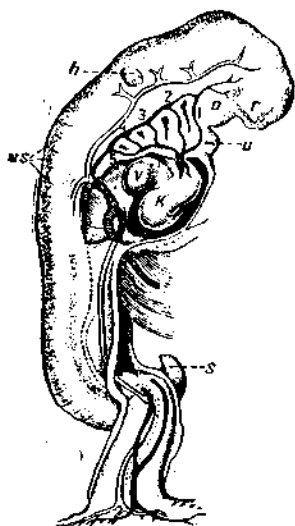


Рис. 277. Зародыш человека (вскрыт)

k — желудочек; *h* — предсердие; 1—5 — жаберные щели с артериальными дугами; *h* — слуховой пузырек; *ns* — мышечные сегменты; *s* — хвостовой конец

известно, что зародыши характеризуются не только такими палингенетическими признаками, но что повторение стадий эволюции предков, во-первых, проходит в сжатой форме, а во-вторых, нарушается вследствие различных причин. Нарушение палингенетического характера развития может зависеть от того, что у зародышей развиваются различные приспособления к зародышевому или личиночному образу жизни — особые органы, которые потом в дальнейших стадиях развития исчезают и которые никак не могут быть приписаны более или менее отдаленным предкам. Такие органы называются *ценогенетическими*. Так, например, таким ценогенетическим органом являются желточный мешок у мальков многих рыб, наличие присосок у головастика лягушки (рис. 278), стадия куколки в развитии насекомых со всеми характерными приспособлениями в окраске и т. п.

Особенно хорошие примеры ценогенеза дает развитие зародышей высших позвоночных. У млекопитающих и у птиц у зародыша развиваются оболочки — амнион и аллантоис, желточный пузырь, а у плацентарных млекопитающих — плацента, при помощи которой зародыш прикрепляется к стенке матки. В качестве ценогенетических признаков можно рассматривать и нагруженность яиц многих животных, особенно птиц, желтком и образование различных защитных оболочек яйца и т. д. Ценогенетические признаки, конечно, часто в довольно сильной степени нарушают проявление палингенетических признаков.

Другим важным фактором, нарушающим правильное повторение филогенеза в процессе онтогенетического развития, может быть ускорение или замедление в процессе закладки или развития тех или иных органов, так что органы филогенетически более молодые, оказывается, закладываются раньше или позже, чем более древние по своему происхождению.

Повторяем, что эти и некоторые другие нарушения палингенеза были известны Геккелю, и биогенетический закон поэтому был им формулирован более полно следующим образом:

«Развитие зародыша (онтогенез) есть сжатое и сокращенное повторение развития рода (филогения); и это повторение тем более полно, чем более сохраняется вследствие постоянной наследственности первичное развитие (палингенез); напротив, повторение тем более не полно, чем более введено вследствие изменяющегося приспособления позднейшее нарушающее развитие (ценогенез)».

Биогенетический закон Мюллера и Геккеля имел очень большое значение в разработке вопросов эволюции и в частности для установления на основании изучения эмбриональных стадий филогенетиче-

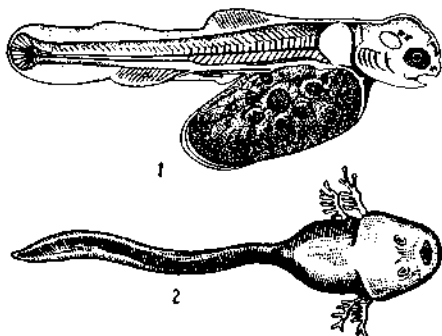


Рис. 278. 1 — малек рыбы с желточным мешком; 2 — головастики лягушки с брюшной створкой. Заметны органы прилипания

ских связей между различными формами. На странице 360 мы уже приводили примеры определения систематического положения некоторых форм на основании изучения стадий эмбрионального развития, и в частности было указано, каким образом на основании наличия хорды в личиночных стадиях оболочники (Tunicata), представляющие собой специализированную и уклоняющуюся группу, связываются в настоящее время в один тип с позвоночными животными.

*Критический анализ
биогенетического
закона*

Однако из этого не следует делать вывода, что биогенетический закон представляет собой во всех отношениях правильное обобщение. В той формулировке, в какой он был дан Геккелем и принимался и отчасти принимается и теперь многими биологами, биогенетический закон включает много неверного и требует весьма критического отношения, так как только в этом случае можно избежать крупных ошибок и в понимании онтогенеза и филогенеза.

Прежде всего следует иметь в виду, что онтогенез, индивидуальное развитие особи, и филогенез, эволюция вида, представляют качественно различные, противоположные процессы. В первом случае перед нами физиологический процесс, не выходящий за пределы развивающегося индивидуума, во втором — процесс исторический, и движущие причины этих двух процессов совершенно различны. Но, констатируя противоположность процессов онтогенетического и филогенетического развития, мы тем самым должны признать несводимость одного к другому, т. е. филогенез нельзя рассматривать как суммирование онтогенетических процессов многих поколений. Движущими причинами онтогенеза является, как мы видели выше, в главе X, взаимодействие наследственной внутренней структуры и плазмы клетки, взаимодействие клеток и условий развития. Движущие причины филогенеза иные, как мы увидим дальше. Борьба за существование в природе и естественный отбор являются основными факторами эволюционного процесса в органическом мире. Поэтому сведение филогенеза к суммированию онтогенетических процессов представляет собой грубое механистическое извращение, противоречащее правильному диалектико-материалистическому пониманию природы.

Однако, говоря о различии и противоположности процессов онтогенеза и филогенеза, можно сделать другую ошибку — метафизически оторвать их друг от друга, рассматривать их как независимые процессы, не влияющие взаимно друг на друга. В действительности имеют место единство и взаимопроникновение этих противоположных процессов. В самом деле, процесс филогенеза возможен и объясним лишь постольку, поскольку имеет место процесс наследственной индивидуальной изменчивости. Из главы XIII нам уже известно, что именно мутации, происходящие в половой клетке, по существу в самом начале онтогенеза являются теми изменениями наследственной структуры, которые влияют на изменение признаков, вследствие чего возникает неоднородность особей данного вида или разновидности. Таким образом, мутации, возникающие во время онтогенеза, дают материал для естественного отбора в борьбе за существование. Характерные особенности на различных стадиях онтогенеза, также как и новые мутационные изменения, зависят от наследственной структуры — генотипа. Но тот или иной генотип сохраняется в природе в ре-

результате выживания одних и вымирания других, т. е. в результате естественного отбора, а тем самым процесс филогенеза влияет на характер онтогенеза следующих поколений. Вот каким образом следует представлять себе взаимоотношение между онтогенезом и филогенезом в органическом мире.

Как же с этой точки зрения следует рассматривать биогенетический закон в том виде, как он был формулирован Геккелем и как его понимают многие биологи? Бесспорно, что у Геккеля нет метафизического разрыва между онтогенезом и филогенезом, но его понимание взаимоотношения между этими двумя процессами является, конечно, механистическим сведением филогенетического процесса, процесса исторического, к суммированию онтогенетических процессов. Следует иметь в виду, что Геккель, работавший после выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина, принадлежит к числу первых биологов последарвиновского периода, воскресивших Ламарка (Спенсер, Геккель и др.). Геккель принимал многие из положений Ламарка, пытался сочетать ламаркизм с дарвинизмом. Он придавал большое значение «прямому приспособлению» к окружающей среде в процессе эволюции, говоря, что «каждый организм может испытывать благодаря взаимодействию с окружающим миром изменения нутритивного характера, которые проявляются непосредственно в образовании его собственной формы в качестве прямого приспособления». В другом месте он придает большое значение непосредственному влиянию внешних условий и упражнению и неупражнению органов. Таким образом, Геккель, подобно Ламарку, признавая наследственной изменчивость в течение онтогенеза, придавал большое значение приспособительной изменчивости (прямое приспособление).⁹ Хотя он и принимает дарвинову теорию (естественный отбор), но мы увидим далее из изложения этой теории и ее анализа, что Геккель стоит ближе к Ламарку, чем к Дарвину, главным образом в понимании процесса изменчивости.

В свете этих общих взглядов Э. Геккеля на эволюционный процесс нетрудно показать, что биогенетический закон в его понимании представляет отражение его, ламаркистских, взглядов. В самом деле, эволюцию Геккель представляет себе в виде «надставок» (по выражению А. Н. Северцова). В процессе существования индивидуума в результате *приспособительной* изменчивости под влиянием среды происходит изменение тех или других органов. Наследственность определяет, что в онтогенезе будущих поколений к прежним стадиям развития прибавится еще одна, конечная.

До приобретения изменения органа ряд эмбриональных стадий, от яйца до взрослого состояния, сменяющих одна другую в развитии данного органа, можно представить себе схематически так:

$$B_1 \rightarrow B_2 \rightarrow B_3 \rightarrow B_4 \rightarrow B_5 \rightarrow B_6 \rightarrow B,$$

причем В — означает взрослое состояние. После изменения органа В в B_1 , процесс развития в онтогенезе потомков пойдет по схеме:

$$B_1 \rightarrow B_2 \rightarrow B_3 \rightarrow B_4 \rightarrow B_5 \rightarrow B_6 \rightarrow B \rightarrow B_1,$$

т. е. прежнее состояние органа В уже не конечная, но предшествующая стадия до окончательного формирования органа в B_1 . Если даже представить себе дальнейшее изменение органа B_1 в B_2 , B_3 и т. д.,

то нетрудно понять, как представлял себе Геккель палингенез — повторение в онтогенезе стадий филогенетического развития. Важнейшим моментом при этом является признание того, что новый признак возникает в виде надставки над прежним состоянием органа, а это прежнее состояние становится предшествующей стадией онтогенеза. Но различные цепогенезы нарушают правильное повторение в онтогенезе признаков предков. Это, согласно Геккелю, можно объяснить или приспособлениями, развивающимися не у взрослого организма, а у зародыша под влиянием условий, вследствие чего какая-нибудь стадия онтогенеза оказывается измененной, или происходит изменение во времени закладки данного органа — ускорение или замедление (гетерохрония), или изменяется место закладки органа (гетеротопия).

Биогенетический закон неоднократно подвергался критике со стороны многих биологов, из которых для нас представляют большой интерес взгляды академика А. Н. Северцова, который разработал свою теорию о *филэмбриогенезах*. Он полагает, что наряду с палингенезами — повторением признаков взрослых предков — и цепогенезами имеет место еще один процесс, который нарушает в значительной степени палингенетический характер онтогенеза. Этот процесс, по А. Н. Северцову, заключается в том, что имеют место и такие эмбриональные изменения, которые не только изменяют те или иные органы зародыша, но влекут за собою и изменение этого органа во взрослом состоянии. Эти *филэмбриогенезы* могут происходить на различных стадиях эмбрионального развития: то на очень ранних, то на более поздних, и в зависимости от этого имеет место большее или меньшее извращение палингенеза. Надо заметить, что Северцов и другие ученые, ставшие на эту точку зрения, считают филэмбриогенезы наиболее распространенным способом образования новых признаков.

Нам кажется целесообразным сопоставить взгляды А. Н. Северцова на филэмбриогенезы со взглядами некоторых биологов и в частности Моргана, которые не противоречат взглядам Северцова, но существенно их дополняют и конкретизируют. Морган совершенно справедливо указывает, что наследственные изменения происходят исключительно в зародышевой плазме, т. е. связаны с изменением генотипа половой клетки. «Установлено, — пишет он, — что любое независимое изменение, происходящее в зародышевой плазме, невзирая на причины его, может оказать свое влияние на любую стадию развития возникающей из нее особи». Действительно, всегда наследственное изменение связано с изменением генотипа половой клетки; это хорошо известно. Но это изменение генотипа может оказывать изменяющее влияние на различные стадии онтогенеза. С этой точки зрения филэмбриогенезы Северцова, возникающие на той или иной стадии развития, есть результат еще ранее возникшего изменения генотипа. Если так, то эволюция путем надставок вряд ли имеет место, так как проявление мутации, в зависимости от того, какого признака касается, может происходить также к концу онтогенеза.

Как же объяснить палингенезы с этой точки зрения, которая по существу отрицает биогенетический закон в геккелевской формулировке? Что остается от биогенетического закона, и отражает ли онтогенез в той или иной мере пройденные в процессе филогенеза этапы?

развития? Факты, исходя из которых Геккель формулировал биогенетический закон, все же верны. Неверно только их толкование. У зародыша млекопитающего на ранней стадии развития действительно имеются жаберные щели, и не только жаберные щели, но и двухкамерное сердце и соответствующее расположение кровеносных сосудов (рис. 277), т. е. такое состояние этих органов, на основании которого можно судить о том, что предки млекопитающих были водными животными и что они связаны с рыбами единством происхождения. Не надо понимать все сказанное выше о биогенетическом законе так, что в онтогенезе не сохранились признаки, свидетельствующие о прошлом вида. Верно то, как утверждал в свое время Карл Бэр, что зародыш в своем развитии *не повторяет* стадии *взрослых* предков (в данном случае тех первичных форм, от которых произошли наземные позвоночные), но в онтогенезе *сохранились* эмбриональные стадии, общие и рыбам и млекопитающим. Жаберные щели зародыша позвоночного надо сравнивать не с жабрами рыб, а с жаберными щелями зародышей рыб.

Надо понимать поэтому процесс таким образом, что возникавшие филэмбриогенезы, обусловившие переход к наземному образу жизни, филэмбриогенезы, которые зависели от изменений в наследственном веществе, эти филэмбриогенезы не изменили ранней стадии развития, а проявились позже. Таким образом, верно замечает Морган, что «эта стадия развития встречается просто потому, что она никогда не была утрачена ими».

Но можно представить себе процесс и так, что вследствие происшедшей мутации в наследственной плазме это изменение вызывает филэмбриогенез на очень ранней стадии развития, что может зависеть от самого характера происшедшей мутации, которая отнюдь не носит приспособительного, адекватного среде характера.

В таком случае прежние этапы филогенетического развития окажутся снятыми в онтогенезе.

Таким образом, становится совершенно ясным, почему биогенетический закон, заключающий неправильное освещение проблемы, оказал большое влияние и имел практическое значение. В настоящее время изучение онтогенеза дает много для понимания филогенеза и установления филогенетических связей между группами и приводит к тем более верным выводам, чем лучше мы поймем и изживем ламаркистский характер биогенетического закона Мюллера — Геккеля.

Таким образом, из анализа тех данных, которые дают палеонтология, сравнительная анатомия и эмбриология для понимания эволюционного процесса, ясно, что правильное решение вопросов эволюции животного и растительного мира, выяснение происхождения той или иной группы, установление филогенетических связей между различными группами и, в известной мере, выяснение характера эволюционного процесса — могут быть осуществлены лишь применением методов этих трех биологических дисциплин. Но было бы ошибочно думать, что так называемый тройной метод эволюционной морфологии достаточен для разработки всех сложных проблем эволюционного учения. Эволюционное учение является широчайшим обобщением биологии, и понимание эволюционного процесса немыслимо без снате-
данных самых разнообразных биологических дисциплин: кроме па-

леонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии, еще и в значительной мере — систематики, биогеографии, цитологии, физиологии, генетики и механики развития.

ДАННЫЕ ЗООГЕОГРАФИИ

Зоогеография представляет собой чрезвычайно интересную дисциплину, занимающуюся изучением распространения животных на земном шаре, и вместе с фитогеографией, географией растений, входит в более общую науку — биогеографию. В настоящей главе мы остановим внимание на том, что дает для эволюционного учения зоогеография.

Необходимо заметить, что зоогеографические данные имели большое значение в развитии эволюционного учения. Как известно, решающую роль в формировании эволюционных воззрений Дарвина сыграло его пятилетнее путешествие на корабле «Бигль», причем именно факты распространения животных особенно обращали на себя внимание Дарвина наряду с обнаруженными им палеонтологическими фактами. «Путествуя на «Бигле» в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами, касавшимися распределения органических существ в Южной Америке, и геологическими отношениями между прежними и современными обитателями этого континента. Факты эти, казалось, бросали некоторый свет на происхождение видов», — так начинает Дарвин свое «Происхождение видов». На этих-то фактах, имеющих такое большое значение для эволюции, мы и остановим прежде всего наше внимание.

Распространение видов

Прежде всего необходимо отметить, что каждый вид животного имеет определенные границы распространения. Мы не говорим о видах, жизнь которых тесно связана с человеком и его культурой (домашние животные, крысы и др.), которые являются космополитами и распространились по всему земному шару. Дикие виды имеют, как принято говорить в зоогеографии, определенный *ареал распространения*. Волк, лиса, заяц-беляк, тигр и т. д. имеют определенные области распространения, за пределами которых они не встречаются, занимая в пределах своего ареала распространения определенные места (леса, луга, озера и т. п.), или *станции*. Но при этом некоторые виды имеют не сплошные ареалы распространения, а разделены теми или иными естественными преградами на отдельные *популяции*. Так, например, известная всем биологам мушка-дрозофила, живущая в Америке, живет и в южной части Европы (Крым, Северный Кавказ). Вид, таким образом, оказывается разделенным на части большими пространными. Заяц-беляк живет на севере и в Альпах и т. п. Однако для большинства видов характерны сплошные ареалы распространения.

Часто виды, имеющие достаточно широкий ареал распространения, распадаются на отдельные географические расы, для каждой из которых характерна также определенная область распространения. Таковы, например, обыкновенная красная лисица и среднеазиатская караганка, бенгальский и амурский тигры и т. д. Между географическими расами, если они не разделены какими-либо естественными преградами, существуют переходные формы.

Наличие географических рас может быть объяснено исключительно с эволюционной точки зрения, причем вовсе не тем, что виды, занимая различные климатические области, подвергаются в массе непосредственному изменяющему влиянию внешних условий, как это думают некоторые, не отделавшиеся от ламаркистских заблуждений, зоогеографы.

Образование географических рас следует объяснить тем, что вид, расселяясь, занимает новые территории, характеризующиеся иными условиями, не только физико-географическими, климатическими, но и иными биологическими условиями, иным сообществом животных и растений, а стало быть, и иными условиями борьбы за жизнь. Образование географических рас и разновидностей обуславливается более или менее значительной изоляцией мигрировавшей, занявшей новые территории части вида. В этой обстановке иначе складывается процесс борьбы за существование, и в результате закрепляются естественным отбором те или иные отличия, характеризующие данную расу. По существу в процессе образования рас следует видеть начальный процесс разделения вида на две и больше ветвей, которые в дальнейшем, при наличии соответствующих условий, могут привести к образованию новых видов, особенно в том случае, если имеет место достаточная изоляция этих рас одна от другой. В этом отношении интересный пример приводит Плате. Каменный козел живет в шести различных изолированных друг от друга горных районах (Кавказский хребет, Армения, Абиссиния, Гималаи, Альпы и Пиренеи), образуя шесть отличающихся друг от друга географических рас. Плате объясняет это тем, что в ледниковом периоде существовал один вид, широко распространенный, а затем после отступления льдов и потепления вид разбился на несколько частей, сохранившись в горных районах в подходящих климатических условиях. Наличие современных отличий между расами есть результат независимой эволюции в каждой изолированной области. Приведенный пример показывает, какое громадное значение в процессе возникновения разновидностей, а затем и новых видов имеет географическая изоляция.

В соответствии с приведенными фактами находится, конечно, и то, что близкие виды, принадлежащие к одному роду, занимают различные области. Это объясняется тем, что они происходят от одного вида и возникли вследствие миграции с последующей изоляцией. Кроме того, заметим, и это нам понадобится в дальнейшем, при обсуждении теории естественного отбора, что невозможно представить себе существование двух очень близких видов, имеющих общий ареал распространения и занимающих те же стадии (например смешанный лес), так как они пуждались бы в очень сходных условиях существования, и это неизбежно должно было бы привести к вытеснению одного вида другим.

*Зоогеографические
области*

Вся суша земного шара (материка и острова) по распределению фаун может быть разделена на ряд зоогеографических областей с характерной для них фауной. Различают следующие области (рис. 279).

1. Европа, большая часть Азии (до Гималайского хребта), северная часть Африки и прилегающие к этим материкам острова составляют *Палеарктическую область*.

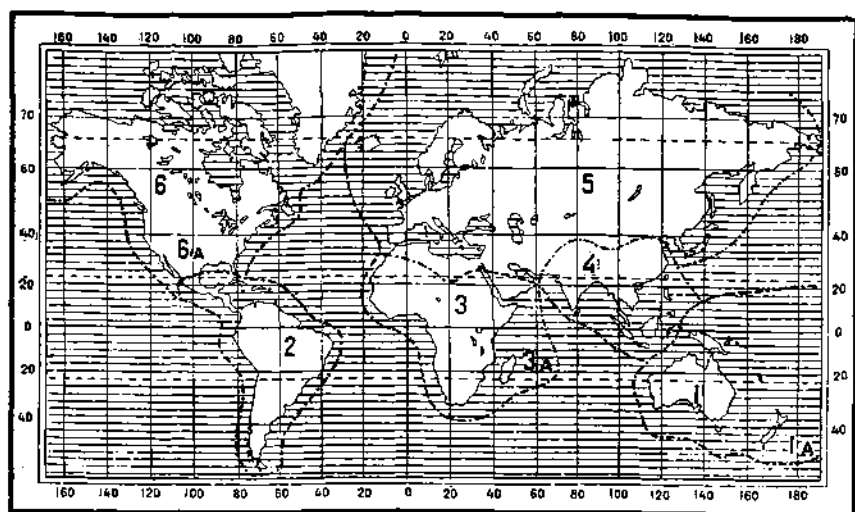


Рис. 279. Карта зоогеографических областей

1 — Австралийская; 1А — Новозеландская подобласть; 2 — Неотропическая; 3 — Эфиопская; 3А — Мадагаскарская подобласть; 4 — Восточная; 5 — Палеарктическая; 6 — Неарктическая; 6А — Сонорская подобласть

2. Северная Америка с Гренландией и прилегающими островами составляют *Неоарктическую область* с Сонорской подобластью.

3. *Эфиопская область* занимает всю Африку, кроме северной части с островом Мадагаскаром, выделяемых в особую подобласть.

4. Индостан, Индо-Китай и Малайский архипелаг составляют *Восточную область*.

5. Южная Америка и Средняя Америка составляют *Неотропическую область*.

6. Австралия с Новой Зеландией, Новой Гвинеей и прилегающими островами составляет *Австралийскую область* с Новозеландской подобластью.

Значение сравнения
фаун географических
областей для эволю-
ционного учения

Не будем останавливать внимания на характеристике фаун каждой из этих зоогеографических областей — это дело специального курса зоогеографии. Отметим лишь некоторые замечательные черты сходства и отличия между этими фаунами, черты, которые для нас более интересны с точки зрения эволюционного учения.

1. При сравнении фауны Палеарктической области с Неарктической (см. карту) обращает внимание следующее любопытное обстоятельство. Среди представителей фауны этих областей мы находим очень большое количество близких видов, в особенности в северных частях той или другой области. Имеется даже целый ряд общих форм, например: белый медведь, северный олень, песец, лось, рысь и др. Европейской лисице соответствует другой вид американской лисицы, бурому медведю Палеарктической области — американский гризли, американскому бизону — близкий ему зубр, почти вымерший (сохранилось только несколько экземпляров; рис. 280 и 281). Наряду с

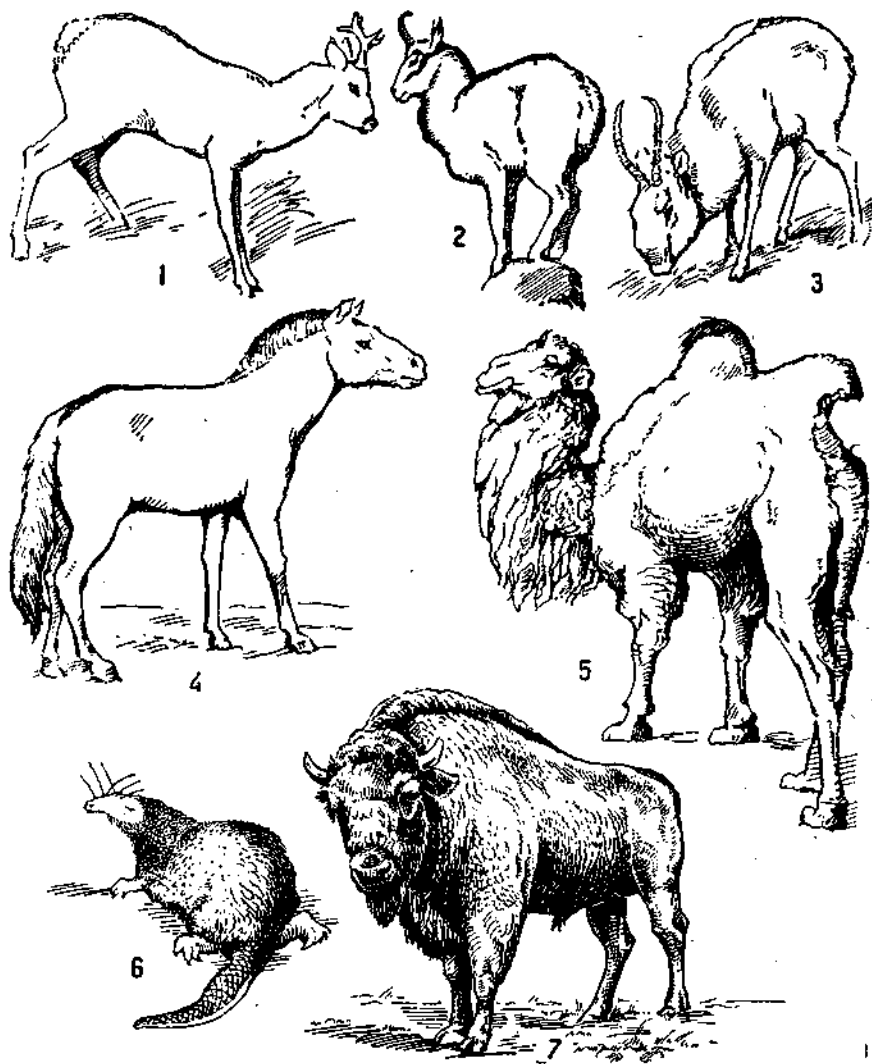


Рис. 280. Представители фауны Палеарктической области (отчасти по Вобриному)
1 — косуля; 2 — серва; 3 — сайга; 4 — дикая лошадь; 5 — двугорбый верблюд; 6 — выхухоль; 7 — аубр

этим следует отметить и наличие в каждой из этих областей некоторого количества особенных видов. Так, например, в Америке нет верблюдов, а в Европе отсутствуют формы, близкие к американскому онцебыку, и т. д.

Но и в этом случае все же следует отметить не такое уж большое отличие, если исключить немногие южные формы, проникшие из Южной Америки в Северную.

Как объяснить этот сходный характер фауны, принимая во внимание, что эти области изолированы одна от другой морем, и как, с дру-

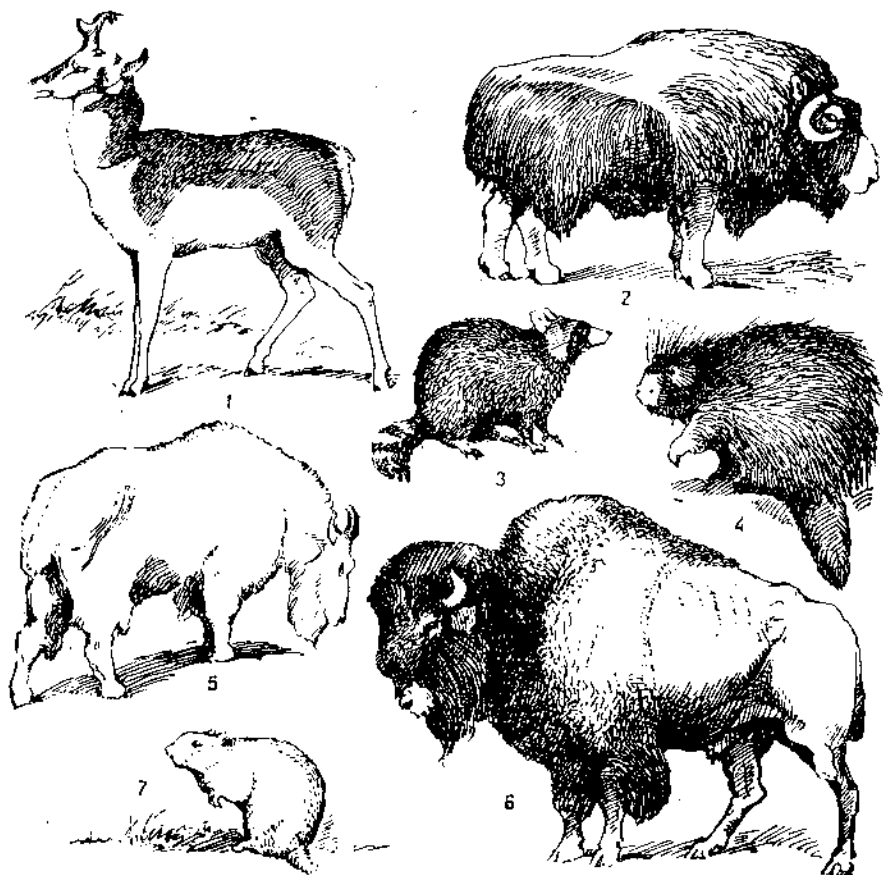


Рис. 281. Представители фауны Неоарктической области (по Бобринскому)

1 — викунья; 2 — мускусный овцебык; 3 — енот; 4 — древесный динобраз; 5 — снежная кошка; 6 — бизон;
7 — луговая собачка

гой стороны, объяснить сравнительно большое отличие между фауной Южной и Северной Америки? Ответ на этот вопрос дает историческая геология. Есть основания полагать, что еще в ледниковую эпоху четвертичного периода, т. е. сравнительно совсем недавно, Северная Америка и Азия были соединены друг с другом в один материк при помощи так называемой Беринговой суши (рис. 282) на месте Берингова моря, а Южная Америка была в третичном периоде, и, по-видимому, в течение довольно долгого времени, отделена от Северной Америки, и долгое время фауны Южной и Северной Америки развивались в условиях изоляции, чем и объясняется их большое отличие.

2. Животный мир Неотропической области (Южная Америка) представляет большой интерес благодаря своеобразию фауны этой области.

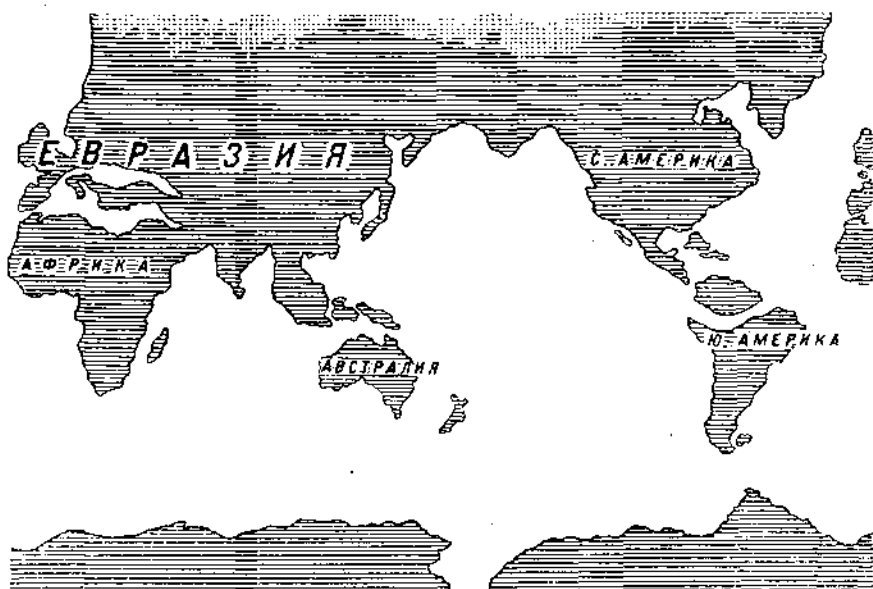


Рис. 282. Карта очертаний материков во время среднего и верхнего миоцена (по Бобринскому)

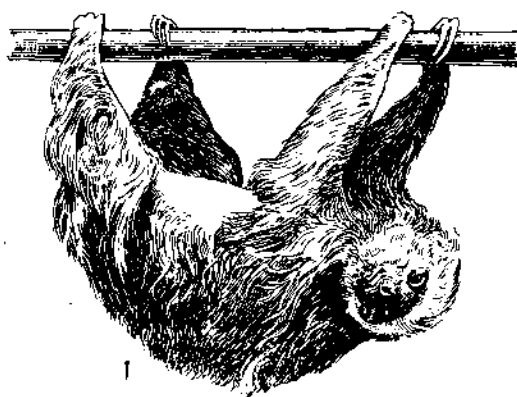
Наиболее характерными формами для Южной Америки являются представители отряда неполнозубых (рис. 283), к которым относятся броненосцы, муравьеды, ленивцы. Неполнозубые в настоящее время встречаются, кроме Южной Америки, только (броненосцы) в южных частях Северной Америки, куда они могли мигрировать из Южной. Таким образом, неполнозубые являются *эндемичными формами* Южной Америки.

Эндемичными видами называются такие, которые нигде больше не встречаются, кроме данной области или иной изолированной территории. Южноамериканские обезьяны также представляют особую эндемичную группу широконосых обезьян, отличающуюся от узконосых обезьян Старого Света. Наличие еще целого ряда эндемичных форм (различные грызуны, птицы (колибри) и др.) при отсутствии в составе фауны форм, близких к видам, населяющим другие области, заставляет поставить вопрос о том, что же является причиной этого своеобразия. Есть основания полагать, что Южная Америка очень давно потеряла связь с другими материками, и поэтому очень долгое время эволюция животных форм шла независимо и привела поэтому к иным результатам.

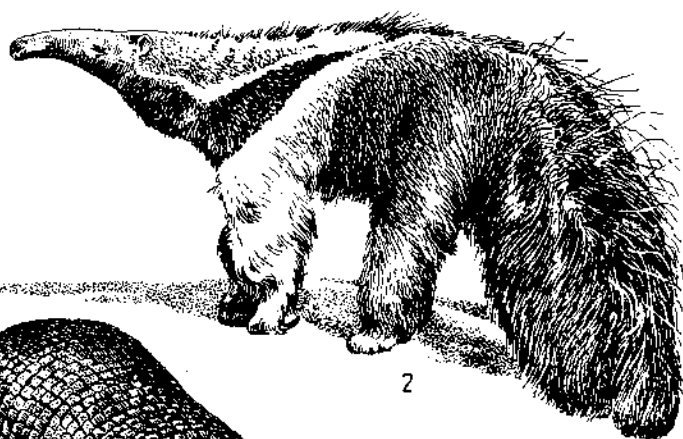
3. Особенно интересна фауна Австралийской области. Из млекопитающих здесь мы находим представителей двух низших отрядов — однопроходных и сумчатых. Однопроходные (утконос и ехидна) (рис. 284) — примитивные, кладущие яйца млекопитающие — встречаются только в Австралии. Они представляют собой не только эндемичную группу, но и являются *реликтовыми* формами, т. е. предста-

вителями отряда когда-то обширного вида, затем исчезнувшего всюду и сохранившегося лишь в числе немногих видов, как живое свидетельство прошлого, млекопитающих. Собственно реликтовым ха-

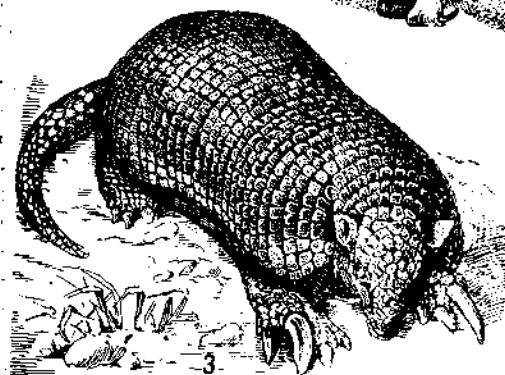
рактером отличается вся фауна Австралии. Помимо однопроходных, из млекопитающих имеются только сумчатые в довольно большом количестве видов (рис. 285 и 286). Среди них есть и хищные и травоядные сумчатые. Сумчатые в небольшом числе видов встречаются еще только в Южной Америке. Так же своеобразна в Австралии и фауна птиц. Любопытно, что фауна Новой Зеландии существенно отличается от



1



2



3

Рис. 283. Представители фауны Центронической области

1 — двупалый ленивец; 2 — гривистый муравьед; 3 — броненосец

фауны Австралии и характеризуется отсутствием млекопитающих и своеобразными представителями птиц (бескрылый киви) и пресмыкающихся (Hatteria). Особенность австралийской фауны объясняется, повидимому, тем, что Австралия очень давно, на заре развития фауны

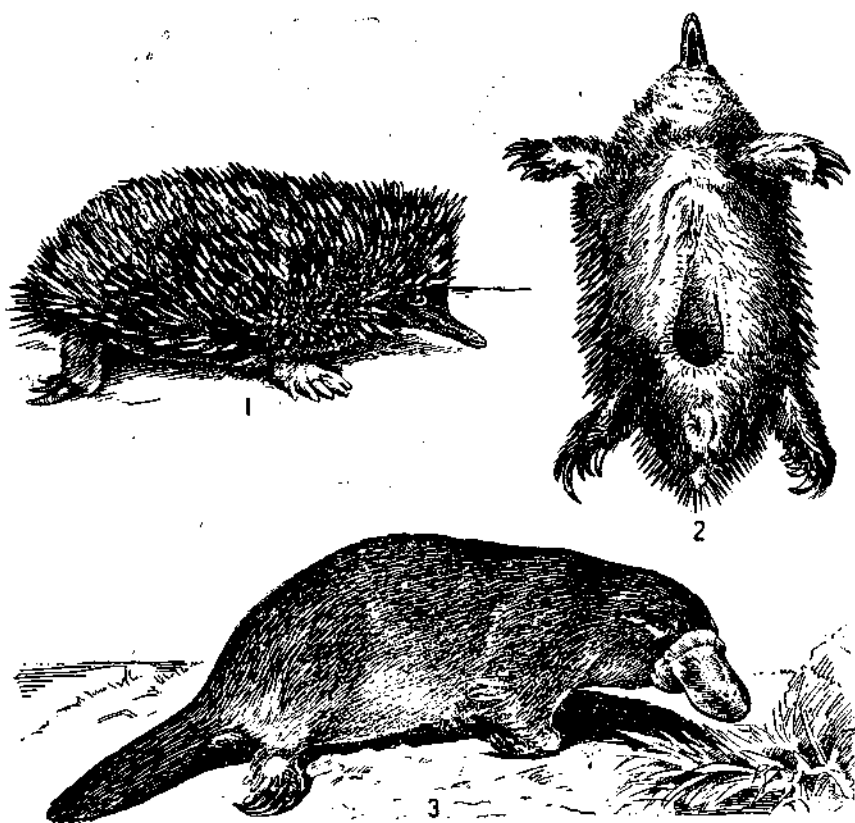


Рис. 294. Австралийские однопроходные

1 — ехидна; 2 — утконос с брюшной стороны — видны сумка и клоака; 3 — утконос

млекопитающих, была соединена с другими материками, в частности с Южной Америкой, затем отделилась и с тех пор остается отделенной морями от соседних материков. Возможно, что еще раньше чем в Австралии появились млекопитающие, мигрировавшие сюда с других материков, Новая Зеландия отделилась от Австралии.

4. Вблизи Африканского материка расположен большой остров Мадагаскар. Несмотря на относительную близость к матерiku, этот остров характеризуется своеобразной фауной, богатой также эндемичными формами. Так, здесь богато представлены полуобезьяны лемуры, причем они иные, чем немногие виды, встречающиеся на материке (рис. 295). Зато здесь отсутствуют очень многие животные Африканского материка. Причина — Мадагаскар очень давно, вероятно в первой половине третичного периода, отделился от материка.

Этих немногих примеров, пожалуй, достаточно для того, чтобы прийти к заключению, что единственным возможным объяснением свое-

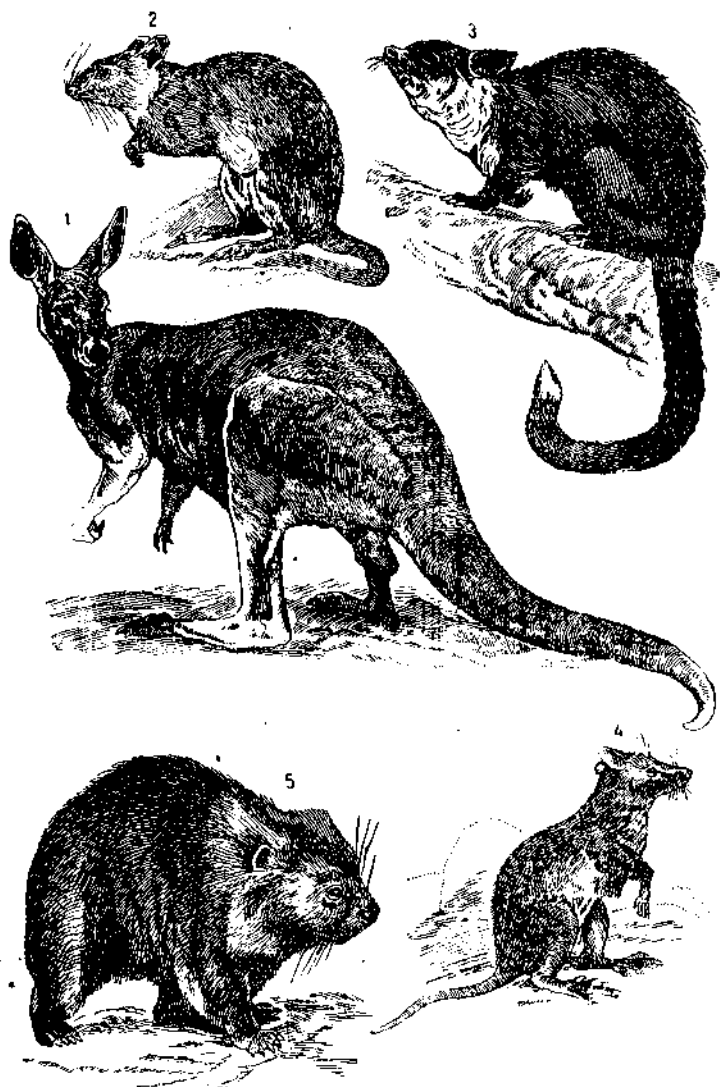


Рис. 285. Сумчатые Австралии

1 — желопишский кенгуру; 2 — древесный кенгуру; 3 — кенгуровая крыса; 4 — динго и 5 — womba

образия фаун различных зоогеографических областей является возникновение изоляции или, наоборот, установление связи между материками, и, определяемое изоляцией, независимое эволюционирование фауны соответствующего материка. Кроме того, зоогеографические данные показывают, какое громадное значение имела, предшествовавшая изоляции, миграция животных с одного материка на другой. Независимая (вследствие изоляции) эволюция видов приводит к наличию в настоящее время на этих материках эндемичных форм. С другой

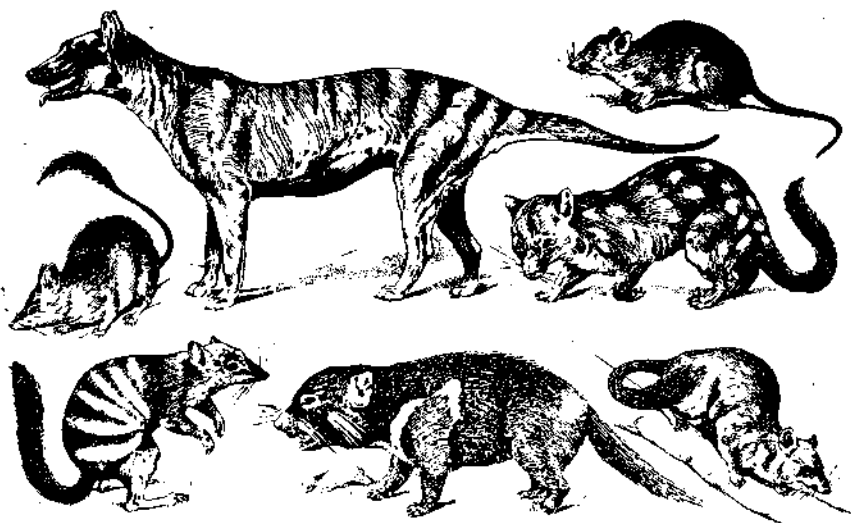


Рис. 286. Хищные сумчатые Австралии

стороны, зоогеографические данные показывают, что темпы эволюции различны в различных областях для различных групп животных; пример: австралийская фауна млекопитающих, носящая реликтовый и примитивный характер.

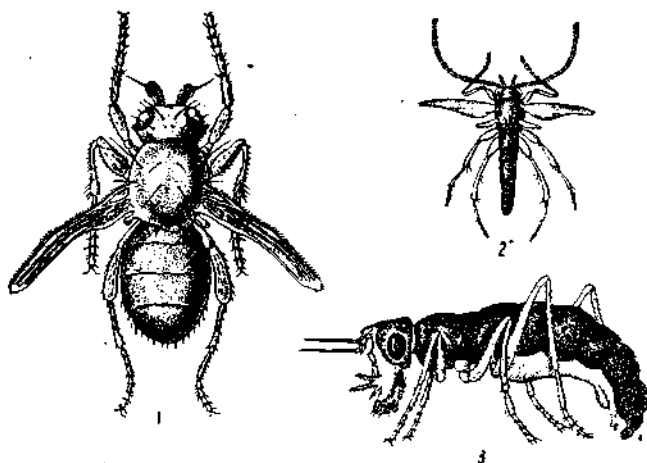


Рис. 287. Бескрылые насекомые с Кергуэльских островов (по Гольдшмидту)

1 и 3 — жуки, 2 — бабочка

*Фауна океанических
островов и изолиро-
ванных водоемов*

Выше мы рассмотрели своеобразие фауны таких островов, как Мадагаскар или Новая Зеландия, но эти острова все-таки когда-то, хотя и очень давно, были соединены суши с материком. Однако еще больший интерес представляет собой фауна океанических

островов вулканического происхождения, которые никогда не были соединены с материками, например Галапагосские, Бермудские острова и многие другие. Если исключить имевший место завоз сюда человеком тех или иных животных, то фауна таких островов лишена совершенно млекопитающих, земноводных и состоит главным

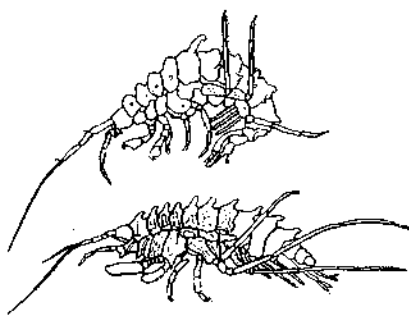


Рис. 288. Бокоплавы из озера Байкал.

образом из птиц и насекомых и вообще животных, которые могли или залететь или были как-либо случайно занесены с материка плавающими предметами. Фауна эта всегда носит эндемичный характер, если острова не расположены близко от материка. На Кергуэльских островах, например, живущие там виды различных насекомых или имеют крылья в недоразвитом состоянии или бескрылы, хотя и принадлежат к тем же отрядам, которые живут на материках (бабочки, мухи и пр.), что объясняется невозможностью существования крылатых насекомых на островах благодаря постоянным ветрам (рис. 287). Однако, когда мы говорим о меньшем разнообразии и эндемичном характере фауны таких океанических островов, следует иметь в виду, что можно установить все же близость фауны этих островов с фауной того или иного материка.

Совершенно очевидно, что объяснение этого особенного характера фауны океанических островов, на который обращал большое внимание в свое время Дарвин, заключается в том, что на эти острова могли лишь случайно попадать те или иные формы (например наземные моллюски с плавающими предметами) или перелететь с материка (птицы). Развиваясь в условиях изоляции и в особой обстановке, эти формы изменились затем в большей или меньшей степени.

Такой же интерес представляет собою другое явление — своеобразие фауны изолированных больших озер, причем особенно таких, которые изолированы от других водоемов очень давно. Наиболее яркий пример в этом отношении представляет Байкал. В Байкале имеется большое количество не только видов, но и родов, свойственных

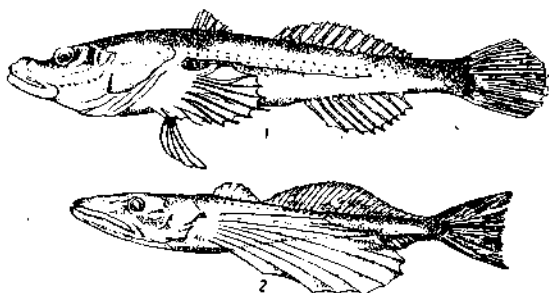


Рис. 289. Рыбы Байкала

1 — коттокомефур; 2 — голомянки

только Байкалу. Замечательно, что в Байкале насчитывается 80 видов планарий (ресничные плоские черви), которые все являются эндемичными. На рисунке 288 изображены некоторые эндемичные ракообразные Байкала (из бокоплавов). Также эндемичны многие виды

рыб, например, изображенные на рисунке 289 голомянка и котто-комефорус.

Заключая отдел книги, посвященный разбору фактов эволюции, мы должны отметить, что приведенные данные составляют лишь очень небольшую часть того, чем располагает современная наука. Мы остановились на них лишь в той мере, в какой это необходимо для правильного подхода к пониманию эволюционного процесса. Считаем необходимым еще раз подчеркнуть, что приведенные данные не только являются фактами, доказывающими эволюционный процесс, но также дают возможность вскрыть основные пути эволюционного процесса и ознакомиться с различными факторами, оказывающими влияние на эволюцию органических форм на земле.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

Для более углубленного изучения затронутых вопросов рекомендуем использовать следующие книги:

1. Ч. Дарвин, Происхождение видов.
 2. Чупов, Теория эволюции (учение Дарвина), Госиздат, 1926 г.
 3. Плате, Эволюционная теория, Госиздат, 1928 г. В книге собрано много фактического материала, но взгляды автора требуют весьма критического отношения.
 4. Северцов А. Н., Главные направления эволюционного процесса, 2-е изд., 1934 г.
 5. Комаров В. А., Происхождение растений.
 6. Бобринский, Зоогеография и эволюция.
-

ГЛАВА XVII

ДАРВИНИЗМ

СОДЕРЖАНИЕ. *Общественно-экономические условия и состояние науки в середине XIX в. Основные моменты теории Дарвина. Изменчивость в прирученном и естественном состоянии. Искусственный отбор. Прогрессия размножения, борьба за существование и естественный отбор. Принцип расхождения признаков — дивергенция. Конвергенция. Естественный отбор и органическая целесообразность. Стихийная диалектика Дарвина. Ошибки Дарвина. Важнейшие направления в современном эволюционном учении и их критика. Неоламаркизм. Неодарвинизм. Мутационная теория де-Фриз.*

Общественно-экономические условия и состояние науки в середине XIX в.

В 1859 г. вышла в свет книга Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь» — книга, открывшая новую эпоху в развитии естествознания.

Необходимо вкратце отметить особенности социально-экономических условий, сложившихся в эпоху, когда жил и работал Ч. Дарвин (1809—1882). Этот период характеризуется расцветом капиталистической системы, особенно в Англии, которая является в это время самой передовой страной в этом отношении. Рост капиталистического производства, развитие торговли, организация экспедиций в поисках новых рынков, а вместе с тем развитие классовой борьбы и рост противоречий внутри самого капитализма — все эти обстоятельства являлись очень характерными для середины XIX в. в Англии и, конечно, имели огромное значение, содействуя ломке старого воззрения на постоянство видов, развитию эволюционного учения. Наряду с этим следует отметить значение изменения аграрных отношений в Англии, развитие в связи с этим капиталистических форм сельского хозяйства, следствием чего был рост сельского хозяйства в Англии, как нигде более в то время. Разведение животных и растений, выведение различных новых пород ни в одной другой стране не стояло на такой высоте. Энгельс по этому поводу писал:

«В этом отношении Англия является как раз классической страной; то, что сделано другими странами, например Германией, и в отдаленной степени не может сравниться с результатами работ англичан».

Мы увидим, что это обстоятельство имело большое значение в формировании взглядов Дарвина и в значительной степени определило его подход к разрешению проблемы эволюции.



Рис. 290. Чарльз Дарвин

В первой половине XIX в. было очень распространено учение Мальтуса; суть которого сводилась к утверждению, что рост населения происходит в геометрической прогрессии, тогда как увеличение средств к существованию отстает от роста населения и происходит в арифметической прогрессии. Отсюда вывод: неизбежность борьбы за существование в человеческом обществе, неизбежность деления на имущих и неимущих и бесплодность стремлений к улучшению положения неимущих слоев населения. Определенный, классовый буржуазный характер этого учения ясен. Мы останавливаем внимание на мальтузианстве потому, что, как увидим ниже, оно оказало известное влияние и на Дарвина.

Наконец, необходимо отметить, что к тому времени, когда Дарвин был занят разработкой своей теории, а это падает на период времени от возвращения его из путешествия на корабле «Бигль» в 1837 г. до появления в свет «Происхождения видов» в 1859 г., что к этому времени состояние биологических и смежных наук существенно от-

личалось от того, которое имело место в эпоху Ламарка. За этот период времени значительно развились сравнительная анатомия, эмбриология и палеонтология; напомним, что в 1838—1839 гг. Шванн и Шлейден разрабатывали клеточную теорию; различного рода экспедиции умножили знание органических форм заморских стран, и в этом Дарвину самому пришлось принять участие. Но особенно необходимо отметить успехи геологии в связи с работами знаменитого Ляйеля. До Ляйеля господствующими являются взгляды Кювье и его школы, утверждавшие наличие катастроф, изменявших очертание материков и морей. «Лишь Ляйель внес здравый смысл в геологию, замечив внезапные, вызванные капризом творца, революции постепенным действием медленного преобразования земли». Так характеризует Энгельс значение работ Ляйеля. Он по существу заложил основы современной геологии. Работы Ляйеля оказали очень большое влияние на Дарвина. Дарвин в своей автобиографии так пишет о работах Ляйеля: «Заслуги Ляйеля в геологии громадны: ни один человек в мире не сделал для нее того, что сделал он. Когда я отправлялся в путешествие на «Бигле», проницательный Генсло, как и все геологи того времени, сторонник катаклизма, дал мне совет достать и внимательно изучить только что появившийся первый том «Основ геологии»¹, но ни в каком случае не проникнуться проводимыми в нем воззрениями... Я с гордостью припоминаю, что первая же моя геологическая экскурсия, а именно на Сент-Яго, в архипелаге Зеленого Мыса, убедила меня в бесконечном превосходстве взгляда Ляйеля над всем тем, что я встречал в каком бы то ни было другом, мне известном геологическом сочинении».

Таковы были условия и состояние науки во время работы Дарвина над его теорией. К этому следует добавить, что решающую роль, как это было уже отмечено в предыдущей главе, в формировании взглядов Дарвина оказало кругосветное плавание на корабле «Бигль», в котором он встретился с громадным количеством фактов, потом использованных им в разработке его теории.

ОСНОВНЫЕ МОМЕНТЫ ТЕОРИИ ДАРВИНА

Посвящая свою книгу происхождению видов, Дарвин, однако, прежде всего рассматривает процесс изменчивости в прирученном состоянии, т. е. у домашних животных и культурных растений, и вопрос о происхождении пород. Это имеет большое значение потому, что, основываясь на изучении практики искусственного отбора, Дарвин находит кратчайший путь для верного подхода к вопросу происхождения видов в природе. Дарвин прекрасно понимал и учитывал значение такого подхода. Так, о происхождении видов он пишет: «В начале моих исследований мне представлялось вероятным, что тщательное изучение домашних животных и возделываемых растений доставило бы лучшее средство для того, чтобы разобраться в этом темном вопросе. И я не ошибся. Как в этом, так и во всех других запутанных случаях я всегда находил, что наши сведения об изменении домашних пород, несмотря на их неполноту, всегда служат лучшим и самым верным ключом».

¹ «Основы геологии» — классическая работа Ляйеля.

Рассматривая различные формы изменчивости в домашнем состоянии, Дарвин разделяет все возможные изменения на два типа: 1) изменчивость *определенную* и 2) изменчивость *неопределенную*. Обращаем особое внимание на эту классификацию явлений изменчивости у Дарвина, так как это имеет значение для правильного понимания его теории.

Констатируя широкую распространенность изменчивости среди домашних животных, Дарвин понимает под *определенной* изменчивостью такую, когда под влиянием тех или иных причин все особи данной породы изменяются одинаковым образом. В качестве примеров он приводит изменение роста в зависимости от пищи, окраски и т. д. Однако гораздо большее значение как в искусственном отборе, так и в естественных условиях Дарвин придает *неопределенной* изменчивости, которая, с его точки зрения, является к тому же и более распространенным типом изменчивости. Под неопределенными изменениями он понимает все те случаи, когда самые разнообразные изменения возникают в сходных условиях и, наоборот, в различных условиях могут возникнуть сходные изменения. «Мы видим неопределенную изменчивость, — писал Дарвин, — в тех бесконечно разнообразных слабых различиях, которыми отличаются неделимые того же вида и которые не могли быть унаследованы ни от одного из родителей, ни от более отдаленных предков. Нередко даже резко выраженные отличия проявляются у животных одного помета, у растений в семени из той же коробочки».

Если сопоставить эти взгляды Дарвина на изменчивость с нашим современным пониманием этого процесса (гл. XIII), то очевидно, что определенные изменения Дарвина, являющиеся адекватными среде, в которой они возникают, по большей части соответствуют тому, что мы теперь называем модификациями. Неопределенные изменения, по Дарвину, являются, наоборот, неадекватными среде. Однако, хотя Дарвин и приводит некоторые примеры, соответствующие тому, что мы теперь называем мутациями (например, альбиносы, анконовские овцы, черноплечие павлины и др.), было бы поспешным заключить, что неопределенная изменчивость Дарвина в целом вполне соответствует нашим мутациям. Повидимому, к неопределенным изменениям, и притом ошибочно, Дарвин относил и многие мелкие отклонения типа модификаций, относительно которых он не мог установить их адекватность среде. Кроме того, следует отметить, что Дарвин, хотя и придавал значение и в искусственном и в естественном отборе, конечно, только наследственным изменениям и считал, что есть и не наследственные изменения, однако это разделение на наследственную и не наследственную изменчивость у Дарвина не совпадает с делением на определенную изменчивость и неопределенную, как это, наоборот, имеет место в современном учении об изменчивости. И та и другая, по Дарвину, может быть и наследственной и не наследственной. Как понять, что при этой нечеткости в классификации изменчивости Дарвин решительно придавал особенное значение неадекватной среде, неопределенной изменчивости? Это объясняется именно тем, что он обратил особенное внимание на домашних животных и культурные растения. Рассматривая породы домашних животных и сорта растений, Дарвин обращает внимание на то, что характерные признаки пород отличаются тем,

что их происхождение никак нельзя связать с определенной изменчивостью, что невозможно представить себе такие внешние влияния, которым соответствовала бы форма тела голубя-дутьша или махровость цветов многих культурных растений и т. д. Тщательное изучение пород и сортов убедило Дарвина в том, что определенные изменения меньше всего могли быть использованы человеком для отбора.

Как же смотрел Дарвин на причины, вызывающие изменчивость? Он связывал все изменения с тем или иным влиянием среды на организм. Причины неопределенной изменчивости остаются неясными Дарвину, но по этому вопросу он высказывал мысли, которые представляют большой интерес с современной точки зрения. Дарвин как бы наметил тот путь, по которому должно было пойти дальнейшее изучение причин изменчивости.

Прежде всего любопытно, что, не отрывая процесс изменчивости от среды, Дарвин ведущую роль в определении характера возникающих изменений приписывает природе организма. В образовании изменений, по Дарвину, «должно различать два фактора: природу организма и природу условий. Первый, повидимому, наиболее существенный, так как совершенно сходные изменения возникают при условиях, насколько мы можем судить, совершенно различных, а, с другой стороны, несходные изменения возникают при условиях, повидимому, совершенно однородных».

Дарвин пытается также ответить на вопрос о том, когда возникают изменения, и различает в этом отношении возможность влияния условий на весь организм или на воспроизводительную систему. Особенно отчетливо он пишет об этом в другой своей книге: «Изменение животных и растений в домашнем состоянии», а также в первых изданиях «Происхождения видов».

Прямому влиянию внешних условий, а также влиянию употребления и неупотребления органов Дарвин придает очень мало значения, хотя и не отрицает возможности изменений под влиянием этих факторов, как не отрицает и возможности их наследования. В одном месте своей книги он прямо говорит, что «степень прямого влияния, производимого на организм различиями в климате, пище и т. д., чрезвычайно сомнительна». Таким образом, преобладающее значение имеет действие условий на воспроизводительную систему родителей, так что новые изменения возникают лишь в потомстве. Приведем еще две цитаты из его книги «Изменение животных и растений», дающие возможность уяснить взгляд Дарвина по этому вопросу: «Правдоподобно даже, — пишет Дарвин, — что мужские и женские половые элементы, или те и другие, раньше своего слияния испытывают такое изменение, которое ведет к уклонению в органах, развивающихся в поздний период жизни».

Из этого следует, что понимание Дарвином причин изменчивости очень близко к нашему современному пониманию причин мутаций.

Искусственный отбор Анализируя вопрос о происхождении пород домашних животных и сортов культурных растений, Дарвин показывает, каким образом путем отбора тех или иных изменений выведены были человеком самые разнообразные породы. На примере голубей, которых имеется много самых различных пород, так резко отличающихся между собою, что на основании признаков раз-

личных пород можно было бы отнести их к различным видам, Дарвин доказывает, что эти различные породы выведены человеком из одного дикого вида, существующего и в настоящее время, а именно ливийского, или каменного, голубя (*Columba livia*).

В процессе искусственного отбора, производимого человеком, Дарвин придает также большое значение скрещиванию, которое при наличии уже некоторых пород в распоряжении человека могло привести к еще большему увеличению числа подпород и т. д. Породы есть результат накапливающегося действия отбора сознательного, а во многих случаях и бессознательного, производимого человеком.

Прогрессия разномножения, борьба за существование и естественный отбор

Из анализа взглядов Дарвина на процесс изменчивости видно, что в этом отношении взгляды Дарвина резко отличались от точки зрения Ламарка. Если Ламарк придавал большое значение именно определенной адекватной среде изменчивости и сводил процесс эволюции к изменчивости, то Дарвин ясно понимал, что процесс изменчивости еще не представляет собой эволюционного процесса, что еще необходимо объяснить, каким образом за счет неопределенной, случайной в этом случае, изменчивости, не представляющей еще процесса приспособления к среде, образуются новые разновидности, а затем и новые виды, каким образом получается та приспособленность организма к окружающей среде, которая поражает нас на каждом шагу. Этот момент является одним из самых существенных в учении Дарвина. Указывая на наличие подвидов и разновидностей в природе, Дарвин утверждает, что разновидности представляют зачаточные виды, что эти разновидности затем превращаются в виды, образующие новые роды и т. д.

Но каким образом происходит этот процесс в природе? «Все эти последствия, — говорит Дарвин, — прямо вытекают из борьбы за жизнь». В борьбе за существование различные изменения, возникающие в результате процесса изменчивости, или способствуют сохранению тех особей, которые этими изменениями обладают, или ведут к вымиранию других особей, если они оказываются вредными. Так в результате борьбы за существование происходит *естественный отбор*, или выживание наиболее приспособленного в борьбе за жизнь.

Но почему в природе происходит борьба за существование? Она обусловлена тем, что как растительные, так и животные организмы обладают способностью чрезвычайно интенсивно размножаться. В этой части учения своего Дарвин ссылается как раз на Мальтуса, на его «закон» перенаселения. Но существенное различие в том, что Мальтус усматривал геометрическую прогрессию в росте человеческого населения, тогда как Дарвин в данном случае обнаружил перенаселение и борьбу за жизнь в животном мире. По этому поводу Маркс писал: «Дарвин в своем превосходном сочинении не видел, что он опровергает теорию Мальтуса, открывая в царстве животных и растений геометрическую прогрессию. Теория Мальтуса основана как раз на том, что он уоллесовскую геометрическую прогрессию человека противопоставляет химерической арифметической прогрессии животных и растений».

На чем же основано утверждение Дарвина, что организмы в природе размножаются чрезвычайно интенсивно, что особей данного вида

ежегодно рождается много больше, чем может выжить? Дело в том, что размножение того или иного вида в природе встречает препятствия в условиях существования, которые не дают возможности особям данного вида слишком увеличиться в числе. Этими препятствиями могут быть самые различные условия — недостаток пищи, климатические условия, наличие врагов и т. д. Но иногда наблюдается, что тот или иной вид начинает чрезвычайно увеличиваться в числе. Это объясняется тем, что исчезли или ослабели какие-либо препятствия к распространению этого вида. Можно представить себе, например, что препятствием к размножению какого-либо вида травоядного животного является наличие хищников, охотящихся за этими животными. Это наличие врага поддерживает численность вида на данной территории на определенном уровне. Но если вследствие тех или иных причин хищники или исчезли или сильно уменьшились в числе, то это ведет за собой сильное увеличение количества травоядных, если, конечно, нет иных препятствий — недостатка в пище и т. п. Сюда следует отнести, например, массовое появление тех или иных насекомых-вредителей в некоторые годы, быстрое распространение каких-либо мигрировавших или завезенных форм в местности, где они не встречают особенных препятствий для размножения. Можно указать на современный пример. Водное растение *Elodea canadensis*, известное всякому экскурсировавшему на наши водоемы, завезено в Европу из Канады в тридцатых годах XIX столетия и в короткое время распространилось по всей Европе. Теперь элодеи так много во всех водоемах северной и средней полосы, что она представляет собой серьезный фактор в жизни водоемов.

Другой ряд факторов, подтверждающих высокую интенсивность размножения, дает простой расчет, исходящий из действительного количества рождающихся особей. Дарвин приводит для примера слона как наиболее медленно размножающегося животного, и все-таки оказывается, что если допустить, что каждая пара слонов дает в течение всей своей жизни не более шести детенышей, то, по вычислению Дарвина, через 750 лет от одной пары слонов получилось бы девятнадцать миллионов.

Но можно привести большое количество примеров и значительно более интенсивной размножаемости животных и растений. Рыбы живут довольно долго, так, например, карпы могут жить, повидимому, до 200 лет и даже больше, но каждая самка карпа ежегодно мечет в среднем до 400 000 икринок и т. п. А сколько семян образуют ежегодно растения, особенно наши древесные породы, которые к тому же и живут очень много лет. Дубы, липы, ели и другие деревья живут по нескольку сот лет, доживают до тысячелетнего возраста и продолжают плодоносить, образуя ежегодно десятки тысяч семян от каждой особи. Любое растение, для которого мы произвели бы расчет, подобный тому, какой дал Дарвин для слона, показало бы нам, что в сравнительно небольшой промежуток времени одно растение дало бы такое потомство, что оно не могло бы уместиться на земном шаре. Однако возникает вопрос: если особей рождается больше, чем может выжить, то как объяснить наличие этой интенсивности размножения, и почему одни виды размножаются более, другие менее интенсивно? Эта интенсивность размножения есть, конечно, приспособление, обеспечивающее суще-

ствование вида, ибо если бы какой-нибудь вид стал размножаться медленнее, он был бы быстрее вытеснен другими формами.

Из рассмотренной выше прогрессии размножения, из того, что как у растений, так и у животных особей рождается много больше, чем их может существовать на земле, вытекает борьба за жизнь, имеющая место в природе. Эта борьба происходит всюду, на каждом шагу. В самой примитивной форме можно представить себе эту борьбу, когда какие-либо хищники непосредственно вступают друг с другом в борьбу за пищу, но чаще борьба за существование приобретает иные формы. Дарвин по этому поводу писал: «Я должен предупредить, что я употребляю термин «борьба за существование» в смысле обширном и метафорическом, разумея под ним всякую зависимость одного живого существа от другого, а также (что еще важнее) не только существование особи, но и способы ее размножения. О двух животных из рода *Canis* в период голода можно сказать в точном смысле этого слова, что они борются за пищу, борются за существование. Но и про растение на окраине пустыни можно сказать, что оно борется с засухой, хотя более правильно говорить, что оно зависит от влаги. Про растение, производящее ежегодно тысячу семян, из которых средним числом лишь одно достигает зрелости, можно уже с большей точностью сказать, что оно борется с подобными себе и иными растениями, уже покрывающими почву». Таким образом, можно различать следующие формы борьбы за существование.

1. Борьба между особями или разновидностями одного и того же вида, или *внутривидовая* борьба за существование, например борьба между двумя животными за пищу, борьба между деревьями одного и того же вида, например между соснами за свет и т. д. Этой внутривидовой борьбе Дарвин совершенно справедливо придавал особенное значение. Действительно, все особи одного вида живут в сходных условиях, нуждаются в одной и той же пище и т. д. Понятно, что и борьба за жизнь между ними будет особенно напряжена.

2. Борьба между различными видами, или *межвидовая* борьба.

3. Борьба особей данного вида с условиями неорганической природы (вспомните пример Дарвина с растением на окраине пустыни). Этот вид борьбы в современной биологии называют *конституциональной* борьбой за существование.

Не надо думать, что в природе имеет место в каждом отдельном случае одна какая-нибудь форма борьбы за существование. Отношения между особями различных видов животных и растений так сложны, что по большей части, а может быть и всегда, различные виды борьбы переплетаются самым разнообразным образом. Дарвин обращает особенное внимание на эту сложность отношений в борьбе за существование, причем в косвенной зависимости друг от друга могут быть формы, не сталкивающиеся непосредственно друг с другом.

Вследствие того что в природных условиях происходит борьба за существование и огромное количество особей в этой борьбе не выживает, и при наличии процесса изменчивости, вследствие которого особи отличаются друг от друга и являются неоднаково «вооруженными» в этой борьбе за жизнь, имеет место выживание тех, которые в этой борьбе обладают тем или иным преимуществом. В этом и заключается дарвиновский принцип естественного отбора, или выживания

наиболее приспособленного в борьбе за жизнь. При этом надо иметь в виду следующие обстоятельства. Прежде всего не надо думать, что борьба за существование происходит всегда одинаково интенсивно. Интенсивность борьбы за существование, а через то и естественного отбора, находится в теснейшей зависимости от меняющихся условий существования. Изменение климатических условий, уменьшение площади, занятой лесом, и наступание степей, имевшее, например, такое большое значение в третичном периоде и оказавшее влияние на эволюцию млекопитающих, уничтожение тех или иных препятствий к размножению, миграция животных и растений, возникновение большей или меньшей изоляции и т. п. — все эти факторы оказывают существенное влияние и повышают или понижают интенсивность борьбы за существование. Так, по данным Гольфмана, появление в результате миграции, кстати сказать, связанной с человеком, в Канаде североамериканского степного волка-кайота создало новую обстановку в борьбе за существование для лисиц Канады, причем возникла не только борьба между кайотами и лисицами, но, конечно, в связи с этим повысилась и интенсивность внутривидовой борьбы между лисицами. В результате наблюдается вытеснение лисиц кайотами. С другой стороны, напомним данные из предшествующей главы, показывающие, что малая изменчивость некоторых форм в течение ряда геологических периодов может быть объяснена более константными условиями и малой интенсивностью борьбы за существование.

Говоря о выживании наиболее приспособленного в результате естественного отбора, следует также помнить, что изменчивость, которая является наследственной, неадекватной среде, случайная изменчивость, по Дарвину, — неопределенная изменчивость. Поэтому если мы говорим о выживании наиболее приспособленного, то это лишь значит, что из множества разнообразных изменений могут оказаться и такие, которые в данной обстановке борьбы за существование дадут преимущества тем или иным особям, что повлечет их выживание и передачу потомству этих изменений. Если внешние условия изменяются в определенном направлении, то и естественный отбор шаг за шагом, из поколения в поколение приводит к сохранению и накоплению оказавшихся полезными изменений, и в результате явится новое изменение данного вида, возникновение новой разновидности.

Таким образом, из отбора и накопления случайных, неопределенных изменений возникают, с одной стороны, те или иные особенности, вследствие чего появляется новая разновидность, а вместе с тем развиваются различные приспособления к среде, обеспечивающие существование данного вида.

Из приведенных в предыдущей главе палеонтологических данных же известно, что в процессе эволюции имели место не только изменчивость видов, но и вымирание видов, родов и более значительных групп. Тогда мы указывали на принципы Кюпе о развитии от неспециализированных корней. Из этого следует, что высокоспециализированные животные, приспособленные к слишком определенным условиям существования, при более или менее значительном изменении условий могут оказаться в таком положении, что никакой процесс изменчивости не может дать тех или иных существенных преимуществ в новых условиях и эта группа может быть обречена на вымирание. Большое

значение здесь может иметь как степень изменчивости, так и размножаемость особей данного вида.

Принцип расхожде-
ния признаков —
дивергенция

Очень существенным моментом теории естественного отбора является выдвинутый Дарвином принцип расхождения признаков, или *дивергенция*.

Этот принцип должен не только объяснить, каким образом в результате процесса борьбы за существование и естественного отбора возникают новые подвиды или разновидности, но также дать общую схему эволюционного процесса, процесса образования новых видов, родов, семейств и т. д. Некоторые биологи весьма не доценивают эту часть теории Дарвина. Филипченко в своей книге «Эволюционная идея в биологии» называет принцип расхождения признаков слабой частью теории Дарвина, повидимому, полагая, что вообще дарвиновская теория не может быть теорией эволюции органического мира, а лишь теорией происхождения видов или разновидностей. Для объяснения происхождения родов, семейств и т. д. нужно, по мнению Филипченко, искать какого-то иного объяснения. Между тем дарвиновский принцип расхождения признаков не представляет собой какой-либо искусственной надстройки над теорией естественного отбора, но является неизбежным выводом, который необходимо сделать из этой теории. Если теория естественного отбора в основном верна, мы неизбежно должны прийти к принципу дивергенции. В чем же заключается этот принцип? На прилагаемой таблице (рис. 291), взятой из Дарвина, дана схема дивергенции. Внизу буквы *A, B, C* и т. д. до *L* изображают 11 родственных видов, составляющих один обширный род на некотором этапе развития этих видов. Буквы (*A—L*), обозначающие виды, расположены в порядке большего или меньшего сходства между этими видами, а большие расстояния между некоторыми (*D* и *E*) означают меньшую близость между этими видами по сравнению с другими. Горизонтальные линии означают отдельные этапы в дальнейшей эволюции этих видов, причем по Дарвину каждый этап охватывает 1000 поколений, но это, конечно, произвольно и условно. Пучки коротких пунктирных лучей означают изменчивость данного вида на определенном этапе. Беглого рассмотрения этой схемы достаточно, чтобы видеть, что путь эволюции каждого из 11 видов может быть различен.

Вид *A* в результате естественного отбора в первый же этап дает a^1 и m^1 , так как из множества изменений в таком случае вернее всего сохраняется естественным отбором крайние противоположные изменения в силу приспособления к различным условиям существования. Дальнейший отбор появляющихся изменений при таких условиях приведет ко все большему несхождению двух новых разновидностей, так что, когда процесс эволюции дойдет до *X*-линии, a^{10} и m^{10} , возможно, уже настолько будут отличаться друг от друга, что их можно будет считать различными видами.

По пути развития разновидностей *a* и *m* возможно образование новых ветвей и разновидностей, из которых часть вымирает и только одна — f^{10} достигает десятого периода и также представляет собой третий новый вид. Продолжая таким же образом схему вверх, мы получим в конце концов 8 новых видов:

$a^{14}, q^{14}, p^{14}, b^{14}, f^{14}, o^{14}, e^{14}$ и m^{24} ,

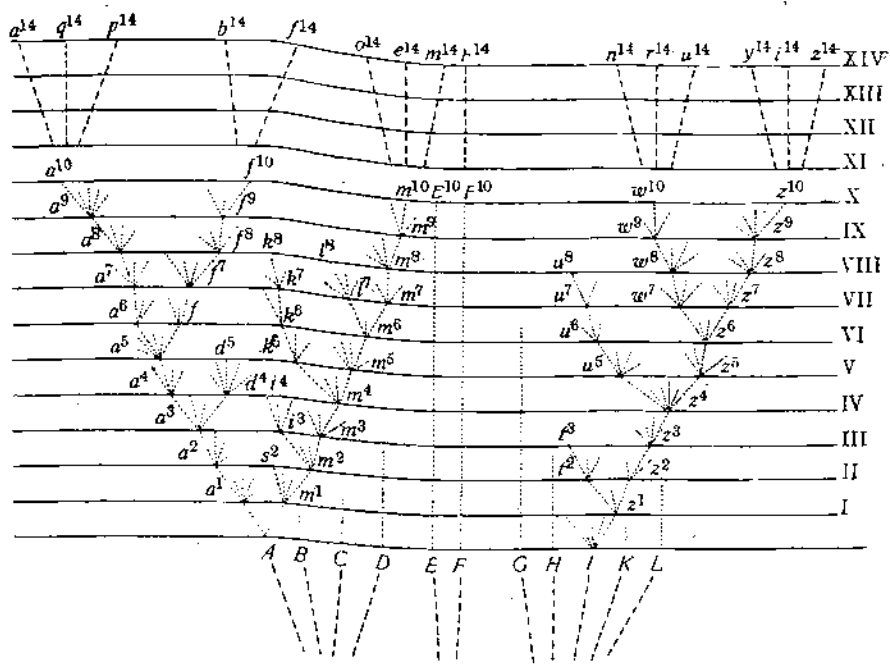


Рис. 291. Схема дивергенции по Ч. Дарвину

которые все происходят от вида *A*, причем вследствие расхождения признаков три первые из этих видов более близки и образуют один род, тогда как остальные образуют еще два рода, близкие к первому.

Аналогична, согласно этой схеме, и судьба вида *I*, тогда как некоторые виды (*B*, *C*, *D*, *H*, *K* и *L*) или вымирают вследствие различных условий, и в частности вследствие умножения числа родственных форм, происходящих от вида *A* и *I*, или занимают соответствующие области, вытесняя другие виды. До десятого периода доживают только виды *E* и *F*, которые оказываются при этом почти неизменными. Конечно, это — схема во многом условная, по основной идее, идея дивергенции, безусловно верна, и, если мы сравним эту схему с современными родословными деревьями, мы увидим, что они в конце концов отражают этот же принцип расхождения признаков.

Однако все же не следует забывать, что разобранный нами схема дивергенции все-таки схема и поэтому не передает всей сложности процесса расхождения признаков и не учитывает также некоторых иных возможностей в процессе эволюции. Для правильного понимания вида следует иметь в виду, что расселение широко распространенного вида по различным областям с очень различными условиями существования — миграция — играет, несомненно, большую роль, чем это полагал Дарвин, и при таких условиях легко можно представить себе, что в дальнейшем процессе эволюции этот вид даст несколько различных групп животных, приспособившихся к самым различным условиям существования. Почти каждая группа современных животных,



ТАБЛИЦА I

Покровительственные окраска и охранительное сходство у насекомых

1. Бабочка с расправленными и сложенными крыльями. 2. *Catocala fraxini* с раскрытыми и сложенными крыльями — опядая на коре. 3. *Vapressa C. — album* с раскрытыми и сложенными крыльями — среди увядших листьев. 4. Жуки — *Acanthodinea aedilis* на коре. 5. Гусеница оливковой пяденицы — *Agrotis prunaria*.

ко
пр
ро

ко
ус
пр
вы
Е
это
ци
род
это

див
нес
воз
след
вид
ван
пол
что
ных
виям

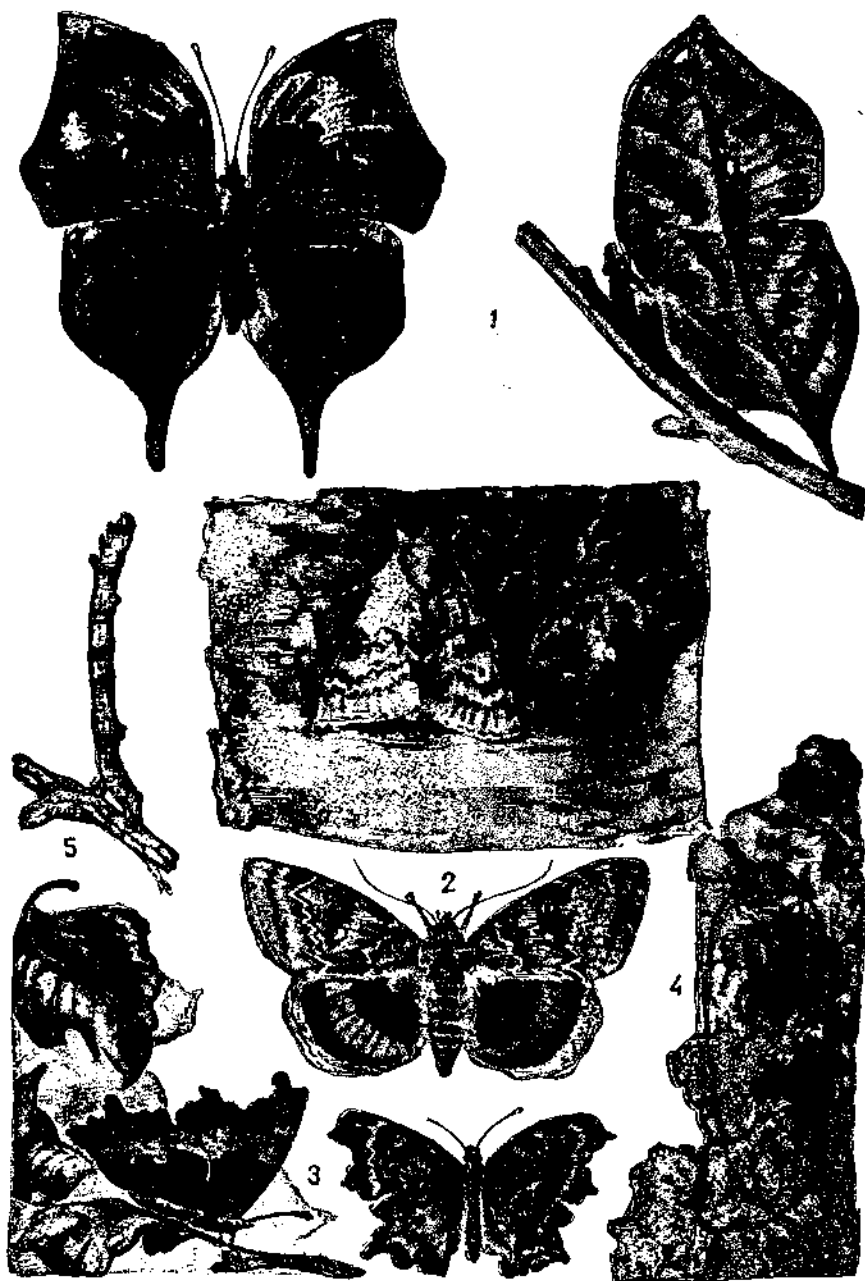
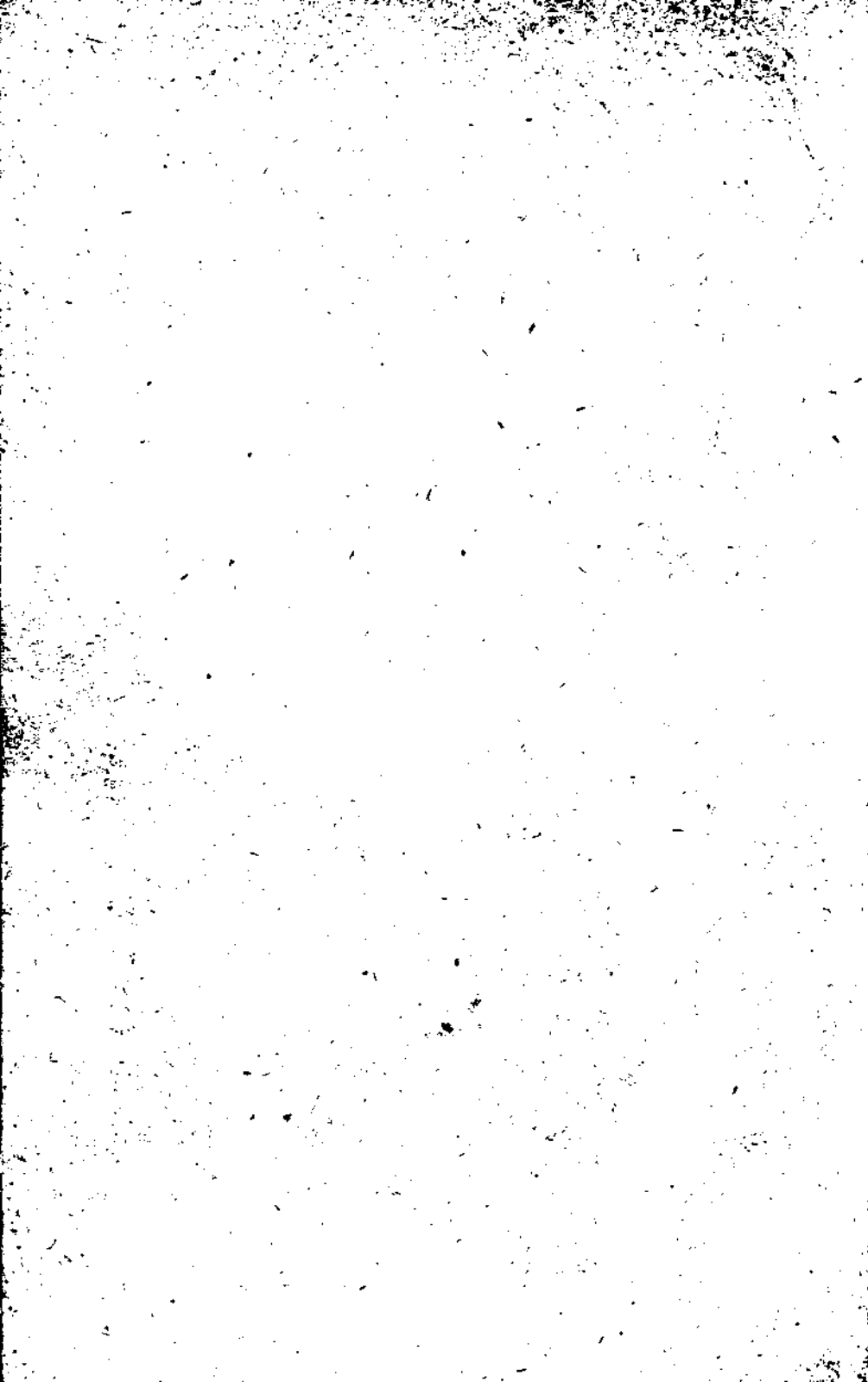


ТАБЛИЦА I

Покровительственная окраска и оградительное сходство у насекомых

1. *Kallima* с расправленными и сложенными крыльями. 2. *Catocala fraxini* с раскрытыми и сложенными крыльями — сидящая на коре. 3. *Vanessa C-album* с раскрытыми и сложенными крыльями — среди увядших листьев. 4. Жук — *Asanthoscinus aedilis* на коре. 5. Гусеница оливовой пяденицы — *Angetona prunaria*.



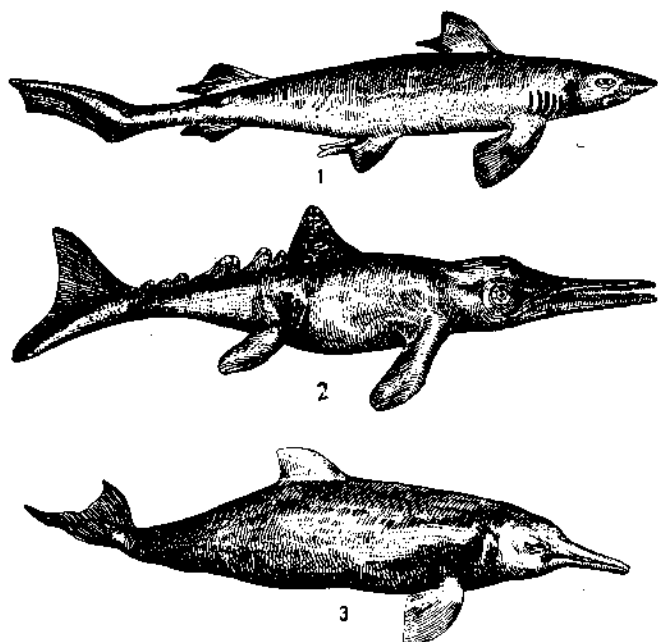


Рис. 292. Пример конвергенции
1 — акула; 2 — икhtiозавр; 3 — дельфин

тот или иной отряд или класс дают нам примеры такой эволюции в нескольких различных направлениях, или, как называет этот процесс Осборн, *адаптивной (приспособительной) радиации*. Так, например, птицы происходят от каких-то примитивных пресмыкающихся. Однако от этого, несомненно, общего корня произошли очень разнообразные отряды современных птиц, приспособленных к очень различным условиям; стоит вспомнить некоторые отряды: воробьиных, куриных, гусеобразных, хищников (соколообразных) и др., чтобы представить себе, в каких различных направлениях шла эволюция различных представителей класса птиц. Подобный же пример дает нам эволюция различных отрядов млекопитающих и из беспозвоночных эволюция отрядов насекомых и др. То, что Осборн называет адаптивной радиацией, по существу, однако, не представляет собой чего-либо существенно отличного от дивергенции Дарвина, а лишь некоторое углубление и расширение этого принципа.

Конвергенция

Представляет большой интерес замечательный факт, что часто самые различные животные, принадлежащие к различным даже классам, приобретают в процессе эволюции аналогичные приспособления к среде под влиянием развития в сходных условиях. Примеров такого рода конвергенции можно привести очень много. Стоит сравнить китообразных с рыбами, чтобы ясно представить себе этот процесс. Совершенно независимо и у тех и у других выработались аналогичные приспособления к водному образу жизни (рис. 292). Среди сумчатых Австралии мы встре-

чаем различные группы, приспособленные к различному образу жизни и питания: хищные, травоядные, насекомоядные, сумчатые отличаются строением зубов и других органов, напоминая в сильной степени соответствующие приспособления у различных других отрядов млекопитающих. Среди сумчатых есть прыгающие (кенгуру), и бегающие (сумчатый волк), и лазающие по деревьям и роющие (сумчатый крот). Их приспособления к тому или иному образу жизни чрезвычайно напоминают соответствующие приспособления у других млекопитающих (рис. 293). Однако эти сходные приспособления развились у различных млекопитающих совершенно независимо, в результате приспособления к сходным условиям существования.

Однако нам кажется совершенно неправильным объяснять конвергенцию во всех случаях лишь влиянием сходных условий существования. Конечно, если мы сравним жабры рыбы и трахейные жабры

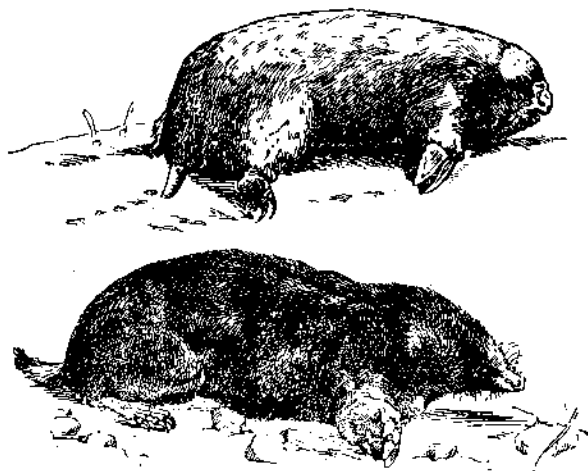


Рис. 293. Пример конвергенции
Сумчатый крот (наверху) и обыкновенный крот

насекомого (аналогичные органы), то в этом случае перед нами совершенно не гомологичные, различные органы, и ни о каком влиянии единства происхождения на развитие аналогичных приспособлений говорить не приходится, но если у представителей различных отрядов млекопитающих (сумчатые и хищные, сумчатые и травоядные) развиваются аналогичные приспособления в строении зубов, мы здесь не должны все же игнорировать, как это часто делается морфологами, единства происхождения, некоторого сходства наследственной структуры, обуславливающей самую возможность соответствующих изменений органа, и поэтому конвергенция много чаще наблюдается в пределах одного того же класса животных. С этой точки зрения нам будет понятно и другое явление, называемое *параллелизмом* и заключающееся в том, что сходные приспособления *гомологичных* органов наблюдаются у сравнительно близко родственных животных, причем развились они независимо, так как у их общих предков их не было, и, значит, от них они не были унаследованы, но это не значит, что наследственная структура предков здесь не играла никакой роли. Нельзя

отрывать этот процесс от мутационной изменчивости, а генетикам известно, что близкие виды, а иногда и роды в процессе мутирования (значит, независимо от приспособления к среде, поскольку мутации не являются адекватными среде) дают сходные мутации, что особенно четко установлено акад. Н. И. Вавиловым и формулировано им в виде его закона гомологичных рядов таким образом:

«Виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов...» И далее: «Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство».

Конечно, не надо забывать, что сама по себе изменчивость не носит приспособительного характера и что сходные приспособления к среде могут развиваться только вследствие естественного отбора в борьбе за жизнь и из множества изменений сохраняются лишь те, которые окажутся в данных условиях полезными.

*Естественный
отбор и органиче-
ская целесообраз-
ность*

Таким образом, из всего сказанного выше о теории естественного отбора следует, что эта теория дает возможность действительно материалистически объяснить явление органической целесообразности, причем объяснить не только происхождение таких

приспособлений к среде, которые касаются активных органов: характер и строение зубов, конечностей и т. д., но и так называемых пассивных приспособлений: форма тела, окраска, различные придатки, мимикрия.

Покровительственная окраска, охранительное сходство и мимикрия являются одними из наиболее замечательных приспособлений к среде. Покровительственная, защитная, окраска широко распространена в природе, причем она является как средством защиты, так и маскировкой хищника, делающей его незаметным для жертвы. Желто-серая окраска животных пустынь и степей, белая окраска многих полярных животных, зеленая окраска лягушек или бурая окраска травяной лягушки и жабы, окраска самок птиц и т. д. является такой маскирующей окраской.

Из примеров *охранительного сходства*, или подражания по окраске и форме другим предметам, укажем, например, следующие: вот известная тропическая бабочка *Kallima*, по окраске и рисунку крыльев неотличимая от листьев деревьев, на которые она обычно садится (табл. I); вот живущая у нас бабочка-ленточница (*Catocala*), имеющая ярко окрашенные задние крылья (табл. I), тогда как передние крылья, складывающиеся крышечкой на спине, имеют серую окраску и рисунок, подходящий к коре деревьев; гусеница бабочек-поденниц (табл. I), в неподвижном состоянии напоминающая сучок. Типичным примером *мимикрии* — подражания другим животным (ядовитым и несъедобным) может служить бабочка стеклянница, поразительно похожая на осу (табл. II) и т. д. и т. д. (см. другие примеры на таблице II).

Все эти и множество других разнообразных приспособлений, конечно, не могут быть объяснены ни прямым влиянием среды, ни упражнением и неупражнением, тогда как теория естественного отбора дает возможность понять, каким образом из случайных, неа-

дэкватных среде изменений развиваются эти удивительные приспособления путем сохранения и накопления тех или иных изменений в процессе борьбы за существование и естественного отбора.

Стихийная диалектика Дарвина

В отличие от теории Ламарка, которая является идеалистической, теория Дарвина дает материалистическое объяснение эволюции и органической целесообразности. Дарвина часто называют стихийным диалектиком, потому что он во многом правильно понял происходящие в природе процессы и отразил, таким образом, в своей теории ту объективную диалектику природы, которая, по выражению Энгельса, «царит повсюду». Стихийным же диалектиком Дарвина следует считать вследствие того, что, конечно, он не был сознательным диалектиком, подходящим к изучению природы вооруженным методологией материалистической диалектики. В чем же заключаются стихийно-диалектические черты теории Дарвина? Они заключаются прежде всего в том, что Дарвин дал теорию развития органического мира, доказав, что вид не является чем-либо неизменным, что современный органический мир есть результат длительного процесса развития и существующие органические формы связаны единством происхождения от общих предков.

Процесс эволюции, по Дарвину, вытекает прежде всего из наличия процесса наследственной изменчивости и борьбы за существование. В результате наследственной изменчивости возникают самые разнообразные, случайные, неприспособительные изменения. Подавляющее большинство этих изменений не закрепляется естественным отбором и не сохраняется. Но те случайные изменения, которые окажутся в борьбе за жизнь полезными для их обладателей, накапливаясь в дальнейшем процессе естественного отбора, ведут к выработке, таким образом, приспособлений к среде. Недаром на этот пункт в учении Дарвина так обрушивались в свое время его буржуазные критики. Наоборот, Энгельс, указывая на этот момент в учении Дарвина, говорит следующее: «Дарвин в своем, составившем эпоху, произведении исходит из крайне широкой, покоящейся на случайности, фактической основе. Именно незаметные случайные различия индивидов внутри отдельных видов, различия, которые могут усиливаться до изменения самого характера вида, ближайшие даже причины которых можно указать лишь в самых редких случаях, именно они заставляют его усомниться в прежней основе всякой закономерности в биологии, усомниться в понятии вида, в его прежней метафизической неизменности и постоянстве».

Далее следует отметить правильный подход Дарвина, как было указано выше, к вопросу о причинах этих случайных изменений, а также и то, что, не зная этих причин, Дарвин считал, что характер изменений определяется природой организма.

Дарвин не смешивает и не сводит один к другому два противоположных процесса, о которых мы уже говорили выше, при анализе биогенетического закона, — процесс наследственной изменчивости организма, с одной стороны, и процесс борьбы за существование и естественного отбора, ведущий к выживанию наиболее приспособленного, — с другой. В результате единства и борьбы этих противоположных процессов и имеет место эволюция органического мира. Это наиболее существенно в учении Дарвина.

Наконец, тем самым целесообразность, которую следует рассматривать как результат процесса естественного отбора, получает у Дарвина материалистическое объяснение и не основана на идеалистическом допущении изначальной целесообразности живого.

Маркс, Энгельс и Ленин высоко расценивали работу Дарвина, указывая в то же время и ряд существенных ошибок Дарвина, вытекающих из буржуазной ограниченности дарвинизма.

Мы приводили уже цитаты из Энгельса и Маркса о Дарвине. Ленин так характеризовал значение Дарвина и его теории: «Как Дарвин положил конец воззрению на виды животных и растений как на ничем не связанные, случайные, «богом созданные» и неизменяемые, и впервые поставил биологию на вполне научную почву, установив изменимость видов и преемственность между ними, — так и Маркс положил конец воззрению на общество как на механический агрегат индивидов, допускающий всякие изменения по воле начальства (или, все равно, по воле общества и правительства), возникающий и изменяющийся случайно, и впервые поставил социологию на научную почву, установив понятие общественно-экономической формации как совокупности данных производственных отношений, установив, что развитие таких формаций есть естественно-исторический процесс».

*Ошибки
Дарвина*

Именно потому, что Дарвин был только стихийно диалектичен в своей теории, в ней не могла не сказаться буржуазная ограниченность его взглядов.

В его учении можно отметить целый ряд ошибок, знать которые необходимо, чтобы можно было взять из дарвинизма лишь действительно ценное. Рассмотрим вкратце важнейшие из ошибок Дарвина.

1. Борьбе за существование, действительно происходящей в природе, Дарвин придавал слишком универсальное значение. На самом деле, конечно, взаимоотношения между организмами не ограничиваются лишь борьбой, а выражаются и в других, противоположных формах. Сюда относятся: стадность, «общественность» у насекомых (пчелы, муравьи), симбиоз, паразитизм и т. д. В процессе естественного отбора эти отношения также имеют значение.

2. Безусловной ошибкой Дарвина является его утверждение об использовании им учения Мальтуса. Выше мы уже приводили слова Маркса по этому поводу.

Правильно отмечая прогрессию размножаемости в органическом мире, Дарвин не понимал качественного различия между животным миром и человеческим обществом, и этим объясняется некритическое принятие им учения Мальтуса.

3. Но, сославшись на Мальтуса, Дарвин следует за ним тогда, когда в своей другой работе о происхождении человека он переносит законы органической эволюции, и в частности естественный отбор, на человеческое общество. Мы остановимся, однако, на этом вопросе подробно в следующей главе о происхождении человека.

4. Дарвин часто повторяет в своей работе изречение древних: «Natura non facit saltum» («природа не делает скачков»), подчеркивая тем непрерывность эволюционного процесса. Хотя Дарвину и были известны некоторые мутации, но он придавал особенное значение мелким изменениям, не замечая, что процесс изменчивости является процессом скачкообразным, представляет собою перерывы

непрерывности, как бы малы эти перерывы ни были. Что же касается самого процесса эволюции, то в этом отношении Дарвин, говоря, что «природа не делает скачков», вступает в несомненное противоречие со своей теорией, согласно которой эволюция не представляет собою непрерывных переходов от одного вида к другому, но каждый вид, превращаясь в процессе эволюции в другой вид, приобретает новые качества, представляет собою диалектический скачок.

5. Ошибка Дарвина заключалась также и в том, что он признавал наследование благоприобретенных признаков и впадал тем самым в противоречие со своим утверждением о преимущественном значении неопределенной изменчивости в процессе эволюции и малом значении непосредственного изменяющего влияния среды.

Эти и некоторые другие недостатки в учении Дарвина, несомненно, отражались на стройности и убедительности его теории. Они представляли собою результат того, что Дарвин был сыном своего класса и в силу буржуазной ограниченности не мог понять диалектики эволюционного процесса. Недостатки учения Дарвина были очень хорошо вскрыты в работах Энгельса, к которым мы вернемся в главе о происхождении человека.

Несмотря на эти недостатки, теория Дарвина и в настоящее время является наиболее удовлетворяющей нас теорией эволюции. Задача современной науки заключается в том, чтобы в дальнейшей работе над вопросами эволюции органического мира сохранить то ценное и правильное, что дано Дарвином в его теории, и, вооружившись достаточно методом материалистической диалектики, избежать в дальнейшем неправильного подхода к вопросам эволюции.

ВАЖНЕЙШИЕ НАПРАВЛЕНИЯ В СОВРЕМЕННОМ ЭВОЛЮЦИОННОМ УЧЕНИИ И ИХ КРИТИКА

75 лет прошло со времени выхода в свет «Происхождения видов» (24 ноября 1859 г.). Мы не будем останавливать внимание в этом кратком курсе на той борьбе за и против дарвинизма, которая развернулась во второй половине XIX в., отметим лишь, что, несмотря на многочисленные нападки и критические выступления противников эволюционного учения, естествознание, биология были им завоеваны окончательно в довольно скором времени. Против доводов за эволюцию возражать становилось все труднее и в конце концов стало невозможно.

Но проходил уже тот период в развитии капитализма, когда рост его являлся стимулом в развитии наук. Рост противоречий внутри капиталистической системы, переход его в новый этап — империалистический давно привели к тому, что буржуазия не является уже прогрессивным классом, и это все более и более углубляет кризис буржуазной науки в связи с общим кризисом капиталистической системы.

На этой почве в биологии и в эволюционном учении наблюдается рост большого количества различных идеалистических и виталистических теорий и извращений. До начала XX в. в биологии возникло уже несколько различных направлений в разработке проблем эволюции, и эти направления в значительной мере определили ряд извращений, наблюдающихся среди биологов XX в. Рассмотрим наиболее распространенные из них.

Выше уже было отмечено, что после выхода в свет «Происхождения видов» некоторыми биологами

было обращено внимание на забытые работы Ламарка и что неспособность их понять все своеобразие и значимость именно теории естественного отбора, а отчасти и неправильное понимание этой теории привели прежде всего к попыткам сочетать дарвинизм с ламаркизмом. Спенсер и Геккель идут, собственно, по этому пути, и потому их считают совершенно справедливо основоположниками неоламаркизма. Правда, они не используют и не разделяют ламарковский принцип градации и берут у Ламарка, каждый перерабатывая по-своему, второй принцип: влияние среды на возникновение адекватных этой среде наследственных изменений. Взгляды Геккеля в некоторой степени уже обсуждались нами при анализе его биогенетического закона. Эрнст Геккель, крупнейший немецкий зоолог, был горячим и последовательным эволюционистом, борцом за эволюционное мировоззрение, немало гонений за это претерпевший. Недаром его называли «апостолом дарвинизма». Но, принимая учение Дарвина, Геккель, как мы видели, пытался сочетать дарвинову теорию естественного отбора с некоторыми ламаркистскими положениями, и именно в этом смысле он также должен быть отнесен к основоположникам неоламаркизма.

Дальнейшее развитие неоламаркизма выразилось прежде всего в том, что роль дарвиновского естественного отбора умахалась все в большей и большей степени, тогда как ламарковские принципы эволюции приобрели то ярко выраженный механистический характер, то явно идеалистический и виталистический.

В 1864 г. известный физиолог-ботаник К. Негели выпустил свою книгу «Механо-физиологическая теория эволюции». В этой работе Негели пытается обосновать свою теорию на физиологических данных.

В основе лежит его теория *идиоплазмы*. Этим именем Негели называет особое наследственное вещество. Идиоплазма имеется во всех клетках, и ее следует отличать от *стереоплазмы*, или питательной плазмы. Теория идиоплазмы Негели представляет большой интерес, и в этой части Негели дал много любопытного и заслуживающего внимания. Наследственными должны быть, по Негели, лишь те изменения, которые связаны с изменениями в идиоплазме, если же изменения затрагивают лишь стереоплазму, то такие изменения не наследственны, и их Негели называет *модификациями*.

В этом несомненная заслуга Негели и его значение для дальнейшего развития биологии. Но как же, по Негели, возникают наследственные изменения идиоплазмы? Они возникают отчасти под влиянием внешней среды, влияющей на идиоплазму, но идиоплазма обладает большой стойкостью, и такое влияние среды не имеет поэтому особенно большого значения. Главное же — это присущая идиоплазме тенденция к совершенствованию, ведущая к неизбежно следующим изменениям этой идиоплазмы в сторону ее усложнения и тем самым совершенствования организации. Сводя к минимуму роль естественного отбора, Негели считает свой принцип совершенствования основным фактором эволюционного процесса. Эту эволюцию идиоплазмы Негели пытается объяснить на физико-химической основе.

Таким образом, теория Негели является механистической теорией, перерабатывающей по-своему основной идеалистический принцип Ламарка — принцип градации. Негели понимает эволюцию в основном как механо-физиологический процесс, заложенный в самой структуре идиоплазмы и независимый от внешней среды. Этот метафизический отрыв внешнего от внутреннего характерен для учения Негели и объективно ведет к идеалистическому пониманию эволюционного процесса, потому Негели больше чем кого-либо другого следует считать основоположником неоламаркизма.

У упомянутых трех эволюционистов — Спенсера, Геккеля и Негели, а тем более у Ламарка, можно найти уже зачатки тех различных путей, по которым пошло дальнейшее развитие неоламаркистских теорий:

1. *Психоламаркизм*, характерным представителем которого явился американский палеонтолог Коп, а также Бетлер, Паули и др. Одни из них говорят об особой силе роста — *батмизме* (Коп), другие об *особой мнеме, клеточной памяти*, но всегда об особой силе, целесообразное действие которой определяет эволюционный процесс. Это, конечно, явно реакционная, виталистическая ветвь неоламаркизма.

2. *Механоламаркизм*, который, собственно, имеет мало общего с Ламарком. Механоламаркисты (Каммерер, Смирнов и др.) пытаются объяснить эволюцию непосредственным, прямым влиянием среды на организм, признавая наследование приобретенных признаков и весьма умаляя роль естественного отбора. Они признают, таким образом, *адекватность* среды изменений, происходящих под влиянием внешних условий. В этом отношении они являются безусловно ламаркистами, но, признавая *прямое* влияние среды и отрицая принцип градации, они как будто ближе к взглядам Ж. Сент-Илера, если бы не то обстоятельство, что, как мы видели выше, Ж. Сент-Илер считал, что под влиянием среды возникают не всегда адекватные среде изменения.

Таким образом, у механоламаркистов, несмотря на то, что они считают себя материалистами, наряду с явным механицизмом скрыты определенные идеалистические черты — молчаливое признание имманентной целесообразности. В то же время это учение сводит процесс эволюции к изменчивости под влиянием внешних факторов.

3. От Ламарка и Негели ведут свое начало в конце концов и различные теории *ортогенеза* и *ногогенеза*. *Ортогенез* — значит развитие в определенном направлении; *ногогенез* — закономерное развитие.

Характерной в этом отношении является теория ногогенеза Берга, представляющая собой сочетание ортогенеза (ортогенез есть и у Негели в его принципе совершенствования в определенном направлении и у других неоламаркистов XIX в.) с явно реакционным, виталистическим пониманием эволюции. Берг обрушивается на Дарвина главным образом за то, что Дарвин придавал особенное значение в эволюции неадекватной, случайной изменчивости, т. е. на то, что как раз наиболее правильно и ценно у Дарвина. Берг игнорирует современную науку, давшую прекрасное подтверждение взглядов Дарвина в учении о мутационной изменчивости.

Берг открыто признает изначальную целесообразность и полагает, что эволюция идет закономерно в результате активного приспособления организмов к среде.

Неодарвинизм возникает впервые в учении Уоллеса, а главным образом в учении известного биолога XIX в. А. Вейсмана. Вейсман придает особен-

но большое значение естественному отбору, говоря о «всемогуществе» этого фактора в эволюции. В основе учения Вейсмана лежит его теория зародышевой плазмы, под которой Вейсман понимает особую плазму, носительницу наследственных свойств. Эта зародышевая плазма имеется только в половых клетках и клетках зародышевого пути, тогда как соматические клетки лишены ее; она состоит из особых носителей наследственных свойств — *детерминантов*. Зародышевая плазма независима от сомы, и изменения этой последней не влияют на зародышевую плазму. На основе этой теории Вейсман строит полное отрицание наследования приобретенных признаков. Новые наследственные признаки, по Вейсману, возникают вследствие *амфимиксиса*, т. е. слияния наследственных плазм при оплодотворении; лишь позже Вейсман пришел к признанию возможного изменения, но в некоторой ограниченной степени, зародышевой плазмы помимо амфимиксиса.

В учении Вейсмана мы находим ряд интересных моментов и верных мыслей, а именно: признание существования особых носителей наследственности и приурочение их местонахождения к хромосомам ядра; отрицание наследования приобретенных признаков и решительную критику положения ламаркизма; утверждение о том, что половые клетки не происходят из соматических, откуда современное учение о зародышевом пути (гл. IX). Но в целом его теория является неверной, в значительной степени метафизической и идеалистической.

Неверно, что зародышевая плазма есть только в половых клетках. Мы знаем уже, что в онтогенезе не имеют место неравнонаследственные деления и все клетки, имеющие ядро, имеют и наследственные факторы. Соматические клетки и клетки зачаткового пути не этим отличаются, а тем, что соматические клетки являются специализированными, приспособленными к определенной и узкой функции в отличие от зародышевых клеток. Приобретенные признаки действительно не наследуются, потому что невозможна адекватность соматических изменений и изменений в зародышевой плазме. Далее, все современное учение о мутациях немыслимо без признания изменчивости зародышевой плазмы (неадекватной среде), Вейсман же придает этому сравнительно мало значения, придавая большее значение амфимиксису.

Работы Вейсмана оказали большое влияние на биологов конца XIX и начала XX в. и в положительную и в отрицательную сторону. Положительное влияние Вейсмана вытекает из верных моментов его теории. Их мы уже отметили выше.

Но учение Вейсмана со всеми его отрицательными моментами послужило источником для большого количества извращений как в среде современных дарвинистов, так и среди биологов других направлений.

Важнейшие из этих извращений следующие:

1. *Автogenesis*. — так называется учение, полагающее, что наследственные изменения возникают самопроизвольно, вне всякой зависимости от внешней среды. Это учение представляет собою яркий пример метафизического отрыва внутреннего от внешнего. Собственно

теория автогенеза ведет свое начало от Ламарка (точнее от его принципа градации), она есть и у Негели, но у современных неodarвинистов этот принцип сочетается с теорией независимости зародышевой плазмы Вейсмана. У Вейсмана самого еще нет автогенеза, он не принимает саморазвития. Напомним, что новые наследственные признаки, по Вейсману, возникают или вследствие амфимиксиса, или вследствие возможного изменения зародышевой плазмы под влиянием действий внешних условий прямо на зародышевую плазму (не через сому). Автогенез, признание которого мы находим у многих генетиков, и в частности у Филиппенко, является учением по существу идеалистическим.

2. Развитие науки о наследственности — генетики — в первое десятилетие XX в. и формальный характер этой науки на этом этапе привели некоторых генетиков (Бэтсон, Лотси) к полному отрицанию изменчивости гена, к позиции, по существу отрицающей эволюционный процесс. Это особенно ярко отразилось в теории Лотси об «эволюции на основе гибридизации при постоянстве видов». Лотси, таким образом, возвращается к Линнею и считает виды постоянными. Новые виды, однако, возникают в результате скрещивания между видами и перекомбинации генов. Метафизичность, и притом слишком грубая, этой теории ясна, и она только показывает наряду с психо-ламаркизмом Копы, помогенезом Берга и т. п., к какому оскудению мысли приходит часто буржуазная наука, раздираемая глубоким кризисом, отражающим общий кризис капиталистической системы.

*Мутационная
теория де-Фриза*

Несколько особняком среди различных теорий стоит теория де-Фриза — его *мутационная теория*. Де-Фриз, один из крупнейших биологов, работающих и до настоящего времени, дал очень много ценных работ.

Особенно важно изучение им появления мутаций у *Oenothera lamarckiana*. Эти работы и привели де-Фриза к созданной им мутационной теории. Суть его взглядов заключается в том, что виды не есть результат эволюции путем медленного накопления мелких наследственных изменений, но что они «возникают внезапно». Многие из полученных де-Фризом мутаций энотеры он считал такими, возникшими внезапно, скачкообразно, новыми видами. Кроме того, де-Фриз полагал, что этот процесс видообразования путем мутаций у данного вида происходит периодически, т. е. долгое время вид остается неизменным — он переживает *премутационный* период, который может длиться тысячи лет. Этот период в жизни каждого вида сменяется *периодом мутаций*, когда наблюдается усиленный процесс видообразования. Какие из этих новых видов уцелеют, а какие вымрут — это уже решается естественным отбором. Де-Фриз не решает далее вопроса о том, какова причина мутирования, но полагает, что она связана с изменениями в половой клетке.

Не умаляя крупнейших заслуг де-Фриза в его экспериментальных работах, следует заметить, что его теория построена на неверных основаниях. Единственно верно то, что мутации вообще оказались действительно теми изменениями наследственного характера, которые имеют исключительно большое значение в эволюционном процессе. Но мутации далеко не всегда представляют собою значительные изменения, хотя являются скачкообразными, и во всяком случае появление

мутация еще далеко не представляет собою возникновения нового вида или даже разновидности.

По существу мутационная теория является механистичной, так как де-Фриз сводит процесс видообразования к процессу изменчивости. С нашей точки зрения возникновение нового вида есть скачок в процессе филогенеза, но скачок диалектический, представляющий собою перерыв непрерывности, а процесс филогенеза мы не сводим к изменчивости, а потому и естественный отбор не является лишь фактором, сохраняющим появившиеся новые виды, как это полагал де-Фриз, но важнейшим фактором в процессе видообразования. Наконец, мутационные периоды, составляющие очень существенный момент теории де-Фриза, оказались несуществующими в действительности.

Мы дали краткий обзор основных направлений, возникших в эволюционном учении в последарвиновский период; на ряде других теорий мы не останавливаем внимания, относя более подробное их изучение к специальному курсу.

Мы видели, что целый ряд достижений биологических наук дает возможность внести те или иные исправления в учение Дарвина; наследственность приобретенных признаков, понимание процесса наследственной мутационной изменчивости, лучшее знание процессов филогенеза, разобранные нами в отделах о доказательствах эволюции, — все это дает возможность подвести под теорию естественного отбора более серьезные основания. Но ни одной теории из множества появившихся за 75 лет, прошедших со времени выхода в свет «Происхождения видов», не удалось подняться до уровня дарвиновой теории. Освобожденная от методологических и фактических ошибок, она является и может быть основой для дальнейшей разработки эволюционного учения.

ЛИТЕРАТУРА

Этот отдел курса мы считаем необходимым проработать не только по данному учебнику, но и использовать следующие работы в оригинале:

1. Дарвин, Происхождение видов.
2. Маркс, Энгельс, Ленин о биологии, сборник, содержащий высказывания основоположников марксизма-ленинизма по различным вопросам биологии.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Дарвин, Автобиография.
 2. Ильинский, Чарльз Дарвин.
 3. Филиппенко, Эволюционная идея в биологии. По указанным выше причинам необходимо к этой книге особенно критическое отношение.
 4. Дарвинизм, марксизм, ленинизм, сборник.
 5. Де-Фриз, Избранные произведения.
 6. Вейсман, Лекции по эволюционной теории, ч. I.
-

ГЛАВА XVIII

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА

СОДЕРЖАНИЕ. Факты, доказывающие животную природу человека. Рудиментарные органы. Атавизм. Данные эмбриологии. Положение человека среди животных. Палеонтологические данные, подтверждающие единство происхождения человека и человекообразных. Переходные формы между современным человеком и обезьянами. Синантроп. Неандертальский и гейдельбергский человек. Кромапийский человек. Процесс очеловечения обезьяны

Одновременно с вопросом о происхождении органического мира стал в науке и вопрос о происхождении человека. В сущности, мысль о естественном происхождении человека не нова. Она обнаруживается в легендах очень многих народов и лишь с распространением религии отодвигается на задний план и заменяется верой в творение и божественное происхождение человека.

Еще до того как появились научные работы, пытавшиеся разрешить проблему естественной эволюции органического мира, у целого ряда ученых и мыслителей мы находим указания на естественное происхождение человека, но эти указания, конечно, носили весьма мало доказательный характер, и часто эти представления были весьма фантастичны.

Замечательно, что великий шведский натуралист Карл Линней (XVIII в.), положивший начало классификации органических форм, включил человека в свою систему, поместив его в класс млекопитающих, в отряд приматов под именем *Homo sapiens* — человек разумный. Надо помнить, что Линней стоял на точке зрения постоянства видов и, стало быть, признавал акт творения органических форм, в том числе и человека. И, однако, имея в виду зоологические признаки человека, ему ничего не оставалось делать, как поместить его в своей системе в отряд приматов вместе с полуобезьянами и обезьянами.

В 1809 г., в своей «Философии зоологии» Ламарк в конце I части этой книги ставит вопрос о происхождении человека. Не решаясь прямо сказать, что человек произошел естественным путем, как и все другие организмы, он пишет:

«Если бы человек отличался от животных только своей организацией, то нетрудно было бы показать, что те признаки его строения, на основании которых он выделяется со всеми своими разновидностями в особое семейство, являются все без исключения результатом перемен, давно происшедших в его действиях, и привычек, воспринятых им и ставших исключительной принадлежностью особей его вида». Далее Ламарк дает картину того, как мог произойти человек от чет-

верорукит, применяя при этом свой принцип изменения привычек и упражнения или неупражнения органов, и заканчивает: «Вот к каким выводам можно было бы прийти, если бы человек, рассматриваемый нами в качестве первенствующей породы, отличался от животного только признаками своей организации и если бы его происхождение не было иным».

Такая осторожность понятна, конечно, во время Ламарка, но мы знаем, что и взгляды Ламарка на эволюционное происхождение органических форм не были встречены сочувственно его современниками. Только появившееся в 1859 г. труда великого Дарвина, труда, отличавшегося достаточной обоснованностью и глубиной, послужило действительно моментом перелома во взглядах биологов.

Но в этом труде Дарвин не рассматривает еще вопроса о происхождении человека, не делая в то же время никаких оговорок, а, наоборот, указывает, что его теория может пролить свет на вопрос о происхождении человека. Естественно, что с распространением книги Дарвина об органической эволюции немедленно же различные биологи, ставшие на эволюционную точку зрения, начинают распространять принцип эволюции и на человека (Гексли, Геккель и др.).

Наконец, в 1871 г. вышла книга Дарвина «Происхождение человека и половой отбор», в которой Дарвин со свойственной ему тщательностью и обоснованностью ставит вопрос об естественном происхождении человека и доказывает его происхождение от нижеорганизованных форм, кладя в основу этой эволюции те же принципы борьбы за существование и естественного отбора.

Надо не забывать, что, несмотря на благоприятную почву, которую нашло эволюционное учение Дарвина среди биологов, оно вскоре было встречено бешеной атакой со стороны тех, кому новые эволюционные воззрения или были невыгодны, подрывая корни религиозных верований, или кому казалось унижением считать человека родственником обезьянам и другим животным. По этому поводу Дарвин в конце своей книги пишет:

«Что до меня касается, я бы скорее желал быть потомком храброй маленькой обезьянки, которая не побоялась броситься на страшного врага, чтобы спасти жизнь сторожа, или старого павиана, который, опустившись с горы, вынес с триумфом молодого товарища из стаи удивленных собак, чем быть потомком дикаря, который наслаждается мучениями своих неприятелей, приносит кровавые жертвы, убивает своих детей без всяких угрызений совести, обращается со своими женами как с рабынями, не знает никакого стыда и предается грубейшим суевериям».

«Человеку можно простить, если он чувствует некоторую гордость при мысли, что он поднялся, хотя и не собственными усилиями, на высокую ступень органической лестницы; и то, что он на нее поднялся вместо того, чтобы быть поставленным здесь с самого начала, может внушить ему надежду на еще более высокую участь в отдаленном будущем».

Данные науки, доказывающие родство человека с животными, какими располагал Дарвин, были значительны, но эти данные еще более умножились в дальнейшем и продолжают увеличиваться и в наши дни. Сравнительная анатомия, эмбриология и палеонтология дают в

настоящее время богатый материал для доказательства родства человека с животным.

Рассмотрим вкратце лишь важнейшие из этих фактов и прежде всего факты, указывающие на животное происхождение человека.

Строго говоря, не требует особых доказательств тот факт, что в организации человека мы находим громадное количество признаков, общих ему и другим животным, особенно млекопитающим, с которыми в организации человека обнаруживается особенное сходство.

Изучение сравнительной анатомии человеческого и животного тела дает нам прежде всего убеждение в едином плане организации человека и других млекопитающих. Меньше общих черт мы находим у человека с другими классами позвоночных, но и здесь мы можем найти свойственные всем позвоночным черты.

Приведем несколько примеров.

Сравнение строения скелета человека и других млекопитающих, особенно обезьян, показывает, что у человека мы находим соответственные основные части костного скелета. Строение скелета конечностей в этом отношении особенно характерно. Так, передняя конечность (рука) человека — типичная пятипалая конечность, свойственная многим позвоночным животным. Те же части: плечо, предплечье и кисть, те же основные костные элементы в каждой из этих частей мы находим и у земноводных животных, и у пресмыкающихся, и у тех млекопитающих, которые имеют неизменную пятипалую конечность.

Правда, если мы сравним со скелетом руки человека скелет передней конечности лошади или коровы, птицы и некоторых других животных, мы обнаружим более резкое различие. Так, в кисти лошади мы находим только один палец, на конце которого вместо ногтя — копыто. Но в настоящее время известно, что отклонение в строении конечности многих позвоночных от пятипалого типа есть явление вторичное, есть результат приспособления к тем или иным условиям существования. Нам уже известно из главы XVII, что лошадь произошла от животных, живших в отдаленное время и имевших типичную пятипалую конечность.

Помимо скелета, и в строении всех других органов человек обнаруживает большое сходство с животными. Даже такой орган, который возвышает человека над всеми другими животными, каким является головной мозг, все же состоит из тех же отделов, что и мозг других позвоночных, с той разницей, что эти отделы неодинаково развиты. В частности, развитие полушарий большого мозга достигает наибольшего развития у человека.

Особенный интерес для доказательства животной природы человека имеют различные органы человеческого организма, слабо развитые и не имеющие, по видимому, значения, тогда как у других животных они играют большую роль.

Эти рудиментарные органы показывают, что предки человека имели их в развитом состоянии. У человека насчитывают до сотни различных рудиментарных органов.

Тело человека, в отличие от млекопитающих, покрыто волосным

покровом лишь в немногих местах. Но почти по всей остальной поверхности тела (за немногими исключениями) мы обнаруживаем мелкие волоски (более развитые у мужчин). Если сравнить расположение этих волосков (рудиментарных) с расположением волос, особенно у вышних обезьян, обнаружится большое сходство. Очевидно, предки человека были покрыты шерстью.

Когда нам холодно, у нас появляется так называемая «гусиная кожа». Никакого реального значения у человека это явление не имеет. Но известно, что у животных в таком случае подымается шерсть. Здесь также мы имеем дело с рудиментом.

Перечислим кратко некоторые другие рудиментарные органы человека.

Во внутреннем углу глаза у человека мы наблюдаем небольшую перепонку, повидному, не имеющую особого значения. У птиц в этом месте развито «третье веко» — *мигательная перепонка*. *Зубы мудрости* у человека имеют только отрицательное значение. Они появляются с наступлением зрелого возраста, а у некоторых людей не появляются вовсе. Они легко портятся, теснят и сильно сдвигают остальные зубы, чем вызывается их более ранняя порча.

Червеобразный отросток (аппендикс) слепой кишки, частое заболевание которого требует оперативного вмешательства, является рудиментом более развитой у предков человека слепой кишки.

Нёбные складки, которые мы можем легко пощупать языком, представляют рудимент сильно развитых нёбных валиков у травоядных животных (рис. 294).

Из этого краткого и далеко не полного перечня видно, что человек, строение которого мы привыкли считать весьма совершенным, обладает рядом рудиментарных несовершенных органов, часто приносящих ему большой вред. Наличие этих рудиментарных органов можно объяснить только тем, что у предков человека они достигали большого развития и имели большое значение.

Атавизм

В строении некоторых людей иногда наблюдается, что эти рудиментарные органы оказываются ненормально развитыми, что особенно подчеркивает родство человека с животными.

Подобное явление носит название *атавизма*, или возврата к предкам. Так, известны случаи появления на свет людей, все тело которых или значительные участки покрыты густыми волосами.

Эта волосатость может быть двух родов. Или имеет место чрезмерное развитие на некоторых участках тела того рудиментарного волосяного покрова, который имеется у каждого человека, или эта волоса-

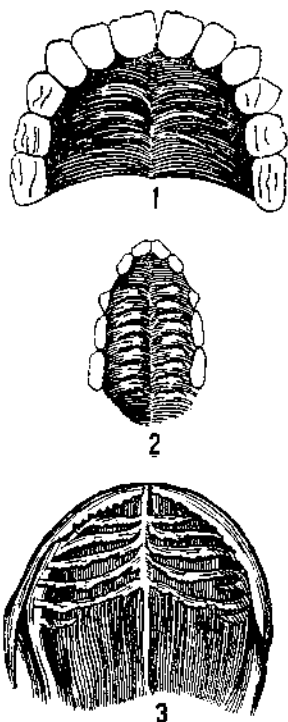


Рис. 294. Нёбные складки: человека (1), шота (2) и зародыша человека (3)

тость заключается в том, что лицо и тело покрыты мягкими, длинными, шелковистыми волосами. В этом случае сохраняется зародышевый волосной покров, который всегда имеет зародыш человека до 6-го месяца и который затем нормально сменяется рудиментарным волосным покровом.

У человека нет хвоста, как и у высших обезьян. Однако известны случаи рождения хвостатых людей с небольшим, лишенным позвонков, но все же ясно заметным хвостом. При этом следует иметь в виду, что наличие хвостобразного придатка может быть объяснено ничем общим с атавизмом не имеющими причинами и носит чисто патологический характер. То же следует сказать о волосатости.

Часто бывает, что клыки у некоторых людей бывают очень сильно развиты. Наконец, довольно часто встречается наличие добавочных сосков на теле человека, подобно тому как это наблюдается у более низко организованных млекопитающих.

Данные эмбриологии

Эмбриология дает особенно интересный материал для установления родства человека и животных. Особенно интересно сравнение зародышей человека и животных на ранних стадиях развития (рис. 275).

При сравнении таких ранних стадий развития различных животных обнаруживается прежде всего удивительное сходство зародышей самых различных позвоночных животных, и чем более поздние стадии мы сравниваем, тем различие между зародышами выступает резче. Мы убеждаемся, что зародыш человека на ранних стадиях развития мало отличим от зародыша собаки, кролика, даже лягушки или рыбы. На немного более поздней стадии, когда начинается закладка конечностей, мы можем обнаружить у зародыша человека целый ряд черт, характерных и для зародышей других животных и представляющих исключительный интерес (рис. 277).

Нам уже известно, что у зародыша человека также есть зачатки жаберных щелей и соответствующее расположение сосудов. Не указывает ли это на происхождение человека вместе с другими млекопитающими от водных животных? Конечно, иного объяснения этой особенности зародыша человека мы дать не можем.

Далее мы видим, что конечности закладываются очень сходно у различных животных и человека, так же, как и другие органы: что в общем закладка и развитие других органов идет вначале сходно, а затем начинает все более и более уклоняться в связи с особенностями того или иного животного.

Наконец, следует обратить внимание еще на одну особенность человеческого зародыша на этой ранней стадии. У него ясно виден довольно большой зачаток хвоста, служащего продолжением позвоночника. На более поздних стадиях этот зачаток уменьшается и затем исчезает.

Выше было указано, что на 6-м месяце развития зародыш человека весь, за исключением ладоней рук и ступней ног, бывает покрыт особым зародышевым волосным покровом, который затем выпадает.

Замечательно, что расположение этих нежных волосков соответствует расположению волос у других высших млекопитающих. Это также свидетельствует о происхождении человека от покрытых шерстью животных.



Меликрия, стрелкообразная...

1. Бабочка из рода отекливые — *Portschinka*...
2. *Portschinka*...
3. *Portschinka*...
4. *Portschinka*...
5. *Portschinka*...
6. *Portschinka*...
7. *Portschinka*...
8. *Portschinka*...
9. *Portschinka*...

у человека имеются в тобе: его длино в тело человека мантижа, которая имеет вид волоса. В этом случае сохраняется зародышевый характер. И человек, который всегда имеет зародыш человека до рождения, который затем превращается в органы с рудиментарным характером, например, хвост.

У человека нет хвоста, как и у многих обезьян. Однако изредка случаются рождения хвостатых людей с небольшим, лямпочным подвешиванием, но все же ясно заметным хвостом. При этом следует иметь в виду, что наличие хвостобразного прироста может быть объяснено наличием общего с атавизмом, а именно, причинами и имеет часто патологический характер. Но все же следует сказать о его существовании.

Часто бывает, что и язык у некоторых людей бывает очень сильно развит. Как и язык, довольно часто встречается наличие неблагодарных органов, например, человека, подобно тому как это наблюдается у обезьян и у некоторых приматов.

Эмбриология дает особенно интересный материал для установления родства человека и животных. Особенно интересно сравнение зародышей человека с зародышами животных на ранних стадиях развития (рис. 275).

При сравнении таких ранних стадий развития различных животных обнаруживаются сходства, которые свидетельствуют о том, что зародыш человека имеет общие черты с зародышами животных, и чем больше сходство, тем ближе родство. Мы знаем, что зародыш человека имеет сходство с зародышами животных, например, с зародышами рыбы, лягушки или рыбы. Но в то же время зародыш человека имеет сходство с зародышами других животных, например, с зародышами птиц, млекопитающих и других животных. Это свидетельствует о том, что зародыш человека имеет общие черты с зародышами других животных, и чем больше сходство, тем ближе родство. Мы знаем, что зародыш человека имеет сходство с зародышами животных, например, с зародышами рыбы, лягушки или рыбы. Но в то же время зародыш человека имеет сходство с зародышами других животных, например, с зародышами птиц, млекопитающих и других животных. Это свидетельствует о том, что зародыш человека имеет общие черты с зародышами других животных, и чем больше сходство, тем ближе родство.

Известно, что у зародыша человека также есть зачатки жаберных щелей и соответствующее расположение сосудов. Но указывает ли это на происхождение человека вместе с другими млекопитающими от водных животных? Конечно, много объяснения этой особенности зародыша человека мы дать не можем.

Известно также, что конечности закладываются очень рано у зародыша человека и человека, так же, как и другие органы. Это указывает на то, что развитие других органов идет вначале сходно, а затем постепенно более и более уклоняется в связи с особенностями того или иного животного.

Наконец, следует отметить еще одну особенность человека: зародыш человека имеет сходство с зародышами других животных, например, с зародышами рыбы, лягушки или рыбы. Но в то же время зародыш человека имеет сходство с зародышами других животных, например, с зародышами птиц, млекопитающих и других животных. Это свидетельствует о том, что зародыш человека имеет общие черты с зародышами других животных, и чем больше сходство, тем ближе родство.

Важно было указать, что на 6-м месяце развития зародыш человека имеет сходство с зародышами других животных, например, с зародышами рыбы, лягушки или рыбы. Но в то же время зародыш человека имеет сходство с зародышами других животных, например, с зародышами птиц, млекопитающих и других животных. Это свидетельствует о том, что зародыш человека имеет общие черты с зародышами других животных, и чем больше сходство, тем ближе родство.

Важно было указать, что на 6-м месяце развития зародыш человека имеет сходство с зародышами других животных, например, с зародышами рыбы, лягушки или рыбы. Но в то же время зародыш человека имеет сходство с зародышами других животных, например, с зародышами птиц, млекопитающих и других животных. Это свидетельствует о том, что зародыш человека имеет общие черты с зародышами других животных, и чем больше сходство, тем ближе родство.

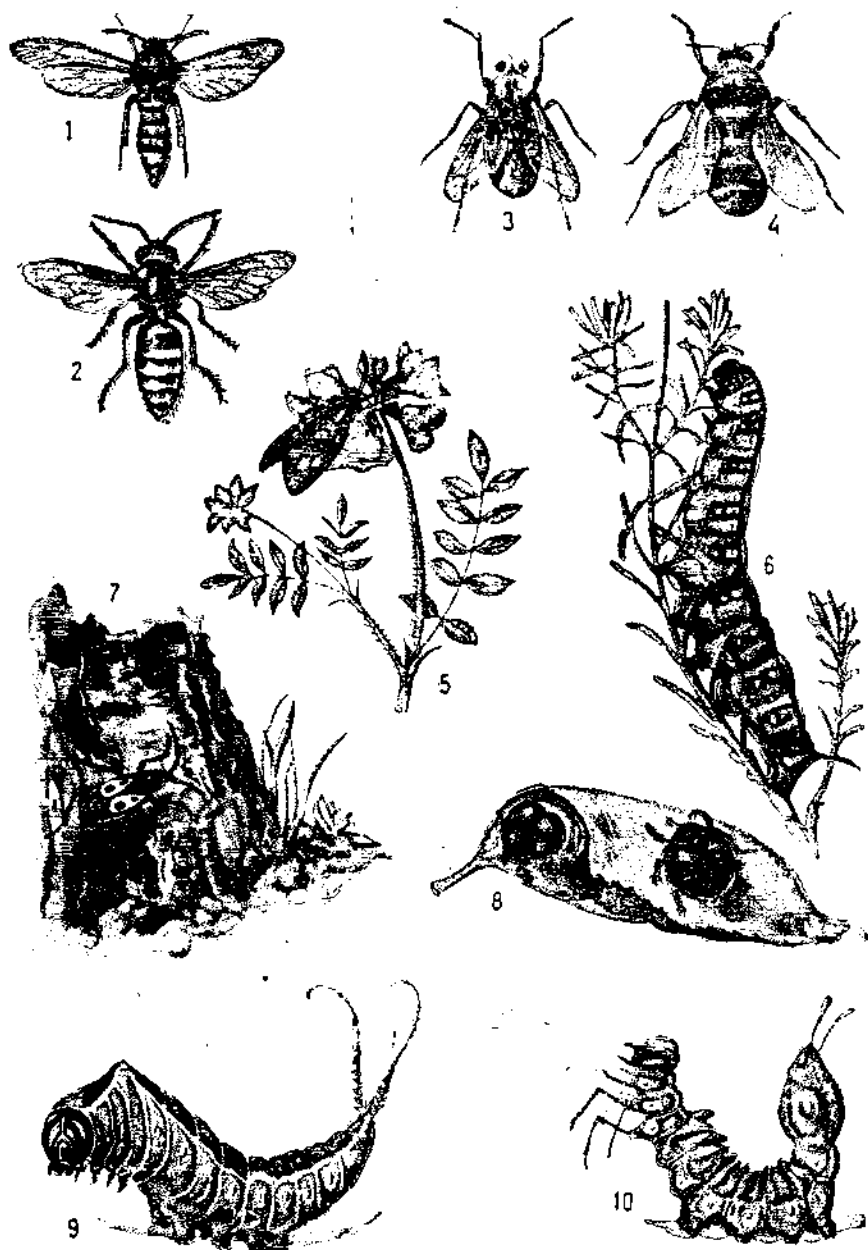


ТАБЛИЦА II

Мимикрия, «предостерегающая» окраска и движения «угрозы»

1. Бабочка изовая стеклянница — *Trochilium scabroniformis* похожая на осу — *Vespa scabro* (2). 3. Муха — *Portschinskia przewalskii* похожая на шмеля — *Bombus semenovi* (4). 5. Таволговая пестрянка — *Zygana filipendulae*. 6. Гусеница молочайного бражника — *Deilephila euphorbiae*. 7. Клещ — *Eutrogosia apteris*. 8. Голова гусеницы — *Ismene badje* похожая на божью коровку — *Chilocorus*. 9. Поза «угрозы» гусеницы гарпии — *Dicranura vinula*. 10. Поза «угрозы» гусеницы *Stauropus tagi*.

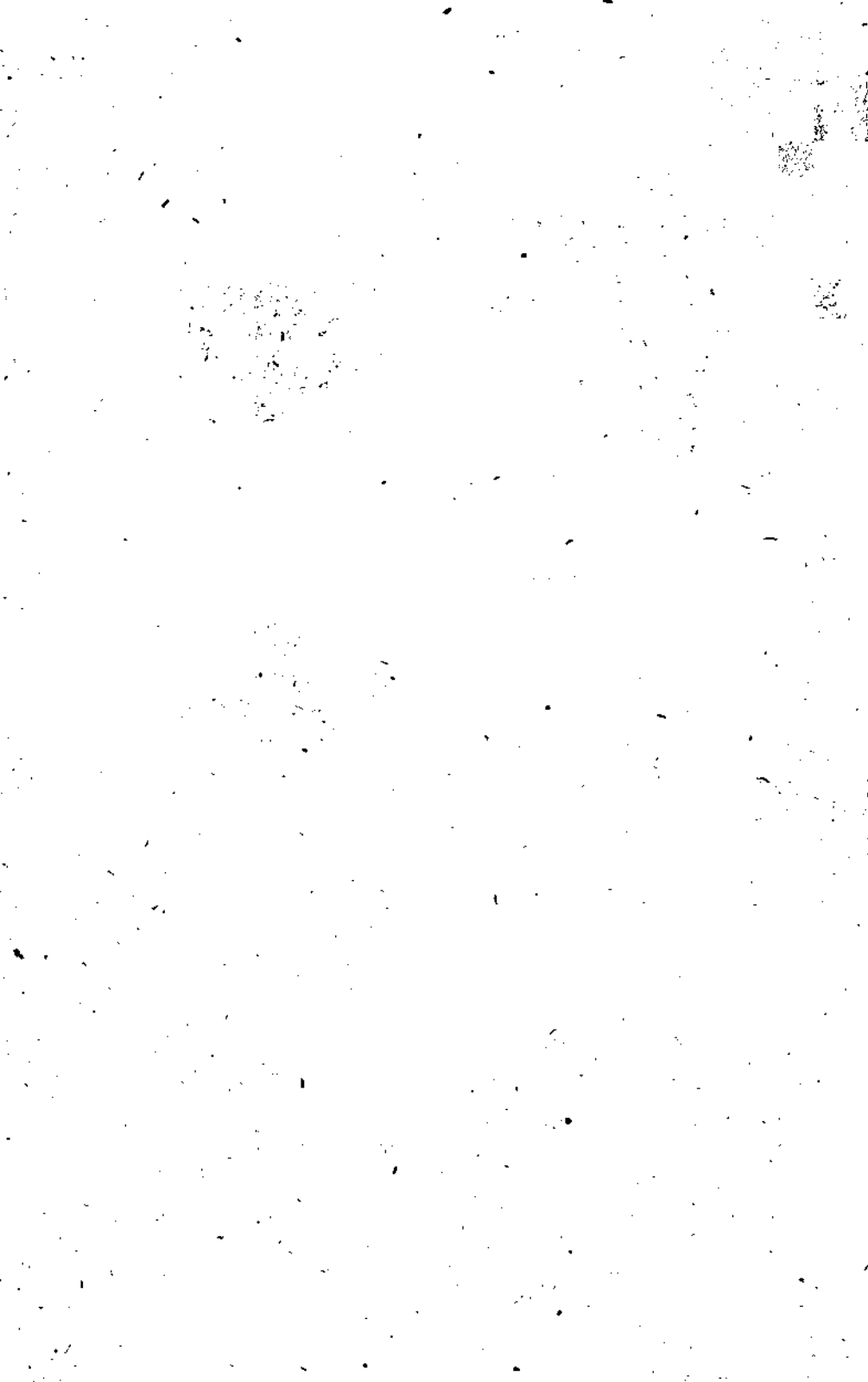




Рис. 295. Лемуры Мадагаскара

1 — Индри (*Lichanotus indri*); 2 — варр (*Lemur varius*); 3 — покуманн (*Haplorhina griseus*); 4 — кошачий макн (*Chirogaleus uricifer*); 5 — карликовый макн (*Microcebus myoxi*); 6 — рукоконка (*Chiromys madagascariensis*)

Положение человека
среди животных

Итак, человек, несомненно, общего происхождения с другими позвоночными животными.

Современная зоологическая систематика распределяет все известные виды по типам, классам, отрядам, семействам.

В какую группу мы должны отнести человека, в какой отряд, класс и т. д.?

Класс млекопитающих состоит из целого ряда отрядов: сумчатых грызунов, копытных, хищных, приматов и др.

Из всех этих отрядов невольное внимание по наибольшему сходству с человеком останавливается на приматах (*Primates*). К этому отряду относится значительная и довольно разнообразная группа животных: обезьяны Старого и Нового Света. К приматам наиболее близок отряд полуобезьян (*Prosimia*), характерными представителями которых являются лемуры (рис. 295).

Среди приматов мы различаем две большие группы.

1. Обезьяны Нового Света, населяющие Южную Америку, или, как их еще называют, широконосые обезьяны (сем. *Platyrrhini*) (рис. 296). По целому ряду особенностей: наличию хвоста, форме носа и, главное, наличию трех предкоренных зубов (в отличие от 2 у человека), эти обезьяны довольно сильно отличаются от человека. Есть и еще целый ряд других отличий. Так, например, представители семейства игрунгов (тоже обезьяны Нового Света) имеют на всех пальцах, кроме большого, когти вместо ногтей. Для других



Рис. 296. Обезьяны Южной Америки

Слева — фави (*Cebus fatuellus*), справа — каудины (*Cebus caracinus*)

обезьян Нового Света характерно, что их большой палец на руках не противопоставляется другим.

2. Второй подотряд приматов составляют так называемые *узконосые* обезьяны Старого Света (*Catarrhini*), населяющие леса Африки, Азии и прилегающих островов. По форме носа, более близкой к человеку, их называют узконосыми обезьянами. Число зубов у них то же, что и у человека.

Большая часть этих обезьян — типичные четверорукие животные (мартышки, макаки, павианы и др.). Их относят к семейству мартышек — *Cercopithecidae*. Они (рис. 297) передвигаются на четырех конечностях. Характерно для них наличие хвоста и седалищных мозолей. Эти последние признаки, так же как и наличие защечных мешков, отличают этих обезьян от человека.

Таким образом, мы видим, что мартышковые обезьяны Старого Света в целом ряде признаков обнаруживают значительно большее сходство с человеком, чем обезьяны Нового Света, но все же целый ряд признаков показывает, что не они являются ближайшими родственниками человека. По данным А. Кейса, из 1065 изученных особенностей человека лишь 53 — общих человеку и мартышковым узконосым обезьянам и 623 — общих человеку и особой высшей группе узконосых обезьян — *человекообразным*.

Эта группа обезьян представлена в настоящее время на земном шаре всего четырьмя родами: шимпанзе, горилла, оранг-утан и гиб-

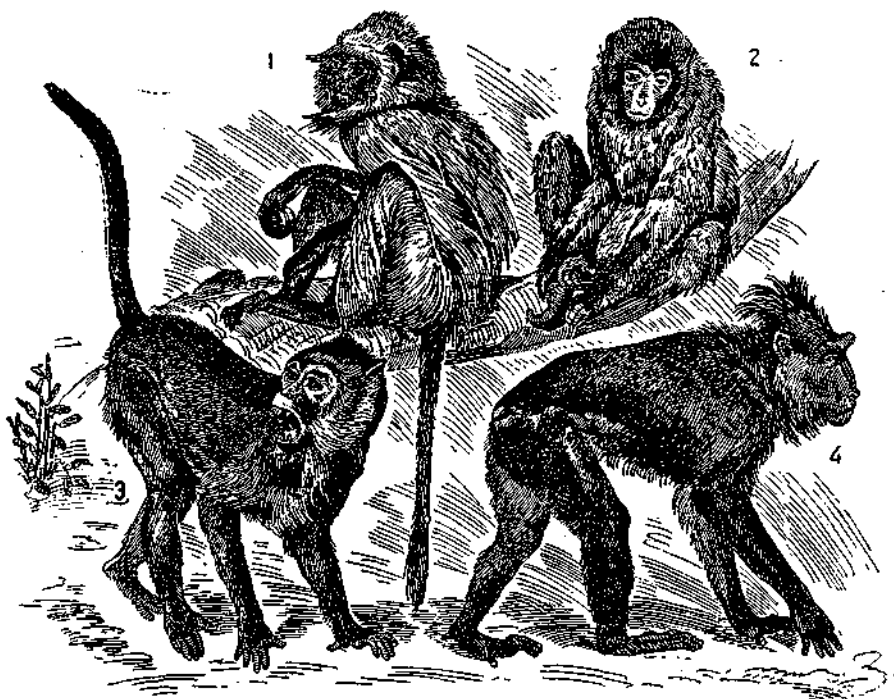


Рис. 297. Узконосые обезьяны (*Cercopithecidae*)

1 — тонкотелая обезьяна (*Semnopithecus entellus*); 2 — японский макак (*Macacus speciosus*); 3 — обыкновенный макак (*Macacus cynomolgus*); 4 — черный павиан (*Cynopithecus niger*)

бон. Из них шимпанзе и горилла живут в Центральной и Западной Африке, а оранг-утан и гиббон — на юго-востоке Азии (рис. 298, 299 и 300).

Как уже было указано, они характеризуются целым рядом общих признаков с человеком. К числу таких признаков относятся следующие главнейшие: количество зубов, равное человеческим, наличие червеобразного отростка слепой кишки, значительное сходство в строении скелета и ряда особенностей в строении черепа, отсутствие хвоста, зашечных мешков и седалищных мозолей.

Из этих обезьян, несомненно, наибольшее сходство с человеком мы находим у африканских обезьян и особенно у шимпанзе (рис. 300). Дальше всего от человека, несомненно, гиббон, который современными зоологами выделяется даже в особое семейство — гиббонов.

Конечно, наряду с большим сходством между человекообразными и человеком мы должны отметить и целый ряд отличий.

Тело этих обезьян покрыто шерстью.

Человекообразные обезьяны — не двуногие и двурукие, как человек, а четверорукие животные. Передние конечности у них длиннее задних, а ступни задних имеют хватательный характер с очень подвижным большим пальцем. Мы знаем, что нога человека в этом отношении очень сильно отличается от ноги обезьян. Пальцы ступни



Рис. 298. Оранг-утан; самец (*Simia pygmaeus*)

человека развиты слабо и малоподвижны, зато ступня образует свод и не так плоска, как у человекообразных обезьян. Это очень существенная особенность, дающая возможность человеку тверже стоять на задних ногах. Замечательно, что у детей и у зародышей человека большой палец более развит, чем у взрослого человека, и ступня, таким образом, у ребенка носит более обезьяньи черты.

Человекообразные обезьяны передвигаются очень своеобразно. Они хорошо лазают по деревьям или передвигаются на задних ногах, держась руками за ветви деревьев. По открытому месту они обычно передвигаются, опираясь на руки, в полусогнутом положении. При этом они опираются на тыльную сторону пальцев рук, что отличает их от мартышковых узконосых обезьян, опирающихся на ладонь.



Рис. 299. Молодая горилла (*Gorilla gorilla*)

Другой особенностью человекообразных обезьян является отсутствие той характерной изогнутости позвоночника, которая наблюдается у человека и которая, несомненно, связана с его прямоходящим положением (рис. 301).

На черепе гориллы мы наблюдаем развитые костные гребни, к которым прикрепляются поддерживающие голову сильные мышцы. Лицевая часть черепа гориллы и других человекообразных характеризуется более мощным развитием челюстей, сильно выступающими надбровными дугами и покатым лбом (рис. 302).

Сравнение мозга человека и обезьяны показывает, наконец, наибольшее развитие полушарий и извилин на них у человека и большее сходство мозга человека с мозгом человекообразных, чем с мозгом низших узконосых обезьян (рис. 303).

Поэтому, несмотря на целый ряд отличительных признаков, мы должны признать наибольшую близость человека именно к человекообразным обезьянам.

В конце концов, во многих отношениях сходство между человеком и этими обезьянами значительно большее, чем между ними и узконосыми мартишковыми обезьянами Старого Света, а тем более широконосими обезьянами Южной Америки. Это сходство оказывается еще большим при сравнении зародышевого развития обезьян и человека, а также благодаря целому ряду общих физиологических черт.

Так, например, человекообразные подвержены многим заболеваниям, свойственным человеку, например туберкулезом, сифилисом и др., а также, что связано одно с другим, обнаруживают большое сходство в химическом составе крови. На основании всех этих данных зоологи относят человека к отряду приматов, выделяя его при этом в особое семейство «людей», наиболее близкое к семейству человекообразных.

В общем систематика приматов может быть представлена в виде следующей таблицы:

отряд приматы (Primates)	1. подотряд широконосых обезьян (Platyrrhini)	<ul style="list-style-type: none"> 1. сем. цebuсов (Cebidae) 2. сем. игрунгов (Hapalidae)
	2. подотряд узконосых обезьян (Catarrhini)	<ul style="list-style-type: none"> 1. сем. мартышковых (Cercopithecidae) 2. сем. гиббопов (Hylobatidae) 3. сем. человекообразных (Antropomorphae) 4. сем. людей (Hominidae)



Рис. 300. Молодой шимпанзе *Antropopithecus chimpanse*

Таким образом, сравнительное изучение строения человека и животных приводит к неизбежному признанию единства их организации, а сравнение человека с различными группами приматов показывает, что человек должен быть отнесен к отряду приматов, среди которых наиболее близки человеку современные чело-

векообразные обезьяны. Поэтому естественно предположить, что человек произошел от каких-то, ныне вымерших, форм, которые являлись общими предками и человека и современных антропоморфных обезьян. Для разрешения этого вопроса имеют особенно большое значение палеонтологические данные.

Палеонтологические данные, подтверждающие единство происхождения человека и человекообразных

Нельзя сказать, что ископаемые данные как о предках человека, так и об общих предках обезьян и человека достаточно велики, но все же того, чем рас-

полагает современная наука, вполне достаточно для положительного ответа на интересующий нас вопрос. Мы не будем останавливать внимания на ряде интересных данных, дающих возможность понять эволюцию отряда приматов, представление о которых можно получить из приводимой ниже схемы (рис. 304). Нас интересует вопрос о том, известны ли такие ископаемые формы приматов, которые дали бы возможность связать воедино происхождение современных человекообразных и человека и установить филогенетическую связь между человеком и человекообразными, с одной стороны, и остальными приматами — с другой. Такими данными располагает современная наука, хотя нельзя сказать, чтобы они были достаточно полны.

В первой половине третичного периода, в олигоценовую эпоху, на севере Африки жили обезьяны, которых относят к общим предкам всех гиббонов, человекообразных и человека, связывающих их с остальными приматами (рис. 304). Остатки такой обезьяны были найдены в Египте. Эта форма получила название *проплиопитека*.

Другой интересной формой являются жившие во второй половине третичного периода *дриопитеки*, которые по своим признакам считаются обобщенными формами для части человекообразных обезьян (шимпанзе, горилла) и человека. Дело в том, что ветвь гиббона гораздо раньше отделилась от общего ствола, затем отделилась ветвь оранга, для которых известны ископаемые формы, связывающие их с проплиопитеком. Остатки дриопитеков были первоначально найдены во Франции, а затем к югу от Гималаев, в Сиваликских холмах. Это указывает на то, что различные виды дриопитеков были распространены широко в Старом Свете и, вероятно, один из них дал в дальнейшем современных человекообразных — шимпанзе и гориллу, эволюция же других привела к обезьяно-человеку и человеку. Эти обобщенные предки человека

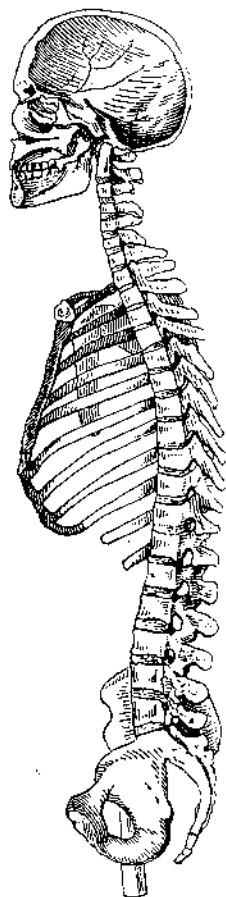


Рис. 301. S-образный изгиб позвоночника человека

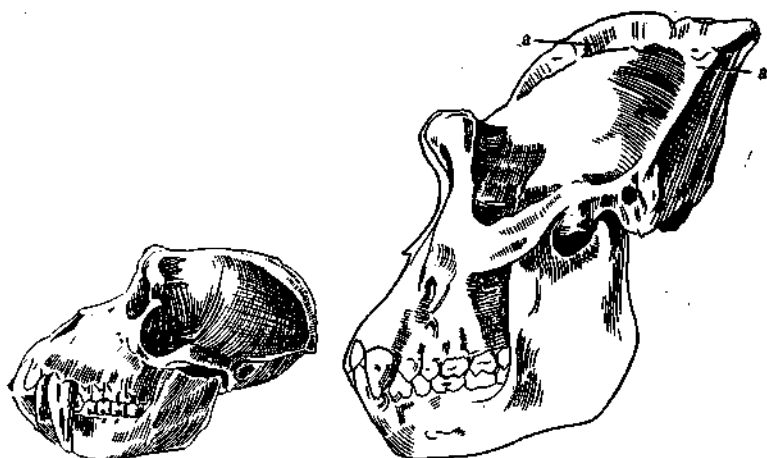


Рис. 302. Череп макака (слева) и гориллы

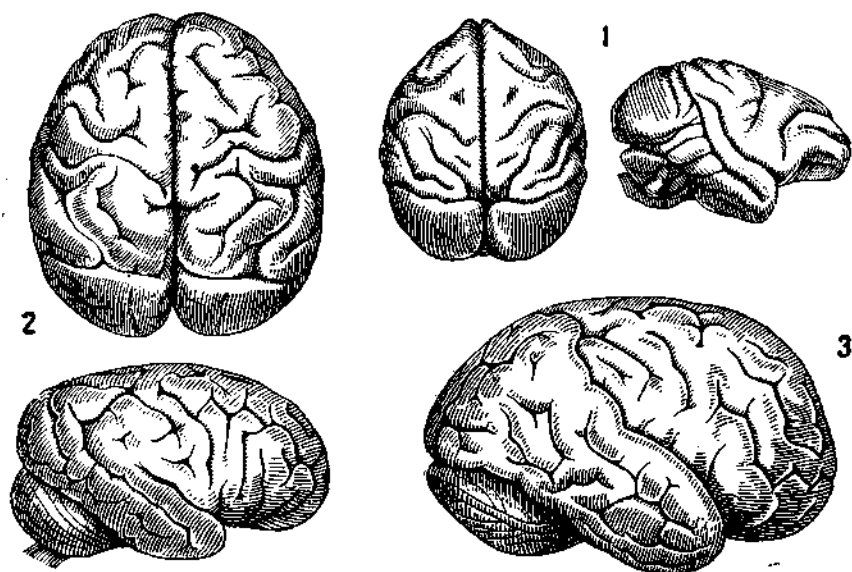


Рис. 303. Головной мозг

1 — макака, 2 — шимпанзе и 3 — человека

и высших приматов должны были быть менее специализированными формами и во многом более примитивными, чем человекообразные, с одной стороны, и человек — с другой.

*Переходные формы
между современным
человеком и обезьянами*

Из ископаемых находок наибольший интерес представляют найденные Дюбуа в 1891—1892 гг. на о. Яве сначала коренной зуб, затем черепная крышка и бедро, которые принадлежали существу, как это выяснилось дальнейшими исследованиями, занимавшему, несомненно, промежуточное положение между человекообразными обезьянами и человеком.

Питекантроп (*Pithecantropus erectus*) — обезьяно-человек, прямо стоящий — так был назван Дюбуа этот предок человека.

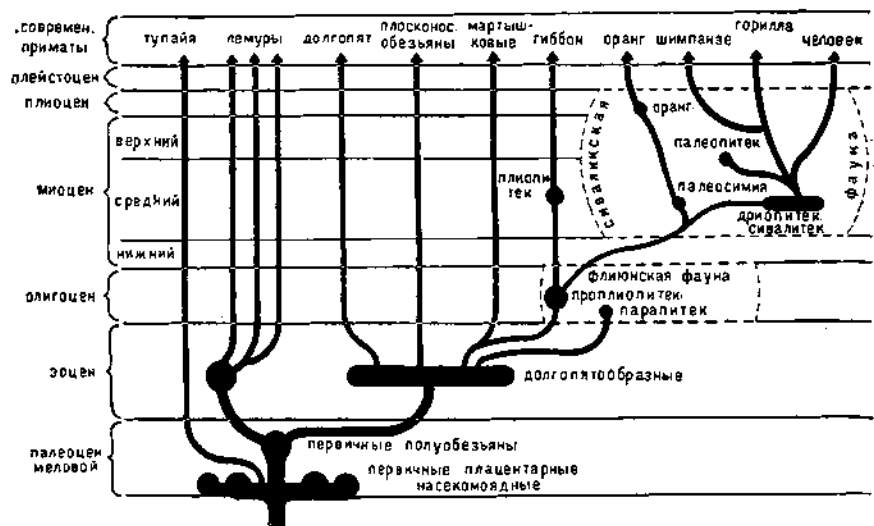


Рис. 304. Родословная приматов (по Вишневскому)

Что можно сказать о строении питекантропа на основании найденных ископаемых остатков (рис. 305)? Особенный интерес представляет, конечно, черепная крышка. Она свидетельствует о черепе, удлинённом спереди назад, с сильно выдающимися надбровными дугами при небольшой высоте черепа, с сильно убегающим назад лбом. Сравнение контуров черепа питекантропа с черепом современного человека, с одной стороны, и с черепом человекообразных (шимпанзе) — с другой (рис. 307) достаточно отчетливо показывает сравнительно небольшое развитие черепа у питекантропа. При средней емкости черепа человека 1300—1500 см³ питекантроп имел емкость около 900 см³, тогда как емкость черепа у антропоморфных обезьян — 600—620 см³.

По характеру черепной крышки, а также по найденным зубам можно составить представление и о характере челюстей, которые значительно выдавались вперед, но при этом нижняя челюсть была менее массивна, чем у антропоморфных обезьян (рис. 306). Питекантроп ходил прямо на задних ногах, об этом свидетельствует характер

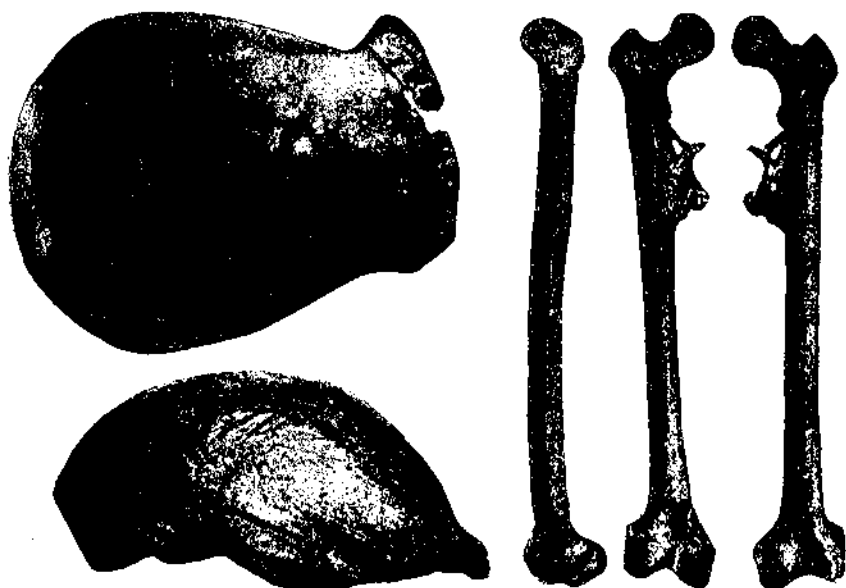


Рис. 305. Черепная крышка питекантропа сверху и сбоку и его бедренные кости

бедренных костей. Характерно, что никаких орудий в месте находки питекантропа не было найдено. Питекантроп вызвал много споров в научной литературе, на которых мы не будем останавливаться. Учитывая все имеющиеся данные, можно думать, что питекантроп представлял собой действительно промежуточную форму между человеком и обезьянами, существовавшую, повидимому, в конце третичного периода, т. е., вероятно, около 2 миллионов лет назад, если не больше. Возможно, что питекантроп был еще лесным, древесным жителем. Нахождение остатков питекантропа на о. Яве отнюдь не следует свя-

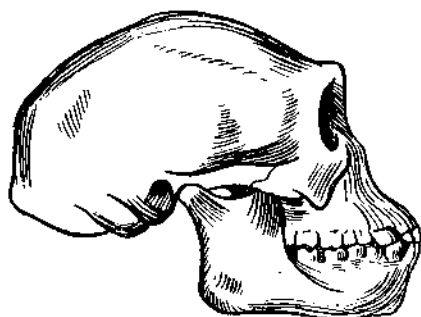


Рис. 306. Реставрированный череп питекантропа

зывать с его якобы близким родством с азиатскими человекообразными (оранг и гиббон). Вернее думать, что предки питекантропа европейско-африканского происхождения, откуда они распространились по югу Азии. Ява же была, несомненно, в прежнее время связана с материком.

В 1931 г. в 10 км от того места, где были найдены остатки питекантропа, Оппенхорт обнаружил 5 черепов, названных по имени местности Нгадонг. Эти черепа очень напоминают череп питекантропа,

но относятся к более позднему времени, а именно — примерно к середине ледникового периода. Однако при этом черепа нгадонг свидетельствуют, как этого и следовало ожидать, о несколько большем разви-

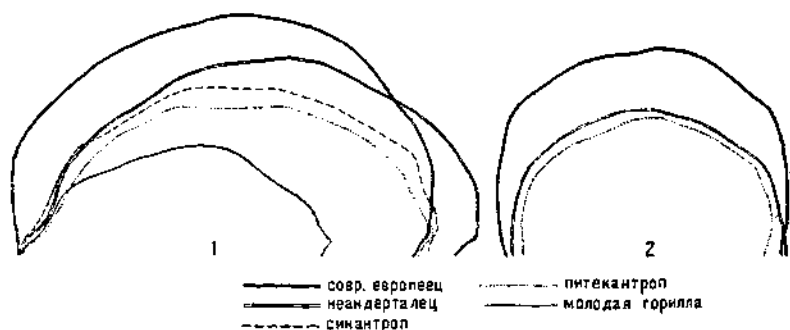


Рис. 307. Профили черепов человека, его предков и гориллы
1 — продольный, 2 — поперечный разрез

тин черепа, и, повидимому, прав Вейнерт, говоря, что нгандонгам уже должен был быть известен огонь и что они представляли собой дальнейшую ступень в эволюции человека, переходную к замечательной форме, найденной в Китае — к синантропу.

В Китае, близ Бейпина, в Чжоу-Коу-Тянь, при раскопках, начатых в 1927 г., были найдены зубы, части челюстей и черепов, которые сразу обратили на себя большое внимание ученых (рис. 308). Судя по этим остаткам, найденным в пещерах, они относятся также к четвертичному периоду, может быть к его началу. Во многих отношениях черепа синантропа похожи на яванские находки и, в частности, на питекантропа.

Череп синантропа характеризуется также небольшой высотой черепной коробки, убегającym назад лбом, сильно развитыми надбровными дугами. Нижняя челюсть, повидимому, характеризовалась отсутствием подбородочного выступа. Но есть основания думать, что, наряду с этими чертами сходства между питекантропом и синантропом, синантроп отличался от питекантропа несколько большим развитием мозга.

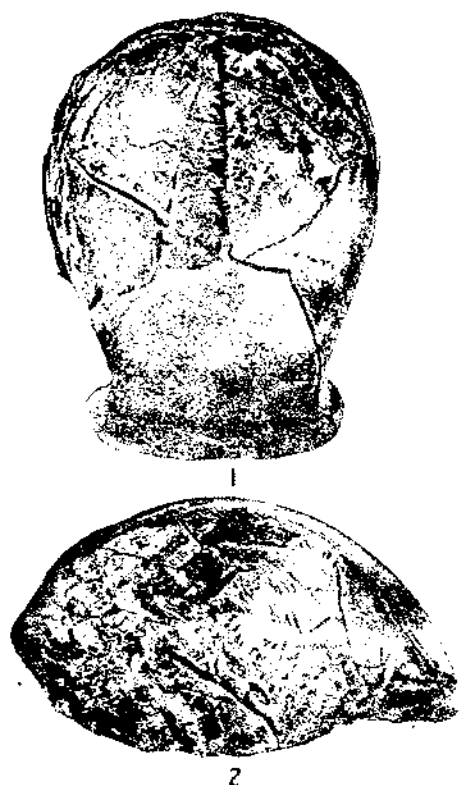


Рис. 308. Синантроп
1 — черепная крышка сверху, 2 — сбоку

Таким образом, в начале четвертичного периода в Китае жили существа, очень похожие на питекантропа, и уже это обстоятельство в сопоставлении с похожим на синантропа нгандонгом имеет очень большое значение, указывая на широкую распространенность этой расы.

Но самое интересное заключается в том, что синантроп, представляющий по анатомическим признакам форму, близкую к питекантропу и стоящую по сравнению с человеком более позднего времени на значительно более низкой ступени, в то же время был уже, несомненно, человеком, что доказывается тем, что после находок остатков скелета были найдены следы деятельности этих древнейших из известных нам людей. Синантроп знал огонь. При раскопках в 1931—1932 гг. найдены груды золы, обуглившиеся ветви, оленьи рога со следами обжигания и обработки, наконеч, примитивные орудия из кремня. Таким образом, синантроп, мало отличаясь от питекантропа по своему строению, сильно отличался тем, что он в отличие от питекантропа имел уже примитивную человеческую культуру. Он уже пользовался какими-то орудиями и знал огонь. Вероятно, от питекантропа до синантропа прошел довольно большой промежуток времени, в течение которого и происходил этот переход от обезьяно-человека к древнейшему человеку, начинающему пользоваться орудиями труда.

*Неандертальский
и гейдельбергский
человек*

Мы описываем ископаемые остатки предков человека в порядке их наибольшей древности. Остатки синантропа найдены совсем недавно, по по времени открытия много раньше были найдены в разное время, начиная с 1856 г., во многих местностях в Европе, Азии и Африке остатки, по видимому, широко распространенной расы людей, известные под именем первобытника, или неандертальского человека (по имени долины Неандер в Германии — место первой находки).

По сравнению с синантропом неандерталец относится к значительно более близкому к нам времени, а именно к 4-й ледниковой эпохе и 3-й межледниковой, т. е. неандерталец жил еще в век мамонта и пещерного медведя, за 50—100 тысяч лет до наших дней.

Перед нами (рис. 309) остатки несомненного человека, физические черты которого представляют собой промежуточный характер между синантропом и современным человеком.

Это были люди сравнительно невысокого роста (средний рост 155—165 см), передвигавшиеся на ногах в несколько согнутом состоянии.

Череп неандертальца (рис. 309) имеет еще многие черты, напоминающие черты обезьяньих предков человека, а именно — низкий убегавший лоб, сильно развитые надбровные дуги, нижнюю челюсть также лишенную подбородочного выступа. Но наряду с этим следует отметить, что высота черепной коробки у неандертальца больше, чем у синантропа и питекантропа (рис. 307), что же касается вместимости черепа, то в этом отношении неандерталец стоял значительно выше своих предшественников, приближаясь в этом отношении к современному человеку, — средняя вместимость черепа неандертальского человека 1400 см³. Таким образом, неандерталец обладал и соответственно относительно большим объемом мозга.



Рис. 309. Черепная крышка сбоку (1) и спереди (2) и череп неандертальца (3)

Из других особенностей неандертальца следует отметить, что он уже имел вполне человеческую развитую руку, сравнительно короткие ноги, меньшую изогнутость позвоночника в поясничной области.

Необходимо иметь в виду, что в настоящее время известно большое количество остатков неандертальского человека из различных мест и между неандертальцами также имели место отличия, то более, то менее приближающие его к современному человеку.

По всем признакам, несомненно, неандертальский человек представляет значительный шаг вперед в эволюции человека по сравнению с синантропом, и между ними должны были быть переходные формы, некоторое представление о которых мы можем составить по единственной находке, а именно по так называемой гейдельбергской челюсти, найденной близ Гейдельберга в Германии. Эта челюсть (рис. 310) найдена в слоях, относящихся ко второй межледниковой эпохе, и, таким образом, является более древней, чем остатки неандертальцев.

Гейдельбергская челюсть характеризуется, несомненно, более обезьяньими чертами, чем челюсть неандертальца. Это очень массивная челюсть с сильно убегающим назад подбородком, но с человеческими чертами в расположении и форме зубов (рис. 310 и 311). Пови-



Рис. 310. Гейдельбергская челюсть

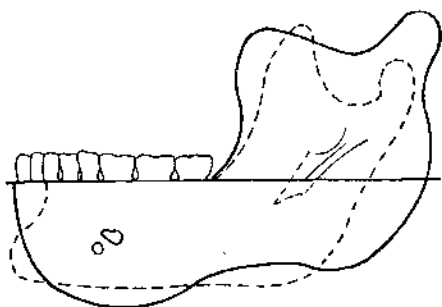


Рис. 311. Профили челюстей современного (пунктиром) и гейдельбергского человека



димому, гейдельбергский человек являлся предком неандертальца и, может быть, по остальным чертам строения был более близок к синантропу.

Кроманьонский человек

Наконец, известно большое количество на-

ходок остатков черепов и скелетов человека, жившего в еще более поздний период, в последледниково-ую эпоху (примерно 25 000 лет назад), получившего название кроманьонского человека. Отличаясь высоким ростом, этот человек по анатомическим признакам очень близок к современному человеку (рис. 312).

Таким образом, этот краткий обзор палеонтологических данных о предках современного человека показывает нам, что человек прошел в своем развитии длинный путь от обезьяно-человека типа питекантропа до современного человека. Выше уже было указано, что вместе с питекантропом не было найдено никаких следов употребления огня, ни примитивных орудий. Есть основания думать о еще лесном образе жизни питекантропа. Таким образом, питекантропа нельзя назвать человеком, — это действительно промежуточная форма между человеком и его обезьяньими предками. Но по физическому типу к питекантропу близок синантроп, живший несколько позже. Однако с синантропа начинается тот ряд предков современного человека, которые уже должны быть названы словом Homo — человек, так как основное отличие человека — применение орудий труда — здесь уже палицо. Можно проследить два взаимно связанных параллельных ряда. По

Рис. 312. Реставрация голов

1 — питекантропа, 2 — неандертальца и 3 — кроманьонца

мере того как от синантропа через неандертальца и дальше кроманьонца к современному человеку изменяется физический тип человека: увеличивается емкость черепа, становится выше лоб, исчезают (у кроманьонца) надбровные дуги и т. д., появляются и все более совершенные орудия. Вместо обожженных оленьих рогов и примитивнейших орудий синантропа (рис. 313) у неандертальца (рис. 314) мы находим более совершенные орудия и еще более совершенные у кроманьонца (рис. 315), который известен изделиями тонкой работы из кости и замечательными рисунками на стенах пещер.

Таким образом, эволюцию человека от обезьяньих предков можно представить в виде следующей схемы:

Геологич. периоды	Геологические эпохи	Длительность эпох	Культурные эпохи	Этапы эволюции человека к его предкам	
Четвертичный	Последняя ледниковая	25 тыс. лет	Ранне исторический неолит	Современный человек	Человек
	IV ледников. III межледников. III ледников. II межледников. II ледников. I межледников. I ледников.	1—2 миллионов лет	Верхний палеолит Нижний палеолит	Кроманьонцы Неандертальцы Гейдельбергский человек Синантроп	
Третичный	Плиоцен	6 миллионов лет		Питекантроп (в конце плиоцена или в начале четвертичного периода)	Обезьяночеловек
	Миоцен	12 миллионов лет		Дриопитек	Обезьяны
	Олигоцен	16 миллионов лет		Проионопитек	
	Эоцен	25 миллионов лет			

Процесс очеловечения обезьяны

Таким образом, животное происхождение человека не вызывает в настоящее время у нас никаких сомнений. Мы можем с большей или меньшей полнотой судить о тех основных этапах, которые прошел человек в своей эволюции от животных предков; нам известен целый ряд переходных форм. Наконец, мы имеем представление о древности человека и с большой долей вероятности можем полагать, что переход от животного к человеческому существованию предков человека произошел в самом начале четвертичного периода (синантроп).

Но остается еще не рассмотренным основной вопрос о том, как происходила эволюция человека, какие факторы играли роль в развитии человека от обезьяноподобных предков.

Однако для правильного понимания эволюции человека необходимо иметь в виду, что человек отличается от всех животных, вообще, и от своих животных предков, в частности, не только более высокой организацией, он является не



Рис. 313.

только высшим представителем животного мира, но он является прежде всего человеком и в этом отношении качественно отличается от животного. В чем же заключается в основном это отличие? В том, что только человек из всех живых существ воздействует на природу, изготов-

ляя те или иные орудия труда, только человеку свойственен труд. «Коротко говоря, — пишет Энгельс, — животное пользуется только внешней природой и производит в ней изменения просто в силу своего присутствия; человек же своими изменениями заставляет ее служить своим целям, господствует над ней. И это последнее — важное отли-



Рис. 314.

чие человека от остальных животных, и этим отличием человек опять-таки обязан труду».

Это важнейшее отличие человека от животных начинается с того времени, как предки человека стали изготавливать примитивнейшие орудия труда. Этот момент в эволюции человека представляет собою ка-



Рис. 315.

чественный скачок — переход от животного состояния к человеческому.

Качественное отличие человека от животного не было понято ни Дарвином, ни другими биологами, занимавшимися вопросом о про-

исхождении человека (например Геккелем), и поэтому биологи не могли дать правильного ответа на вопрос о специфических факторах, игравших роль в развитии человека. Дарвин в своей книге «Происхождение человека и половой отбор» дал прекрасный материал, доказывающий животное происхождение человека и естественный характер его развития, но он сделал при этом ошибку, не учтя качественной специфичности человека, он безоговорочно распространил на весь процесс эволюции человека законы эволюции животного мира. Принцип борьбы за существование и естественного отбора как выживания наиболее приспособленного Дарвин применил и к развитию человека и тем самым дал толчок к развитию в дальнейшем «социального дарвинизма», одного из реакционнейших извращений некоторых современных буржуазных биологов.

Впервые правильное понимание качественной специфичности эволюции человека было дано Ф. Энгельсом в его замечательной статье «Роль труда в процессе очеловечения обезьяны».

Главное значение этой работы Энгельса заключается именно в том, что, как показал Энгельс, процесс развития человека с того времени, как он впервые стал выделять примитивнейшие орудия труда, качественно отличается от развития животного мира тем, что новый фактор, фактор не биологический, а социальный, — *труд* человека, определяет теперь дальнейший путь развития, фактор, отсутствующий в эволюции животного. Энгельс писал: «Труд — источник всякого богатства, утверждают экономисты. Труд является таковым наряду с природой, доставляющей ему материал, который он превращает в богатство. Но он и нечто бесконечно большее, чем это, он первое основное условие человеческого существования, и это в такой мере, что мы в известном смысле должны сказать: труд создал самого человека».

Необходимой предпосылкой, чтобы произошел этот переход от животного к человеку, начавшему применять орудия труда, этой необходимой предпосылкой должно было быть освобождение рук предков человека от других функций. Мы теперь знаем, что человек происходит от когда-то широко распространенных общих предков человека и современных человекообразных обезьян. Эти обобщенные формы (дриопитеки) были еще типичными обезьянами, но они в своей организации уже, несомненно, должны были заключать известные предпосылки для дальнейшего развития как в сторону современных человекообразных, несомненно, более специализированных в направлении приспособления к древесному образу жизни, так и в сторону развития прямохождения и освобождения рук, что привело к человеку, но они все же были лесными обитателями и вели древесный образ жизни. Вероятно, среди дриопитеков выделялись позднее такие виды, которые оказались более приспособленными к прямохождению, вначале придерживаясь руками за ветви деревьев, — способ, который наблюдается также и у современных человекообразных. Эти формы и привели дальше к тому, что, в конце концов, вследствие естественного отбора приобретена была прямая походка и освободились руки. Этот переход древней обезьяны к прямохождению, вероятно, был связан с переходом от лесной жизни к жизни в открытых пространствах, когда ходить прямо на двух ногах являлось более выгодным,

чем передвигаться, подобно современным человекообразным, опираясь на тыльные стороны кистей рук. «Первым следствием обусловленного их образом жизни обычного для них способа передвижения (лазать, карабкаться), при котором руки выполняют совсем другие функции, чем ноги, было то, что эти обезьяны постепенно перестали пользоваться руками при передвижении по поверхности земли, стали усваивать прямую походку. *Этим был сделан решительный шаг для перехода от обезьяны к человеку*» (Энгельс).

Возможно, что известный нам теперь питекантроп представлял собой такого уже вполне прямоходящего предка человека.

Освобождение рук и переход от древесного к наземному образу жизни и привел к тому, что рука стала развиваться в дальнейшем не как орган лазания, а могла применяться к употреблению различных предметов, а затем и к некоторой их обработке. Конечно, это новое применение рук возникло не сразу: «До того, — пишет Энгельс, — как первый булыжник при помощи человеческих рук мог превратиться в нож, должен был, пожалуй, пройти такой длинный период времени, что в сравнении с ним знакомый нам исторический период является совершенно незначительным».

Таким образом, совершился тот качественный переход к человеку, который определяет дальше и качественно специфичный характер дальнейшего развития человека. Вероятно, синантроп представлял уже собой человека, далеко оставившего позади этот скачок от животного к человеку. Он уже, как мы видели выше, знал и огонь и обделывал кости и камни, хотя синантроп и является наиболее древним из известных нам ископаемых людей. Рука стала у предков человека органом труда. Но применение труда определило собою и дальнейшее развитие и усовершенствование руки человека. Рука, таким образом, является не только органом труда — она *«также его продукт»*, писал Энгельс. Действительно, большее или меньшее развитие руки, большая или меньшая ее приспособленность к выполнению все более сложных операций не могли не иметь значения для древнего человека и не давать преимуществ тем племенам или расам, которые обладали теми или иными преимуществами в развитии руки. Таким образом, социальный фактор — труд — определяет собой дальнейшее развитие человеческой руки, а развитие руки становится ведущим фактором в эволюции человека.

Развитие руки неизбежно должно было повлечь за собой и целый ряд других изменений в организации человека в силу известного уже нам закона корреляции. «Но рука не была чем-то самодовлеющим. Она была, — пишет Энгельс, — только одним из членов целого, необычайно сложного организма». Развитие руки не могло не отразиться на целом ряде других признаков человека: укрепление ног, прямохождение, развитие мозга и т. д.

Энгельс совершенно справедливо утверждает, что «наши предки — обезьяны — были общественными животными». Развитие руки и применение орудий труда приводило к еще большему развитию общности. Это вместе с тем привело к развитию членораздельной речи. Все вместе взятое неизбежно должно было повлечь за собой развитие мозга. Орудия, которые изготовлял первобытный человек, нужны ему были для борьбы с врагом и добывания пищи охотой. Таким обра-

зом, труд приводит человека к употреблению мясной пищи, а это, в свою очередь, не могло не оказать влияния на всю организацию человека. Далее: «Введение в употребление мясной пищи привело к двум усовершенствованиям, имеющим огромное значение, — к пользованию огнем и к приручению животных» (Э н г е л ь с). Таким образом, применяя орудия труда, человек не только воздействовал на окружающую природу, но и сама организация человека должна была изменяться, иначе она была бы не приспособлена к тем новым условиям, которые создавал человек в процессе труда. Не поняв роли труда как основного фактора «в процессе очеловечения» обезьяны, нельзя понять и происхождения тех или иных специфических особенностей организации человека. В выяснении этой специфики процесса развития человека заключается большое значение работы Энгельса, являющейся в настоящее время исходной для дальнейшей разработки вопросов, связанных с изучением происхождения человека.

В заключение необходимо отметить, что многие биологи не поняли всего колоссального значения работы Энгельса, суть которой заключается во вскрытии в процессе эволюции человека перехода от биологических закономерностей в развитии животных к социальным (труд) — выяснения, таким образом, специфического характера эволюции человека и влияния социальных факторов на биологические признаки человека.

Механо-ламаркисты и меньшевистствующие идеалисты, не заметив слона, указывают, что Энгельс стоял в этой своей работе на ламаркистской позиции, что его работа поэтому устарела и т. д., основываясь на отдельных вырванных местах из работы Энгельса, где он говорит о наследовании приобретенных признаков и т. п. Выше уже было отмечено, в чем заключаются основные положения Энгельса. В статье «Роль труда в процессе очеловечения обезьяны» Энгельс вовсе не ставил и не разрабатывал вопроса о наследовании или ненаследовании приобретенных признаков, и не эти места из Энгельса, используемые его критиками, составляют основное содержание его работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Энгельс, Роль труда в процессе очеловечения обезьяны.
2. Дарвин, Происхождение человека и половой отбор.
3. Виттневский, Происхождение и древность человека.
4. Б. Жуков, Происхождение человека.
5. Грегори, Эволюция лапы от рыбы до человека, Биомедгиз, 1934.
6. М. Ф. Нестурх, Человек и его предки, М., 1934.

ГЛАВА XIX

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЖИЗНИ НА ЗЕМЛЕ

СОДЕРЖАНИЕ. *Идея самозарождения в XVII и XVIII вв. Работы Реди и Спаланцани. Работы Луи Пастера. Теории вечности жизни. Теории происхождения живого из неживого. Теория Пфлюгера и Аллена. Теория Опарина. Теория дифференцирования первичного живого вещества*

Идея самозарождения в XVII и XVIII вв. Работы Реди и Спаланцани

Вплоть до XVII в. было распространено мнение, что многие живые организмы, даже высокоорганизованные, могут зарождаться из неживой материи. Так, все были убеждены, что гусеницы зарождаются в гниющей земле под влиянием росы, клопы — из соков животных, черви, мыши, лягушки — из речного ила. В XVI в. Ван-Гельмонт утверждал, что мыши зарождаются из зерна, которое прикрито грязным бельем, а в XVII в. один ученый описывал зарождение лягушки из майской росы.

По мере накопления знаний о живых организмах ученые постепенно приходили к положению о невозможности самозарождения высокоорганизованных форм, но оставались убежденными в существовании явления самозарождения для низших организмов, как, например, личинок насекомых. И только в XVII в. Реди впервые выступил против возможности самозарождения.

Его опыты, поставленные в 1668 г., должны были показать, что самозарождения не существует. Опыты Реди были очень просты. Он взял два куска мяса, один из них прикрыл сеткой, а другой оставил открытым, и в то время как в куске мяса, прикрытом сеткой, личинок мух не появилось, в другом, ничем не прикрытом куске мяса, они появились в большом количестве.

Однако убеждение Реди и других исследователей XVII в. (Мальпиги, Гарвей), что все живое происходит от живого, не было общим, да и сам Реди не мог объяснить в некоторых случаях появления тех или иных стадий паразитов, что объяснялось незнанием цикла развития этих животных. Кроме того, в то время учение о самозарождении поддерживалось церковью как удобное доказательство существования чудес и всемогущества творца. Когда же с распространением микроскопа узнали о существовании микроорганизмов, учение о самозарождении окрепло еще более.

Микроорганизмы были открыты Кирхером и несколько позже Левенгуком, который и дал им всем название инфузорий, что значит настоячные (от слова *инфузум* — настой).

Наблюдения показывали, что в жидкостях, где вначале не было никаких признаков жизни, через несколько дней можно было обнаружить большое количество микроорганизмов, даже если сосуды, в которых находились жидкости, были плотно закупорены. Один английский исследователь, Нидгем, стараясь разрешить вопрос о самозарождении микроорганизмов, поставил в 1745 г. ряд следующих опытов. Он брал сосуды с мясным и растительным отварами, кипятил их в продолжение некоторого времени, плотно закупоривал пробкой и через несколько дней при рассматривании в микроскоп обнаруживал в них большое количество микроорганизмов. Казалось после этого, что вопрос о самозарождении микроорганизмов может быть решен положительно.

В XVIII в. учение о самозарождении также было очень распространено среди биологов (Бюффон, Эразм Дарвин, Ламарк).

Однако целый ряд исследователей этого времени, например Спалланцани, не соглашались с этим положением и пытались, не всегда удачно, доказать обратное и отрицали всякое самозарождение.

Далее, в 1858 г. профессор Пуше, а также Жюли и Мюссе выступили с решительным утверждением существования самозарождения среди микроорганизмов, и Парижская академия наук, куда обратился Пуше, чтобы разрешить этот вопрос окончательно, в 1860 г. объявила конкурс по вопросу о самозарождении. На этот запрос академии откликнулся знаменитый исследователь, химик и бактериолог Луи Пастер.

Целым рядом опытов Пастер блестяще доказал невозможность всякого самозарождения и показал, что появление микроорганизмов в жидкостях объясняется тем, что зародыши их в виде спор и цист, которые массами носятся в воздухе, попадают в жидкость и начинают размножаться. Пастер показал, что если жидкость предварительно прокипятить и герметически закупорить, то микроорганизмы в ней никогда не заведутся. Далее он показал, что если у сосуда, наполненного питательной жидкостью, ободку оттянута тонкая трубка, то туда микроорганизмы не попадают и без запаивания трубки после кипячения, так как входящий в трубку по охлаждению сосуда воздух лишен спор, которые задерживаются на стенках тонкой трубки. Если же сосуд наклонить так, чтобы жидкость смочила стенки трубки, то после этого в жидкости быстро обнаруживалось большое количество микроорганизмов.

Однако, если в XVII в. положение Реди «*omne vivum ex vivo*» («все живое от живого») было радикальным, так как опровергало веру в чудесное самозарождение и доказывало преемственность существующих форм, то в XIX в. сторонники самозарождения являлись часто биологии-эволюционисты, которые пытались таким образом объяснить возникновение низших форм жизни. Поэтому, хотя опыты Пастера были верны и с несомненностью доказывали, что *организмы*, теперь существующие, возникают только один от другого в процессе размножения, они усилили, несмотря на эти правильные выводы, реакционные течения среди биологов, которые как раз в это время вели борьбу с дарвинизмом. Ошибка Пастера заключалась в том, что он не поставил вопрос шире, что, отрицая самозарождение ныне живущих организмов, он не указал возможность самовозникновения живого из не-

живого в виде первичных, ныне не существующих организмов, в прошлом, на заре органической жизни на земле.

Так, верные экспериментальные данные, неправильно истолкованные и понятые, создали благоприятную почву для виталистических теорий вечности жизни.

Теория вечности жизни

Гельмгольц, Томпсон, Рихтер и др. считали, что жизнь вечно существует во всеобщей в виде особых мельчайших зародышей жизни, *космозоов*, которые могли быть занесены на землю метеоритами, осколками когда-то существовавших планет. Такое допущение, однако, совершенно невероятно, так как метеориты, попадая в воздушную оболочку земли, раскаляются настолько сильно, что все живое должно погибнуть при такой высокой температуре, даже если бы на этих метеоритах и были зародыши жизни.

Несколько иначе разрешал этот вопрос о переносе зародышей жизни шведский ученый Сванте Аррениус, также сторонник вечности жизни. Согласно разработанной им теории *панспермии*, мельчайшие зародыши жизни могли быть занесены на землю из мирового пространства давлением световых лучей. Эти споры жизни, попав на землю, начали развиваться и дали начало животному и растительному миру на земле.

Такое допущение передвижения мельчайших частей под давлением световых лучей вполне возможно, так как работы Максвелла и Лебедева показали, что лучи света действительно оказывают давление и могли бы вызвать передвижение мельчайших частиц в пространстве.

Аррениус учел в своей теории и температуру мирового пространства. Опыты показывают, что споры многих бактерий, находясь достаточно долгое время под влиянием температуры, близкой к абсолютному нулю (-273°), не теряют способности к прорастанию. Наряду с этим известно, что продолжительный период покоя не лишает споры бактерий, цисты одноклеточных, семена растений их жизнеспособности; в особенности долго не теряют ее споры бактерий.

Так, когда был найден в Сибири труп мамонта, прекрасно сохранившийся в течение тысячелетий благодаря тому, что он лежал в промерзлой почве тундры, оказалось, что в нем сохранились споры бактерий, не утративших способности к прорастанию.

Однако в 1910 г. Беккерель показал, что ультрафиолетовые лучи, которые распространены в мировом пространстве и от которых земля наша защищена воздушной оболочкой, убивают все живое. Следовательно, никаких зародышей жизни в мировом пространстве быть не может.

Но и помимо этого теория о вечности жизни в корне не верна, так как, проводя резкую грань между живым и неживым, она является метафизической, а также и виталистической теорией.

Признавая вечность жизни, теория панспермии Аррениуса и другие подобные теории допускают вечность белка. А раз белок вечен, то тем самым отрицается какое-либо развитие материи, отрицается движение материи. По этому поводу Энгельс писал следующее: «До сих пор никому не приходило в голову утверждать, что даже простейшие углеродные соединения: углекислота и метан вечны в том смысле, будто они существовали во все времена и более или менее повсеместно, а не возникают постоянно из элементов и не разлагаются по-

стоянно на те же элементы». Следовательно, теория панспермии отвергается как теория виталистическая, как теория ненаучная.

Таким же виталистом в вопросе о происхождении жизни на земле является Вернадский, который, будучи сторонником вечности жизни, не входит в рассмотрение деталей способов переноса источников жизни на землю, считая необходимым доказать, в первую очередь, извечное существование в мировом пространстве зародышей жизни.

*Теория происхождения
жизни из не-
живого. Теория
Пфлюгера и Аллена*

Рассмотрим теперь теории, основанные на признании того, что жизнь возникла на земле из неживой материи в определенный период времени в далеком прошлом при соответствующих условиях. Общим для всех этих теорий является связь происхождения жизни с появлением определенных химических соединений, приведших к образованию белка.

Так, Пфлюгер допускает, что начало возникновения органических соединений надо отнести к тому времени, когда земля еще находилась в огненно-жидком состоянии, когда под влиянием высокой температуры азот соединился с углеродом и дал соединение цианогена или синерода, а дальнейший синтез его при участии воды, кислорода и солей привел к образованию белковых соединений, на что, конечно, потребовалось чрезвычайно много времени.

«Жизнь поэтому ведет свое происхождение от огня, и необходимые для ее возникновения условия существовали еще в то время, когда земля представляла собою раскаленный, пылающий огнем шар», — говорит Пфлюгер.

Но фактически циан не является органическим соединением и, объясняя начало развития живого от циана, этим самым Пфлюгер совсем не дает представления о дальнейшем пути развития органических соединений и живого вещества.

Пфлюгер выступил со своей теорией в 1875 г., а спустя 24 года, в 1899 г., появилась теория Аллена, основывающаяся на данных химии. По Аллену возникновение жизни также связано с возникновением углеродистых и азотистых соединений, но необязательно с цианогеном. Возникновение углеродистых соединений связано с высокой температурой и ведет свое начало с образования первых соединений во время еще огненно-жидкого состояния земли. Первые же соединения азота, по мнению Аллена, в виде окислов азота и аммиака, могли возникнуть только тогда, когда на земной поверхности была уже температура ниже 100° и водяные пары, массой носившиеся в атмосфере земли, в виде обильных дождей низвергались на землю. Эти соединения азота образовывались в воздухе под действием электрических разрядов во время происходивших тогда бесконечных гроз и увлекаемые обильными дождями в растворенном виде попадали на землю, где было уже много различных солей углеродистых соединений. Вступая в реакцию с последними, азотистые соединения с течением времени могли образовать белковые соединения, которые и послужили для образования живых организмов. Следовательно, по мнению Аллена, жизнь зародилась в воде, причем этому предшествовало образование различных углеродистых и азотистых соединений, которые могли вступать в реакцию между собою только тогда, когда на земной поверхности уже была вода в жидком состоянии.

Опарина, опубликованная им в 1924 г.

По мнению Опарина, пока земля была в раскаленном состоянии, никакие химические соединения не могли на ней существовать, и все вещества тогда находились в виде элементов в свободном состоянии—или в виде паров или в жидком виде. При образовании жидкой массы земли ядро ее составили углерод и тяжелые металлы. При дальнейшем остывании земли углерод должен был вступить в соединение с этими металлами, и, таким образом, первыми соединениями земли были карбиды металлов. Когда же при дальнейшем остывании образовалась вода, сначала в виде пара, а затем и жидкая, то последняя вступила в соединения с карбидами, и, таким образом, возникли углеводороды. Это допущение вполне вероятно, так как при обработке разных карбидов водяными парами в лабораторных условиях действительно получаются углеводороды.

Эти углеводороды, образовавшиеся на земной поверхности, находясь под действием кислорода воздуха, окислялись и давали целый ряд соединений — спирты, органические кислоты и др.

Наряду с этим азот вступал в соединения с металлами, подобно углероду, и эти азотные соединения металлов при прикосновении с водой, при выпадении дождей, давали аммиак, циан и различные окиси азота. Растворяясь в воде, и аммиак и циан соединялись со спиртами, кислотами и давали сложные органические соединения, находящиеся в растворенном виде в большом количестве в воде. Эти сложные органические соединения не оставались неизменными, а постоянно изменяясь, усложняясь, окислялись дальше, присоединяя к себе атомы углерода, или, расщепляясь, давали еще более сложные органические соединения, как углеводы и белки. Эти соединения были в коллоидном состоянии, в виде слизи, и наполняли массой первые водоемы земли. В этих первых густых коллоидах, или гелях, возникают процессы адсорбции, осмоса, электрического напряжения, катализа. По мнению Лютце, первые гели образовались около двух миллиардов лет назад.

Эти первые гели были, однако, чрезвычайно нестойки: в них непрерывно происходили процессы окисления и распада и увеличение их вещества за счет присоединения новых частиц гелей, т. е. происходил процесс обмена веществ в весьма примитивной форме. Если процесс присоединения новых частиц гелей был интенсивнее, чем процесс их окисления или распада, тогель рос, если же этот процесс шел медленнее,гель разлагался до углекислоты и воды. И среди гелей постепенно отбирались и сохранялись более стойкие, распределение веществ в них, структура их оказались более удачными, и они, питаясь за счет других гелей, росли и размножались путем разрыва на несколько частей и развились впоследствии в более сложные комочки живой протоплазмы.

В процессе дальнейшего развития некоторые из стойких гелей образовали в себе хлорофил, и это новообразование оказалось чрезвычайно выгодным приобретением, так как давало возможность таким первичным живым существам строить свое тело за счет неорганических соединений. В дальнейшем развитие первичных организмов пошло двумя путями: те из них, которые имели хлорофил, привели к

растительным организмам, бесхлорофильные же — дали животные организмы. Но эти первые живые комочки по своей структуре и организации были настолько примитивны, что даже самые простые формы ныне живущих организмов — бактерии и наиболее примитивные из одноклеточных — являются уже достаточно сложными по сравнению с ними.

Надо отметить, что путь развития от первых гелей до первого живого организма был чрезвычайно длинен и сложен и потребовал много тысячелетий.

Теории происхождения жизни из неживой материи рассматривают возникновение живого как определенный этап в развитии материи. Здесь нет того разрыва между живым и неживым, который имеет место в теориях вечности жизни.

Но в то время как Пфлюгер мыслил образование живого только от диана (что вряд ли возможно, так как различные соединения азота принимали участие в образовании сложных органических соединений), Аллен более широко развивает этот вопрос, но все-таки недостаточно полно.

Наиболее полной и наиболее вероятной, с нашей точки зрения, из всех этих теорий является теория Опарина, так как возникновение жизни в этой теории связывается с нормальным развитием различных химических соединений на земле, приведших, в конце концов, к образованию белков, которые при дальнейшем взаимодействии между собою и другими органическими соединениями дали слизистые комочки. Эти первичные слизистые комочки, комбинируясь в различных направлениях, привели к возникновению живых организмов.

Следует заметить, что теория Опарина еще более получит подтверждение в своей правильности, когда будет синтетически получен белок. Но надо помнить, что живое вещество отличается от белка тем, что представляет определенную структуру, определенный комплекс белков и других органических соединений, а не просто смесь их, и с получением белка еще далеко не решается вопрос о возможности получения примитивных организмов.

Теории дифференцирования первичного живого вещества

Итак, в процессе развития материи появились на земной поверхности первые комочки живой протоплазмы, еще настолько примитивной, что никакой дифференцировки в ней не наблюдалось. Первым шагом в направлении дифференцирования надо считать обособление ядра от плазмы клетки.

По этому поводу имеется несколько теорий. Одна из них, цитоплазматическая, предполагает, что в комочке живого вещества, представляющем вначале однородную массу плазмы, начинают дифференцироваться участки, отличающиеся по качеству от остальной плазмы, т. е. в плазме начинают выделяться разбросанные участки ядерного вещества, которые впоследствии, группируясь вместе, дают одно ядро, лежащее в плазме.

В доказательство правильности этой теории сторонники ее приводят такие соображения. Среди саркодовых, например у арцеллы (*Arcelea vulgaris*), наблюдают такие формы, у которых в определенные периоды жизни, при размножении, ядро как таковое исчезает, становится невидимым; вся масса плазмы разбивается на ряд безъядерных уча-

стков, инцистируется. После некоторого периода покоя эти цисты набухают, оболочка лопается, плазма выходит из нее, и в этой безъядерной плазме можно наблюдать возникновение ядра. Очевидно, что при всех этих изменениях ядерные элементы имелись во всех этих участках, но они разделились на мельчайшие части, тем более что как и в материнской арцелле, так и в безъядерных участках, на которые разбилась плазма арцеллы, можно заметить разбросанные частички, окрашивающиеся так же, как окрашивается и ядро. Точно так же бактерии и сине-зеленые водоросли не имеют обособленного ядра, но они, вероятно, имеют ядро диффузное, распределенное в массе плазмы в виде небольших участков.

Другая теория — симбиогенетическая — предполагает, что первые комочки живого вещества дифференцировались в двух направлениях, независимо друг от друга, — одни в сторону образования плазмы, другие в сторону образования ядра, причем одни из исследователей предполагают, что первым дифференцировалось ядро, а затем плазма, другие же говорят, что первым дифференцировалась плазма, а затем ядро. Во всяком случае, в определенный период развития жизни на земле, по мнению этих авторов, было одновременное сосуществование ядра и плазмы, причем плазма, поглощающая другие подобные ей плазмы, поглотила такую же и ядро, но последнее не переварилось в плазме, уцелело в ней и вступило в симбиоз с плазмой.

Возражение, которое можно привести против этой теории, заключается в следующем: сейчас мы знаем, что ядро и плазма, отделенные друг от друга, существовать не могут — жизнь клетки как целого зависит от взаимодействия ядра и плазмы.

Но так или иначе в процессе развития возникли первые клетки, одни из которых в дальнейшем с приобретением хлорофила дали растительный мир, другие — бесхлорофильные — привели к развитию животного мира.

Конечно, все эти теории требуют еще большого количества конкретных доказательств, которые могут быть даны только тогда, когда будет получен синтетически белок и мы будем знать хорошо строение белковой молекулы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Азимов, Происхождение жизни на земле, 1928.
 2. Опарин, Происхождение жизни, 1924.
 3. Сафонов, Происхождение жизни, 1934.
 4. Энгельс, Диалектика природы.
 5. Энгельс, Анти-Дюринг.
-

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Австралийская область [396, 399]
 Автогенез [313]
 Адаптивная радиация [417]
 Адреналин [225]
 Адсорбция [47]
 Аллеломорфы [319]
 Амбулаторная система [136]
 Амеба [128]
 Аминокислоты [39]
 Амитотическое деление [72]
 Амфибии [142, 359]
 Анализирующее скрещивание [321]
 Аналогичные органы [379, 418]
 Анафаза [65]
 Анаэробное дыхание [113]
 Анизогамия [185]
 Анимальный полюс яйца [161]
 Антеридии [190]
 Антиподы [195]
 Ареал распространения [394]
 Археония [193]
 Архентерон [212]
 Ассимиляция [96]
 Аутозоны [335]
 Аутономия [282]
 Аутоэнсплантация [285]
 Аутотрофные растения [97]
 Ахроматин [63]
 Бески [38]
 Бесполое размножение [347, 364]
 Бесполое размножение [146]
 Бесчерешные [141]
 Биогенетический закон [387]
 Биогеография [394]
 Бластема [278]
 Бластомеры [207]
 Бластопор [212]
 Бластоцель [208]
 Бластула [208]
 Близнецы двойчатые [341]
 Борьба за существование [413]
 Борьба за существование внутривидовая [413]
 Борьба за существование конституциональная [413]
 Борьба за существование межвидовая [413]
 Брахидактилия [339]
 Брожение [113]
 Бульдоговидные телята [329]
 Вакуоли [25]
 Вакуоли пищевые [74]
 » сократительные [76]
 Вариацы [301]
 Вариационная кривая [301]
 Вариационный ряд [309]
 Вегетативное размножение [152]
 Вегетативное ядро пыльца [196]
 Вегетативный полюс клетки [161]
 Веретено деления [65]
 Вечность жизни [454]
 Вид (систематическая категория) [357]
 Витамины [116, 252]
 Внешние факторы развития [244, 261]
 Внутренняя секреция [254, 117]
 Внутривидовая борьба [413]
 Водоросли (систематика) [127, 144]
 Волосы корневые [105]
 Вольвокс [149]
 Воспринимающий бугорок яйца [175]
 Восточная область [396]
 Гаметы [146, 175, 183]
 » (чистота) [319]
 Гаметофит [203]
 Гаплоидное число хромосом [163]
 Гастрюла [211]
 Гейдцльбергерский человек [444]
 Геммулы [154]
 Гемофилия [338]
 Ген [296]
 Генеративное ядро пыльца [196]
 Генетика [296]
 Генотип [297]
 Геологические эры и периоды [368]
 Гермафродитизм [157]
 Гетерогенез (Коржипский) [309]
 Гетерогенные вариации [309]
 Гетерозигота [318]
 Гетеротрансплантация [285]
 Гетеротрофные растения [97, 111]
 Гибриды [316]
 Гидра [79]
 Гидроцим [131, 155]

Гипертонические растворы [57]
 Гиперфункция [258]
 Гипотонические растворы [57]
 Гипофиз [265]
 Гипофункция [258]
 Гладкие мускульные волокна [90]
 Гликоген [42, 115]
 Глюкоза [42]
 Глютамин [70, 116, 283]
 Гологамия [182]
 Гольджи (аппарат) [32]
 Гомодинамичные органы [383]
 Гомозигота [318]
 Гомоплециальные яйца [161]
 Гомологичные органы [381, 418]
 Гомотрансплантации [285]
 Гормон роста [267]
 Гормоны [254]
 Гормоны раневые [69]
 » половые [286]
 Градапия (Ламарка) [348]
 Грибы [111, 144]
 Губки [130]
 Дальтонизм [340]
 Дарвинизм [406]
 Деление клетки [62]
 Деление клетки митотическое [62]
 » » редукционное [166]
 » » эквационное [166]
 Десямитация [214]
 Детерминация [226]
 Диады [168]
 Дивергенция [415]
 Дигибридное скрещивание [322]
 Диплоидное число хромозом [163]
 Дисперсионная среда [45, 47]
 Диссимилиация [96, 112]
 Диссоциация [44]
 Дифференцирование [207]
 Длительные модификации [308]
 Доминирование [317, 320]
 Древо родословное [360, 363]
 Дробление яйца [207]
 Дробление яйца полное, равномерное [207]
 Дробление яйца полное, поравномерное [208]
 Дробление яйца дискоидальное [209]
 » » поверхностное [210]
 Дрозofiла [311, 331]

Дыхание [112]

Естественный отбор [411, 413]

Жаберные щели [141, 388]
 Жабры [141, 380]
 Жгутиковые [78, 128]
 Железа щитовидная [256]
 Железистые клетки [83]
 Железы эндокринные [117, 254]
 » половые [157, 262]
 Желток [158]
 Жизненная сила [60]

Жизнь (продолжительность) [270]
 » (происхождение) [452]
 Жиры [43]

Закон Моргана [330]

Закон независимого распределения [322]
 » необратимости эволюция [373]
 » постоянства числа хромозом [66]
 » расщепления [316]
 » чистоты гамет [317]

Законы Ламарка [349]

Зародыш человека [386, 388]
 Зародышевая плазма [302, 424]
 Зародышевый мешок [195]
 Зародыши позвоночных [386]
 Зачаточный путь [221]
 Земноводные [142]
 Зигота [146, 175]
 Золи [48]
 Зоогеография [394]

Иглокожные [135]

Идиоплазма [302]

Изменчивость комбинаторная [314]
 » мутационная [309]
 » наследственная [309]
 » не наследственная [298]
 » неопределенная [409]
 » определенная [409]

Изогамия [182, 189]

Изолированные органы [293]
 Изоляция географическая [402, 404, 414]
 Изотонические растворы [57]
 Имaginationальные диски [249]
 Имаго [140]

Иммиграция [214]
 Инвагинация [212]
 Индукция параллельная [303]
 » соматическая [303]

Инфузории [75, 130]

Иоганисена (работы) [306]
 Ископаемые находки [362]
 Ископаемые остатки предков человека [438]

Ископаемые руководящие [367]
 Искусственное получение мутаций [313]
 » осемеление [179]
 Искусственный отбор [408, 410]
 » партеногенез [180]

Камбий [81]

Карниопиз [62]
 Каротия [34, 100]
 Карта хромозом [335]
 Кастрация [262]
 Кишечнополостные [131]
 Классификация [6, 356]
 Клетка (биохимия) [36, 45]
 » животная [25]
 » (морфология) [24]
 » (размеры) [26]
 » растительная [25]
 » (форма) [27]

- Клестки железистые [83]
- » мускульные [89]
- » крови [84]
- » нервные [91]
- » половые [146, 158]
- » соединительнотканые [86]
- » соматические [163, 223]
- » стрекательные [80]
- » эпителиальные [81]
- Клеточная оболочка [25]
- » теория [21]
- Клеточное ядро [22, 28]
- Клеточные включения [34]
- Коллоидальное состояние [45]
- Коллоидные свойства протоплазмы [45]
- Коллоиды [46]
- Коллоиды гидрофильные [48]
- » гидрофобные [48]
- Кольчатые черви [133]
- Комбинаторная изменчивость [314]
- Конвергенция [417]
- Конституциональная борьба [413]
- Конъюгация одноклеточных [186]
- » хромозом [166]
- Копуляция [182]
- Корень (строение) [105]
- Корреляция [353]
- Костная ткань [88]
- Костные тельца [88]
- Крахмал [42, 108]
- Кривая вариационная [301]
- Кровоточивость [340]
- Кровь [84]
- Кровяные пластинки [85]
- Кроманьонец [446]
- Кроссинговер [333]
- Круглоротые [142]
- Круглые черви [133]
- Ксантофил, [190]
- Ксилема [106]
- Культура тканей [290]
- Кутикула [81, 102]
- Кьюве (теория катастроф) [354]
- Ламарка теория [346]
- Лейкопласты [33]
- Лейкоциты [29, 84]
- Летальные гены [329]
- Линейное расположение генов [334]
- Линия чистая [306]
- Линии [63]
- Линней (система) [10, 344]
- Липиды [43]
- Лошадь (эволюция) [376]
- Лучи митогенетические [70]
- Лучевая симметрия [131]
- Макронуклеус [76, 186]
- Макроспора [195]
- Матка [158]
- Медузы [132]
- Мейвдовал борьба [413]
- Мезенхима [217, 131]
- Мезодерма [216]
- Менделя закон [315]
- Менделизм [315]
- Мерогамия [185]
- Метамерия [133, 135]
- Метаморфоз [160, 251]
- Метафаза [65]
- Механика развития [6]
- Механизмизм [12, 14, 24, 60]
- Механоламаркизм [424]
- Миграция животных [395, 402]
- Микроманипулятор [77]
- Микрон [26]
- Микронуклеус [76, 186]
- Микроскоп (история) [17]
- Микролиле [162]
- Микроспоры [195]
- Миллимикрон [45]
- Миникурия [419]
- Митогенетические лучи [70]
- Митотическое деление клетки [62, 64]
- Миоцелия [47, 48]
- Млекопитающие [143]
- Многоклеточные животные [79, 93]
- Многоножки [138]
- Модификации [298, 423]
- Модификации длительные [308]
- » (ненаследственность) [302]
- Мозаичные яйца [230]
- Моллюски [136]
- Моногибридное скрещивание [36]
- Моносахариды [42]
- Моргана закон [331]
- Морфологии [5]
- Морфология клетки [24]
- Морула [208]
- Моховые растения [145]
- Мох (чередование поколений) [203]
- Мутация [309]
- Мутации в чистых линиях [311]
- » генные [312]
- » соматические [312]
- » (экспериментальное получение) [313]
- Мутационная теория (де-Фриза) [436]
- Мускульное волокно [89]
- Мускульное волокно гладкое [90]
- Мускульное волокно поперечнополосатое [26, 90]
- Мягкотелые [136]
- Насекомые [138]
- Насекомые (метаморфоз) [249]
- Наследственность [316]
- Наследственность (законы) [316]
- Наследственность, сцепленная с полом [339]
- Неандертальский человек [444]
- Неоарктическая область [396]
- Независимое распределение [322]
- Нейрит [91]
- Нейрон [92]
- Ненаследственность модификаций [302]

- Необратимость эволюции [373]
 Неодарвинизм [424]
 Неодамаркизм [423]
 Неопреформизм [227]
 Неотения [260]
 Неотропическая область [396, 398]
 Неравнонаследственное деление [236]
 Нервная ткань [91]
 Нитрофицирующие бактерии [110]
 Номенклатура двойная [344]
 Номогенез [424]
- Обезьяны узконосые [434]
 » широконосые [433]
 » человекообразные [434]
 Обезьяно-человек [441]
 Области зоогеографические [396]
 Оболочки [141, 361]
 Овогенез [165]
 Овогонии [165]
 Овоциты [165]
 Одноклеточные организмы [73, 128]
 Окраска покровительственная [419]
 Окраска предостерегающая [420]
 Омоложение [272]
 Онтогенез [206]
 Оплодотворение у животных [175]
 » » водорослей [188]
 » » грибов [190]
 » » мхов [193]
 » » одноклеточных [183]
 » » папоротников [194]
 » » семенных [195]
- Определение пола [336]
 Органеллы [75]
 Органическая целесообразность [419]
 Организаторы (Ипемана) [241]
 Организационные центры [239]
 Органоиды клетки [30, 75]
 Органы аналогичные [379]
 » гомодинамичные [382]
 » гомологичные [381]
 » рудиментарные [384]
 Ортогенез [424]
 Осеменивание искусственное [179]
 Осмотические свойства клетки [54]
 Осмотическое давление [55]
 Отбор естественный [411, 413]
 » искусственный [408, 410]
- Палеарктическая область [396]
 Палеонтология [362]
 Палингенез [388]
 Палингенетические признаки [388]
 Пангенезиз (Дарвина) [302]
 Пандорина [33, 149]
 Панспермия (теория) [454]
 Папоротники (размножение) [150, 194]
 » (систематика) [145]
 » (чередование поколений) [204]
 Параллельная индукция [303]
 Партогенез естественный [199]
 Партогенез искусственный [180]
 Пастер (работы) [453]
- Паукообразные [138]
 Пептидная связь [40]
 Пептиды [39]
 Периклиальные химеры [288]
 Питекантроп [441]
 Плазмониз [56]
 Пластиды [32]
 Пластинки кровяные [85]
 Плейотропизм [329]
 Плеудорина [149]
 Плоские черви [133]
 Поверхностное натяжение [47]
 Подвой [285]
 Позвоночные [141]
 Покровительственная окраска [419]
 Пол (превращение) [262]
 » (определение) [336]
 Полипептиды [40]
 Полипы [131]
 Полипы гидроидные [131]
 » сцифоидные [132]
 Полиспермия [178]
 Половое размножение многоклеточных [156]
 Половое размножение одноклеточных [182]
 Половые железы [157, 262]
 » клетки [156]
 » хромозомы [336]
 Полость бластулы [208]
 » вторичная [217]
 » гастролы [212]
 Полуобезьяны [433]
 Полусы яйца [161]
 Полярные тела [166]
 » шапочки [67]
 Популяция [307]
 Почкование [148, 154]
 Предостерегающая окраска [420]
 Пресмыкающиеся [142]
 Преформация [226, 243]
 Прививки [285]
 Привой [285]
 Приматы [433]
 Продолжительность жизни [270]
 Происхождение жизни [452]
 » человека [423]
 Пролан [267]
 Проницаемость клеточной оболочки [54, 58]
 Проспективная потенция [234]
 Проспективное значение [234]
 Простейшие [128]
 Протонема [193, 204]
 Протоплазма [17]
 Протоплазма (коллоидные свойства) [45]
 » (структура) [24, 53]
 » (химический состав) [45]
 Профаза [65]
 Псевдоредукция [167]
 Психодамаркизм [424]
 Птицы [143]
 Пыльца [196]
 Пыльцевая трубка [196]

Развитие постэмбриональное [206, 243]

» эмбриональное [206]

Раздельнополость [157]

Раздражимость [119]

Разрозненные ареалы [394]

Размножение клеток [62]

» бесполое [146]

» вегетативное [146, 152]

» половое [156]

Ракообразные [138]

Раневые гормоны [69]

Растворы физиологические [58]

Расхождение признаков [415]

Расщепление [316]

Регенерация [275]

Регенерационная бластема [278]

Регуляционные яйца [232]

Редукционное деление [166, 168]

Рентгеновские лучи [313]

Ресничные черви [132]

Рефлекс безусловный [124]

Рефлекс условный [124]

Рефлекторная дуга [124]

Рефрактерность [119]

Рецессивный признак [317]

Родословная приматов [441]

Родословное древо [360, 363]

Родословные таблицы [338]

Рудиментарные органы [384, 430]

Руководящие ископаемые [367]

Рыбы [141]

Саркода [129]

Саркодовые [128, 129]

Сахар [42]

Секторальные химеры [288]

Семянники [170]

Семенные растения [145]

Семяпочка [195]

Симбиоз [104]

Синактроп [443]

Сперматиды [195]

Синапсис [166]

Синдактилия [339]

Сиякарпон [176]

Синтез мочевины [37]

» белков [39, 104]

» углеводов [97]

Сияющий [26, 90]

Система естественная [360]

» искусственная [360]

Систематика [6, 10, 127, 356]

Скрещивание дигибридное [322]

» моногибридное [316]

» обратное [321]

» анализирующее [321]

Слоевые растения [144]

Слоны (эволюция) [375]

Соединительная ткань [83]

Соединительная ткань волокнистая [86]

» » плотная [87]

» » ретикулярная [87]

» » рыхлая [86]

» » студенистая [86]

Созревание половых клеток [163]

Сократительная вакуоль [75]

Сома [163]

Соматические клетки [163]

Соматическая индукция [303]

Сомиты [217]

Сонорская подобласть [396]

Сосальщики [132]

Сосудистоволокнистые пучки [106]

Сперматиды [165]

Сперматогония [165]

Сперматогенез [164]

Сперматозоид [162]

Сперматонит [165]

Спора [150]

Споровый [150]

Споровики [130]

Спорообразование [150]

Спорофит [203]

Сравнительная анатомия [5, 379]

Сращивание [285]

Старость (омоложение) [271]

Стебель (строение) [105]

Стереоплазма [302, 423]

Стреляющие клетки [80]

Суспензия [46]

Сцепление генов [330]

Сцепленное с полом наследование [337]

Сцифомедузы [131]

Таксенсы [122]

Телодиплонтные яйца [161]

Телофаза [65]

Тельца костные [88]

» полярные [166]

Теория Аллена [459]

Теория естественного отбора (Дарвин)

[403]

Теория зародышевой плазмы (Вейсман)

[302, 424]

Теория идиоплазмы (Негели) [302, 423]

» клеточная [21]

» линейного расположения генов

[334]

Теория Ламарка [346]

» мутационная (де-Фриз) [426]

» яомогенеза (Берг.) [424]

» Опарина [460]

» палиспермии (Аррениуса) [458]

» происхождения жизни [452]

» Пфлюгера [450]

Тетрады [168]

Тироксин [255]

Тканевые культуры [290]

Ткань [80, 102]

Ткань костная [88]

» мускульная [89]

» нервная [91]

» соединительная [85]

» хрящевая [87]

» эпителиальная [81]

Трансплантация [285]

Трансгенация [312]

Трахей [380]

Трахеинные жаберы [381]
Трипанозомы [128]
Трихоцисты [76]
Тромбоциты [85]
Тропизмы [120]
Трохофора [135]
Тургор [56]

Углеводы [42, 97]
Ультрамикроскоп [46]
Усвоение азота [103]
Усвоение углерода [97]
Условные рефлексы [124]
Устьица [102]

Фазы митоза [65]
Фауна зоогеографических областей [396]
» океанических островов [403]
Фенотип [297]
Ферменты [109]
Физико-химия клетки [45]
Филогения [387]
Филэмбриогенез [392]
Фитогеография [394]
Флоэма [106]
Фотосинтез [97]
Фототаксис [122]
Фототропизм [120]

Хемотаксис [122]
Хемотропизм [120]
Хемосинтез [109]
Химеры периклинные [288]
» секторальные [288]
Химический состав протоплазмы [38]
Хлоропласты [32]
Хлорофилл [32, 99]
Хлорофилловые зерна [32]
Хондриозомы [31]
Хорда [26, 221, 388]
Хордовые [140, 361]
Хордон [163]
Хроматин [63]
Хроматофоры [32]
Хромозомные aberrации [312]
Хромозомы (карта) [334, 335]
» (конъюгация) [166]
» (индивидуальность) [66]
» (парность) [66]
» (перекрест) [334]
» (постоянство числа) [66]
» (половые) [336]
» (редукция) [163]

Хромозомы [34]
Хрящевая ткань [87]
Хрящевые клетки [87]

Цветок [195]
Цветная слепота [338]
Целесообразность органическая [419]
Целлюлоза [42]

Целогенез [389]
Целогенетические органы [389]
Центриоль [30]
Центрозома [30]
Центролецитальные яйца [161]
Центросфера [30]
Центры организационные [239]
Цитогония [146]
Цитология [6]

Частота (вариант) [300]
» (мутаций) [312]
Человек (происхождение) [428]
» (неандертальский) [444]
» (гейдельбергский) [444]
Человекообразные обезьяны [434]

Червь [132]
Черви кольчатые [133]
» круглые [133]
» плоские [133]
» ресничные [133]
Чередование поколений [199]
Чередование поколений вторичное [201]
» первичное [201]

Чистая линия [306]
Чистота гамет [317]
Членистоногие [138]

Эволюция [342]
Эволюция лошади [376]
Эволюция слонов [375]
Эквационное деление [166]
Экваториальная пластинка [65]
Эксплантация [290]
Эктодерма [79, 130]
Эктоплазма [74]
Эмбриология [6, 386]
Эмбриональное развитие [206]
Эндемичные виды [399]
Эндоплазма [74]
Энзимы [109]
Энтелехия [13, 281]
Энтодерма [79, 130]
Эпифиллия [214]
Эпигенез [226]
Эпителиальная ткань [81]
Эритроциты [84]
Эры геологические [368]

Ядерная оболочка [62]
Ядерный сок [63]
Ядро клетки [17, 22, 27]
Ядрышко [63]
Яичник аскариды [165]
» млекопитающих [173]
Яйца гомолецитальные [161]
» мозаичные [230]
» регуляторные [232]
» телеолецитальные [161]
» центролецитальные [161]
Яйцеклетка растений [195]

СТРАНИЦА-ССЫЛКА

ШКОЛЬНЫЕ УЧЕБНИКИ СССР

SHEBA.SPB.RU/SHKOLA/

