



О. Т. КУДАЕВА



# ВВЕДЕНИЕ В БИОЛОГИЮ ЧЕЛОВЕКА

Новосибирск 2011

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РФ  
ГОУ ВПО «НОВОСИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

**О. Т. Кудаева**

**ВВЕДЕНИЕ  
В БИОЛОГИЮ ЧЕЛОВЕКА**

Курс лекций

Новосибирск 2011

УДК 572(075.8)+61(075.8)  
ББК 28.я73-2+28.9я73-2  
К 887

Печатается по решению  
Редакционно-издательского  
совета НГПУ

**Рецензенты:**

доктор биологических наук, профессор НГПУ

**В. П. Леутин**;

доктор медицинских наук, ведущий научный сотрудник

Учреждения Российской академии медицинских наук

научно-исследовательского института физиологии СО РАМН

*Е. Л. Альперина*

**Кудаева, О. Т.**

К 887 Введение в биологию человека: курс лекций / О. Т. Кудаева. – Новосибирск: Изд. НГПУ, 2011. – 198 с.

ISBN 978-5-85921-826-4

Издание представляет собой курс лекций, который автор читает студентам Новосибирского государственного педагогического университета, обучающимся на отделении специальной психологии. В нем рассматриваются основные аспекты жизнедеятельности человека, включая его происхождение, эволюционную историю, наследственность, репродукцию, основные физиологические процессы, их регуляцию и временную организацию. Характеристика основных свойств человека как представителя своего биологического вида дается автором в соответствии с общими биологическими и эволюционными представлениями.

Издание предназначено для студентов психологических специальностей.

УДК 572(075.8)+61(075.8)  
ББК 28.я73-2+28.9я73-2

ISBN 978-5-85921-826-4

© ГОУ ВПО «Новосибирский  
государственный педагогический университет», 2011

## Лекция 1.

# ЧЕЛОВЕК КАК БИОСОЦИАЛЬНОЕ СУЩЕСТВО

В отличие от всех остальных объектов живой природы человек рассматривается как уникальное существо с двойственной природой: с одной стороны, это исключительное создание, наделенное «божественным» разумом, а с другой – это животное с типичными характеристиками представителя класса млекопитающих.

Каждый вид обладает рядом своеобразных, свойственных только ему качеств. Однако наряду с отличительными особенностями представители разных видов характеризуются и рядом общих черт, так что иногда бывает трудно провести границу не только между родственными, но даже и далеко отстоящими друг от друга видами, принадлежащими к разным семействам и даже классам (минога и угорь, акула и дельфин). Человек – один из представителей животного царства. Исключительность человека как биологического вида состоит не только в наличии большого количества особенных черт, но и в степени выраженности этого своеобразия – некоторые свойства можно обнаружить только в зачаточном состоянии даже у ближайших биологических родственников, другие характеристики вообще не имеют аналогий в живой природе. Так, человек единственный в своем классе передвигается на двух ногах в выпрямленном положении. Большая часть новых свойств появилась у человека как результат резкого увеличения и усложнения головного мозга. Человек – единственный представитель животного мира, владеющий речью и языком, обладающий творческим потенциалом, способный в определенных границах сдерживать свои инстинкты, даже инстинкт самосохранения, контролировать проявление своих чувств и эмоций, заранее предвидеть результаты своих действий, составлять планы, анализировать себя «со стороны» и осознавать ответственность за свои поступки. Человек обладает абстрактным мышлением, чувством стыда и юмора и способностью смеяться. Человек передает информацию последующим поколениям с помощью генов, как весь живой мир, и, дополнительно, негенетическим путем, с помощью обучения, таким образом, подвергаясь действию не только биологической, но и культурной эволюции. Взаимодействие человека с

окружающей средой также отличает его от всех других представителей животного царства: человек не только пассивно адаптируется к изменяющимся внешним факторам, но и активно влияет на них, изменяя среду соответственно своим потребностям.

Своеобразие этого вида хорошо проявляется в определениях, которые ему дают: человек – это политическое животное, смеющееся животное, общественное животное, религиозное животное, играющее животное. Широко известно определение Блеза Паскаля (*B. Pascal*, 1623–1662): «Человек – всего лишь тростник, самый слабый в природе, но это мыслящий тростник».

Человек – существо биосоциальное. Для него характерны как биологические свойства живого организма, относящегося к определенному таксону, так и общественные, вырабатываемые во взаимоотношениях с другими людьми. Социальность живых организмов означает формирование ими особым образом организованной структуры, элементами которой они и являются. Взаимодействие живых организмов такой надорганизменной системы образует существенную нематериальную составляющую – сеть биосоциальных взаимодействий.

Биологическая сущность человека проявляется в том, что все его существование и потребности подчиняются закономерностям строения и функционирования живых объектов: молекулярный и клеточный состав, морфологические и анатомические признаки, регуляция функций на всех уровнях, от молекулярно-генетического до организменного и в какой-то степени до надорганизменного. К биологическим потребностям относят потребность в пище, кислороде, воде, внешних условиях для жизнедеятельности, включая контакты с другими представителями вида для продолжения рода. Их удовлетворение осуществляется за счет биологических механизмов – разнообразных физиологических процессов, в том числе инстинктов и рефлексов. Социальная составляющая формируется на базе не только и не столько индивидуальных потребностей, сколько из взаимосвязи людей между собой. Удовлетворение социальных потребностей – воспитания, обучения, культурного развития, общения, творчества – происходит путем создания разнообразных социальных институтов: семьи, государства, науки, искусства, религии,

права. Социальные, или общественные, институты – это постоянно повторяющиеся и воспроизводящиеся отношения людей, возникающие в процессе реализации конкретных общественных функций, направленных на удовлетворение социальных потребностей; это комплекс установлений, правил, придающий устойчивость различным формам человеческой деятельности. Эти отношения могут носить экономический (отношения в процессе материального производства), социальный (отношения между различными социальными и возрастными группами в процессе жизнедеятельности), политический (отношения между гражданским обществом и государством) и духовный (отношения, возникающие в процессе создания духовных ценностей) характер. Социальные институты образуются на основе взаимодействия и отношений индивидов, групп и различных общностей, но они не сводятся к простой сумме таких взаимодействий и имеют надиндивидуальный характер, т. е. представляют собой самостоятельные общественные образования. В результате формируются системы ценностей, норм, образцов деятельности, что определяет поведение людей и устанавливает способы удовлетворения их социальных потребностей.

Социальная составляющая характерна не только для человека. В настоящее время накопилось много данных о существовании сообществ у многих видов животных, от достаточно просто устроенных (колонии полипов и даже микроорганизмов) и до сложных, иерархически организованных (семьи общественных насекомых – ос, пчел, муравьев, термитов; стаи птиц и сообщества млекопитающих – грызунов, парнокопытных и непарнокопытных, хищных, приматов). Жизнь в сообществе обеспечивает существование максимального числа особей при достаточном уровне потребления посредством регуляции на надорганизменном уровне. Несомненно, в этом направлении человек пошел дальше всех известных видов и является действительно общественным видом.

Периодически в науках о человеке делается акцент на одну из сторон природы и сущности человека – его биологическую или социальную составляющие. Крайнюю точку зрения на полную зависимость индивидуального развития человека только от генетических факторов называют панбиологизмом (греч. *pan* – весь, всякий). В этом

случае человек практически низводится до уровня животного. Представление о равенстве генетических задатков у всех людей и решающей роли воспитания и образования обозначают как пансоциологизм, при этом человек предстает в качестве *tabula rasa* (чистая доска), на которую среда наносит все будущее развитие. Обе крайние точки являются необоснованным упрощением природы человека.

В настоящее время такие представления показали свою несостоятельность. Действительно, многие признаки человека находятся под выраженным генетическим контролем. К таким признакам относятся комплексы гистосовместимости, группы крови, цвет кожи, глаз, волос, телосложение человека, его рост, особенности скелета, способности к вычислению в уме. Проявление других свойств, имея в основе генетическую предрасположенность, в большой степени зависит от внешних условий, условий развития – склонность к определенной сфере деятельности, предрасположенность ко многим соматическим и психическим болезням, способность к обучению, особенности биоритмов, приверженность привычкам, мотивация поступков, комплексы поведенческих реакций. Воспитание и образование, выступая факторами внешних условий, способны влиять на фенотипические проявления таких генов. При изучении роли наследственных и внешнесредовых факторов, в том числе определения роли воспитания и образования, в формировании того или иного признака человека используют близнецовый метод исследования, предложенный в конце XIX в. Ф. Гальтоном (*F. Galton*; 1822–1911). Близнецовый метод основывается на изучении монозиготных и дизиготных близнецов. Монозиготные, или однайцевые, или идентичные, близнецы развиваются из одной оплодотворенной яйцеклетки (зиготы), которая на ранних стадиях дробления делится на несколько частей, чаще всего на две части. Такие близнецы имеют идентичный набор генов, поэтому можно считать, что фенотипические различия между ними вызваны факторами внешней среды. Особый интерес представляют исследования идентичных близнецов, которые от рождения воспитывались в разных семьях, т. е. когда реализация одного и того же генотипа происходила в разных условиях окружающей среды. Дизиготные, или двуйцевые, или неидентичные, близнецы развиваются при оплодотворении нескольких яйцеклеток,

также чаще всего двух, разными сперматозоидами. Такие близнецы имеют разный набор генов, как и в случае обычных детей в семье. Сопоставляя фенотипическую изменчивость генов в монозиготных и дизиготных парах, выявляют степень влияния наследственных и средовых факторов на многие признаки, в том числе различные соматические и психические функции (внимание, темперамент, фантазия, память).

Большой интерес вызывает вопрос о биологической и социальной обусловленности интеллекта. Интеллект (от лат. *intellectus* – понимание, познание) – общие познавательные способности индивида. Интеллект включает в себя способности обучаться, логически мыслить, анализировать и систематизировать информацию, находить закономерности, эффективно решать проблемы при возникновении разнообразных жизненных задач, предвидеть возможные последствия предпринимаемых им действий. Развитие интеллекта выделяет человека из остального царства животных и является основой развития социума и, в конечном итоге, человеческой цивилизации. В начале XX в. психолог Чарльз Эдвард Спирмен (*Ch. E. Spearman*; 1863–1945) разработал цикл статистических методов с целью изучения структуры интеллекта и пришел к выводу, что все интеллектуальные способности статистически связаны между собой. На основании данных факторного анализа, предложил двухфакторную теорию интеллекта, выделив общий (генеральный) фактор – «фактор *g*» (*g factor*), являющийся основанием любых успешных умственных действий, и ряд специальных факторов, характеризующих способности в отдельных областях. Для количественной оценки «фактора *g*» используют различные тесты, которые с разной степенью точности отражают значение этого параметра, хотя в настоящее время не так очевидно, что существует единственная мера интеллектуальных способностей, так как способности в различных областях человеческой деятельности не всегда коррелируют между собой.

Для характеристики интеллекта часто используется коэффициент интеллекта (IQ). При сравнении пар идентичных и неидентичных близнецов по различным признакам, характеризующим интеллект, были получены данные, позволяющие считать, что люди, имеющие одинаковые генотипы, обладают очень близкими интеллектуальными



ми возможностями. Наблюдения над близнецами также показали, что если один страдает слабоумием, то наблюдается 97% совпадения в случае монозиготных и 37% для дизиготных близнецов.

При аналогичном сопоставлении пар по признакам, определяющим предрасположенность к различным сферам деятельности (научные интересы, способность к занятиям бизнесом, религиозной или артистической деятельностью), было обнаружено, что у идентичных близнецов коэффициенты корреляции между проявлением одинаковых признаков значительно выше, чем у неидентичных близнецов, что также свидетельствует о значимости генетической составляющей наряду с несомненным влиянием внешних условий.

Проявления простых признаков, непосредственно зависящих от экспрессии определенных белков и ферментов, более жестко зависят от кодирующих их генов. Изучение относительной роли генетического контроля и средовых воздействий в сложных поведенческих реакциях человека, которые складываются из многочисленных более простых элементов, является несомненно более сложной задачей и находится еще в начальной стадии.

Карл Линней (*C. Linnaeus*, 1707–1778), создатель основ биологической систематики, в своей классификации живых организмов «Система природы...» (*Systema Naturae...*) отнес человека к отряду *Primates* (князей, или приматов) вместе с обезьянами, дав ему название «человека разумного», *Homo sapiens*. Хотя К. Линней не считал, что человек произошел от других приматов, а лишь подчеркнул несомненное внешнее сходство в их строении, сам факт отнесения человека в один таксон с другими животными противоречил представлениям о совершенной исключительности человека как явления природы. Чарльз Дарвин, рассматривая человека как еще одно животное в созданной им теории эволюции, повернул внимание наук о человеке к его биологии. Успехи новой науки о поведении животных – этологии привели к активному исследованию наследственных моделей поведения животных, а затем и человека. Среди ученых, сделавших интересные открытия в этой области, можно отметить Джулиана Хаксли (*J. Huxley*, 1887–1975) и Оскара Хейнрота (*O. Heinroth*, 1871–1945), которые подчеркнули разницу между поведением животных в дикой природе и в искусственно созданных

условиях, Якоба фон Икскюля (*J. von Uexkull*, 1864–1944), который ввел понятие *Umwelt*, означающее мир, формируемый сенсорными и моторными возможностями животного, Николаса Тинбергена (*N. Tinbergen*, 1907–1988) и Конрада Лоренца (*K. Lorenz*, 1903–1989), которые разработали способы наблюдения за животными, не подозревающими о присутствии человека, уточнили понятие инстинкта и начали исследовать врожденные модели поведения. К. Лоренц провел сравнение агрессивного поведения животных и человека как инстинкта, который служит сохранению жизни и вида. В исследованиях делались выводы о существовании у животных таких человеческих черт, как агрессивность, территориальные притязания, способность к выражению эмоций. Эти взгляды нашли подкрепление в приматологии. Исследователи стремились найти основу человеческих действий, отыскать биологический фундамент человеческой природы.

Изучение поведения животных в естественных условиях привело к созданию в 1970-х гг. новой науки – социобиологии. Социобиология представляет собой междисциплинарное научное направление, которое, опираясь на данные этологии, генетики, экологии, эволюционной теории, социальной психологии, этнографии, изучает биологические основы социального поведения животных и человека, предполагая возможность обнаружения у животных предпосылок поведенческих форм, свойственных человеку.

Основная цель социобиологии была сформулирована в работах энтомолога и этолога Эдварда О. Уилсона (*E. O. Wilson*, р. 1929) «Социобиология: новый синтез» («*Sociobiology: The New Synthesis*», 1975) и «О человеческой природе» («*On Human Nature*», 1978) как «систематическое исследование биологической основы всех форм социального поведения у всех организмов, включая человека». Э. О. Уилсон исходит из гипотезы о существовании общих типов поведенческих форм (альтруистического, эгоистического, агрессивного, полового и других) у животных и человека, которые основаны на одних и тех же врожденных рефлексам, направленных в конечном итоге на выполнение самой главной задачи – сохранения жизни. Э. О. Уилсон считает, что исследования в этом направлении могут выявить биологические основы морального поведения человека:

«Наука скоро сможет изучать происхождение и значение человеческих ценностей, лежащих в основании этических заповедей и большей части политической практики»<sup>1</sup>. Согласно Э. О. Уилсону, биологическая основа, контролируемая генами, определяет «базовые правила человеческого поведения» и накладывает ограничения на их эволюцию. «Гены держат культуру на поводке. Поводок этот довольно длинный, но он с неизбежностью будет сдерживать ценности в соответствии с их влиянием на генетический пул...»<sup>2</sup>.

Таким образом, социобиология экстраполирует выводы, сделанные при наблюдении за поведением животных в их естественных условиях обитания, на человека и утверждает ведущую роль биологических факторов в развитии личности, при этом культурным влияниям отводится второстепенная роль.

Другая концепция развития человека и человечества, представленная работами генетика, энтомолога, одного из создателей синтетической теории эволюции Ф. Г. Добржанского (*Th. Dobzhansky*, 1900–1975) и его учеников, постулирует, что эволюция человека есть эволюция культуры как нового уникального вида адаптации с негенетическим способом наследования – социальной наследственностью, при которой информация передается не генами, а благодаря наличию у человека второй сигнальной системы и способности к абстрактному мышлению.

Современная наука находит решение между крайностями «биологизации» и «социологизации» в понимании природы человека. На сегодняшний день господствует представление, что, несомненно, вся информация о биологических свойствах человека – цвете кожи, волос, глаз, типе конституции, особенностях функционирования нервной системы, способностях к математике и музыке и т. д. – записана в его генах, однако для проявления большей части его свойств необходимы соответствующие условия среды. В частности, многие характерные черты человеческого поведения и психики, во многом обусловленные генетическими возможностями, реализуются только при наличии соответствующей социальной среды, через передачу социальной программы в процессе воспитания и обучения. При

---

<sup>1</sup> Цит. по *Смит Р.* Человек между биологией и культурой // *Человек.* – 2000. – №1.

<sup>2</sup> Там же.

этом генетический потенциал достаточно жестко ограничен определенными временными интервалами, различными для конкретных параметров организма и может не успеть проявиться, если пропущен нужный срок. В качестве примера могут служить многочисленные случаи с младенцами, которые в силу обстоятельств были лишены общения с другими людьми длительное время и после возвращения в человеческое общество не могли социализироваться, т. е. овладеть речью, приобрести сложные навыки человеческой деятельности, достаточно развить психические функции, свойственные человеку. Таким образом, биологическое и социальное в человеке неразрывно связаны между собой и только их единство приводит к возникновению полноценной человеческой личности.

В связи с представлением о человеке как о биосоциальном существе он традиционно изучается науками с двух сторон: как биологический объект и как объект и субъект культуры и социума. К первым относят комплекс биологических специальностей (анатомия, физиология, генетика человека), медицинские науки, экологию. Ко вторым – психологию, социальную психологию, социологию, историю, этнологию, философию человека, теорию познания, философию религии и множество других гуманитарных наук.

Развитие медицины, пристальное внимание к здоровью человека и возможностям его улучшения привело в XIX в. к возникновению науки *евгеники*. Евгеника (греч. хорошего рода, породистый) – учение о наследственном здоровье человека и путях улучшения его наследственных свойств. Различия в целях разделили эту науку на две ветви: позитивную и негативную евгенику. Позитивная евгеника призвана способствовать рождению людей, которые обладают «хорошими», нужными, ценными качествами с точки зрения общества. К таким качествам относят отсутствие наследственных дефектов, хорошее физическое развитие, высокий интеллект. Целью негативной евгеники является запрет на воспроизводство лицам, которые страдают от каких-либо наследственных заболеваний, включая физическую и умственную неполноценность, чтобы предотвратить появление детей с возможными аналогичными нарушениями. Случаи подобной социальной практики существовали с древних времен. Так, в Спарте не отвечающих определенным критериям нормы де-

тей бросали в пропасть. Аналогичное отношение к новорожденным с отклонениями от нормального развития описано у народов крайнего Севера.

Хотя идея усовершенствования человеческих качеств имеет очень глубокие корни и встречается уже в античных источниках, основателем евгеники считается Фрэнсис Гальтон (*F. Galton*, 1822–1911), антрополог и психолог, необыкновенно эрудированный человек, блестящий исследователь, сделавший целый ряд открытий во многих – не смежных – областях науки, известный своими исследованиями человеческого интеллекта, обобщенными в книге «Исследование человеческих способностей и их развитие», в которой он описал основы психологического тестирования. Основываясь на данных о наследственной обусловленности психологических свойств у человека, в том числе интеллектуальных способностей, он предложил изучать способы улучшения наследственных качеств будущих поколений (одаренность, умственные способности, здоровье). Хотя достаточно быстро стали ясны проблемы этического характера новой науки, евгенические теории получили довольно широкое распространение во многих странах, а некоторые государства даже реализовали те или иные практические шаги по воплощению идей евгеники, которую иногда называли «расовой гигиеной» (в 1920–1930 гг. в ряде штатов США, в 1930–1970 гг. в Швеции). В России в 1920 г. было учреждено Русское евгеническое общество, в 1921 г. – «Бюро по евгенике» и выходил «Русский евгенический журнал».

Отношение к евгенике изменилось, когда она стала использоваться для обоснования расовой политики Германии. Резко негативное восприятие евгеники в ассоциации с преступлениями нацистской Германии прекратили ее развитие как науки. Однако сегодня евгенические идеи вновь начинают звучать в связи с успехами в области геномных и клеточных технологий.

В последние годы в развитых странах растет так называемый генетический груз как результат развития медицины, что позволяет дойти до репродуктивного возраста людям даже с выраженными генетическими дефектами и, таким образом, передать эти генетические аномалии будущим поколениям. Успехи медицины характе-

ризируются интенсивно развивающимся новым направлением – генотерапией, которое предполагается использовать в лечении наследственных болезней. Более того, генотерапия может позволить вносить изменения в геном любого, в том числе и здорового, организма для желаемого улучшения каких-либо свойств. Однако практика вмешательства в природное разнообразие генов несет в себе определенные скрытые риски. Так, в странах Юго-Восточной Азии уже наблюдается изменение естественного вторичного соотношения полов как результат искусственной коррекции. К сожалению, не всегда можно предсказать последствия вторжения человека в естественный ход природных процессов, но хотя методы генетической инженерии в настоящее время используются не с целью улучшения генофонда, а для помощи отдельным лицам, применение такого мощного инструмента должно происходить с большой осторожностью.

Существует и отдельная область научного знания, предметом которого является человек, – антропология, что в переводе означает «наука о человеке» (от греч. *anthropos* – человек и *logos* – слово, учение, наука). Антропология – естественная история человека, учение о месте, занимаемом человеком в ряду животных, об особенностях физического строения человека и его изменчивости, о наследственности и влиянии среды. Антропология – типологическая наука, оперирующая не единой нормой строения человека, а множественными типами – расовыми, возрастными, половыми, социально-культурными, опираясь на данные сравнительной анатомии и филогении человека, эмбриологии и палеонтологии. Аристотель (384–322 до н.э.) в своем труде «История животных» рассматривал вопросы физической организации человека в одном ряду с другими животными. Но впервые термин «антропология» как наука о физическом строении человека стал применяться в XVI в., начиная с сочинения Магнуса Хундта (*M. Hundt*, 1449–1519) «*Anthropologium de hominis dignitate, natura et proprietatibus, de elementis, partibus et membris humani corporis*» («Антропология о достоинстве, природе и свойствах человека и об элементах, частях и членах человеческого тела»), в котором в качестве иллюстраций использовались анатомические рисунки Леонардо да Винчи (1452–1519). Однако в течение долгого периода термин «антропология» применяли для описания и

духовной стороны человеческой природы; таким образом, антропология понималась не только как наука о физической организации, т. е. о человеческом теле, его строении и многообразии, но и психическом и духовном мире человека.

Сегодня антропология занимается системным анализом феномена «человек» и включает в себя в качестве отдельных разделов физическую, философскую, эволюционную, конституциональную, этническую, социальную, культурную (к которой относят лингвистику, доисторическую археологию и этнографию), возрастную, педагогическую, экономическую и политическую антропологии. Физическая антропология, которая имеет непосредственное отношение к нашему курсу, это биологическая наука о типологическом строении человеческого тела (сравнительная анатомия и морфология человека), о полиморфизме и политипии человека (расоведение), о происхождении и эволюции человека (антропогенез).

Биология человека не является отдельной наукой, но объединяет несколько областей знаний о человеке, включая в себя многие разделы физической антропологии. Биология человека выражает современную концепцию в понимании феномена человек и естественной истории человечества.

Биология человека – наука о людях, их происхождении и эволюции, географическом распространении, численности человеческих популяций, их структуре и динамике, о строении человеческого организма, физиологических и биохимических процессах и их временной организации, развитии человека, его индивидуальной наследственности и популяционной генетике, различиях между индивидуумами, экологии, другими словами, о закономерностях функционирования организма человека на разных уровнях организации, от молекулярного до надорганизменного, включая биологическую основу многих поведенческих реакций человека и сообществ людей. Биология человека изучает особенности его организма в норме и при различных отклонениях в нормальном течении процессов как в рамках физиологических, «нормальных» реакций на экстремальные воздействия, так и патологических, при различных расстройствах жизнедеятельности (патофизиология, патоанатомия, генетика наследственных заболеваний). Важной задачей биологии человека

является изучение влияния на различные параметры процессов его жизнедеятельности климата, состава почвы, воды и воздуха, питания, его способностей к адаптации в разных условиях среды.

Биология человека рассматривает также закономерности и особенности поведения человека. Знание основных общих закономерностей строения, развития и функционирования, свойственных человеку как представителю своего биологического вида, поможет раскрыть природу и целесообразность тех или иных реакций и процессов, поступков, мотиваций, состояний, их адекватность, понять происхождение и развитие связи между человеческими существами и основанную на ней негенетическую преемственность.

Можно сказать, что биология человека – не столько научная дисциплина, сколько определенная точка зрения на самое интересное и важное из животных; она рисует портрет человечества на том же холсте, который служит для изображения других представителей животного царства<sup>3</sup>.

---

<sup>3</sup> *Медавар П.* Предисловие к первому изданию // Биология человека: пер. с англ. / под ред. Дж. Харрисона. – М.: Мир, 1979. – С. 7.



## Лекция 2.

# ПОЛОЖЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА НА ЭВОЛЮЦИОННОМ ДРЕВЕ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ

Наука о классификации животных и растений называется таксономией. Основателем научной биологической систематики был Карл Линней (*C. Linnaeus*, 1707–1778), который создал первую классификацию живых организмов и положил в основу систематики так называемую бинарную (биномиальную) (от лат. *binarius* – двойной) номенклатуру, согласно которой название каждого вида состоит из двух слов: одно обозначает род, другое является видовым эпитетом (например *Homo sapiens* – человек разумный). Традиционно названия пишутся на латинском языке курсивом, родовое имя пишется с большой буквы, видовое – с малой. Организмы, входящие в одну таксономическую категорию, характеризуются большой степенью сходства и наличием родственных связей.

Основной таксономической единицей является вид. Вид – это совокупность особей, обладающих сходными морфологическими и функциональными признаками, имеющих общее происхождение и в естественных условиях скрещивающихся только между собой.

Согласно современным представлениям все живые организмы разделяют по отсутствию или наличию в их клетках истинного ядра, соответственно, на прокариот (*Procaryota* – доядерные) и эукариот (*Eucaryota* – ядерные). У прокариот (бактерии и сине-зеленые водоросли) генетический материал в виде кольцевой цепи ДНК лежит свободно, не отделенный от цитоплазмы ядерной мембраной. У всех остальных одно- и многоклеточных организмов имеется ядро, окруженное ядерной мембраной, в котором находится генетический материал, структурно оформленный в виде хромосом – линейных отрезков ДНК.

Эукариоты представлены царствами растений (два подцарства – низшие растения и высшие растения), грибов (два подцарства – низшие грибы и высшие грибы) и животных (два подцарства – простейшие и многоклеточные животные); кроме того, в настоящее время в отдельное царство выделяют слизевиков, сравнительно просто устроенных организмов, ранее относящихся к царству грибов.

Грибы (*Mycetalia, Fungi*, или *Mycota*) – гетеротрофные организмы, сочетающие в себе признаки как растений (неподвижность, верхушечный рост, наличие клеточных стенок и другие), так и животных (гетеротрофный тип обмена, наличие хитина, образование мочевины, запасание углеводов в форме гликогена и другие). Известно свыше 100 тысяч видов грибов. Размножаются грибы вегетативным, бесполом (спорами) и половым путем. Грибы минерализуют растительные остатки в почве, патогенные грибы вызывают болезни растений, животных и человека.

Растения (*Vegetabilia*, или *Plantae*) – автотрофы, т. е. способны синтезировать все необходимые им органические вещества из неорганических, используя энергию солнечных лучей в процессе фотосинтеза, тем самым являясь основным первичным источником пищи и энергии для всех других форм жизни на Земле. У некоторых растений вторично возник гетеротрофный способ питания (сапрофиты и паразиты). Клетки растений имеют органеллы пластиды, в которых осуществляется фотосинтез, плотную клеточную стенку, состоящую обычно из целлюлозы. Размножаются вегетативным, бесполом (спорами) и половым путем. Запасы углеводов откладываются в виде крахмала. Известно около 350 тысяч видов ныне живущих растений.

Животные (*Animalia*) – первично гетеротрофные организмы, т. е. питаются готовыми органическими соединениями, т. к. не способны синтезировать питательные вещества из неорганических соединений; запасают углеводы в форме гликогена. Размножаются половым и, гораздо реже, бесполом путем без помощи спор. Активно подвижные организмы. Царство животных делится на подцарство простейших (*Protozoa*), организмы которых состоят из одной клетки или из колоний одинаковых клеток, и подцарство многоклеточных животных (*Metazoa*), состоящих из многих специализированных клеток. Подцарство многоклеточных разделяют на типы, например тип членистоногие (*Arthropoda*), тип хордовые (*Chordata*). Считается, что в настоящее время на планете существует около 1,9 млн видов животных.

Все живые организмы имеют клеточное строение. В природе существуют объекты, которые не обладают полным набором при-

знаков, присущих живым существам, например вирусы – мельчайшие неклеточные частицы (15–350 нм), состоящие из нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК) и белковой оболочки (капсида). Вирусы – внутриклеточные паразиты: размножаясь только в живых клетках, они используют их ферментативный аппарат и переключают клетку на синтез зрелых вирусных частиц – вирионов. Вирусы распространены повсеместно; вызывают болезни растений, животных и человека. Вирусы, размножающиеся в бактериях, называются бактериофагами.

Основное местообитание живых организмов – суша. Несмотря на то что гидросфера занимает большую часть планеты – 2/3 поверхности, на долю суши приходится значительно большая часть массы живого вещества: 3,2 и 2420 млрд тонн, соответственно. Основная живая масса суши – растения (99,2%), тогда как в океане – преимущественно животные и микроорганизмы, растения составляют всего 6,3%.

Эволюцию живых организмов отображают в виде филогенетического древа (рис. 1).

Человек, как любое живое существо на планете, может быть отнесен к определенному таксону. Человек как вид представляет собой совокупность популяций, дающих при смешении плодовитое потомство и обнаруживающих значительную изменчивость (полиморфизм) морфофункционального статуса, при том что все группы современного человечества находятся на одинаково высоком уровне своей биологической организации. Современный человек принадлежит к царству животных (*Animalia*), типу хордовых (*Chordata*), классу млекопитающих (*Mammalia*), отряду приматов (*Primates*), семейству гоминид (*Hominidae*), роду «люди» (*Homo*), виду «человек разумный» (*Homo sapiens*).

Соответственно своему положению на эволюционном древе живых существ, человек имеет все основные особенности строения, свойственные другим представителям его таксонов.

Человек относится к типу хордовых и, в частности, к подтипу позвоночных (*Vertebrata*), представители которого характеризуются следующим планом строения тела.

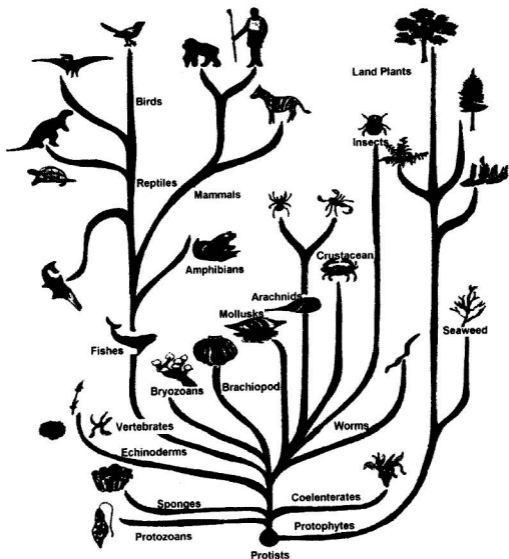


Рис.1. Филогенетическое древо живых организмов

1. Билатеральная (двусторонняя) симметрия (в отличие от кишечнополостных и иглокожих, обладающих радиальной симметрией). Хотя позвоночным свойственна билатеральная симметрия, имеется и ряд исключений из этого положения: многие непарные органы могут располагаться в той или иной степени эксцентрично (сердце, желудок, печень, селезенка), кишечник часто извитой и асимметрично свернут, парные структуры (почки, яичники, надпо-

чечники) иногда различаются по размерам, функциональной активности и также располагаются не строго симметрично.

2. Разделение на отделы в продольном направлении (головной отдел с основными органами чувств и нервными центрами, образующими головной мозг; шейный отдел, в основном свойственный высшим наземным позвоночным; туловище с полостями, в которых расположены внутренние органы; хвостовой отдел, состоящий из скелета и мышц, но лишенный внутренностей).

3. Жабры у зародыша, а в ряде групп и у взрослых особей; у высших позвоночных жабры функционально замещены легкими.

4. Хорда на стадии зародыша, замещающаяся позднее у большинства видов позвоночным столбом.

5. Нервная система, представленная единственным тяжем, расположенным дорсально вдоль всего тела над хордой или позвоночником; нервный полый ствол (спинной мозг) заканчивается на переднем конце полым головным мозгом с характерными подразделениями; на голове развился ряд органов чувств: парные латеральные глаза (у примитивных форм один или два дорсальных глаза); органы обоняния, обычно парные; парные уши, первично служащие в качестве органов равновесия.

6. Пищеварительная система с входным и выходным отверстиями, при этом анальное отверстие не заходит в хвостовой отдел и находится на конце туловища; пищеварительная трубка разделена на ряд отделов, выполняющих разные функции: рот, глотка, пищевод, желудок, кишечник; имеются печень и поджелудочная железа.

7. Почки с функциональными структурами – почечными канальцами.

8. Органы размножения двух типов у мужских и женских особей (гонады: семенники или яичники); половые клетки (яйцеклетки или сперматозоиды) по системе протоков выводятся наружу или приближаются к выходу; часто в половых протоках самки имеются особые области, в которых происходит выделение скорлупы или развитие зародыша.

9. Кровеносная и лимфатическая системы, состоящие из трубок (сосуды: артерии, вены, капилляры, лимфатические сосуды) и насоса (сердце); кровеносная система замкнутая; переносчиком кисло-

рода служит железосодержащий пигмент гемоглобин, не растворенный в крови, а заключенный в эритроциты.

10. Целом, представленный брюшной (перитонеальной) полостью с большей частью внутренних органов (пищеварительный тракт, половые органы, органы выделения); околосердечной (перикардальной) полостью, в которой лежит сердце; плевральной полостью млекопитающих, в которой заключены легкие.

11. Мышцы, представленные поперечнополосатой мускулатурой (почти вся произвольная мускулатура головы, туловища, конечностей, хвоста), закладывающейся в виде ряда сегментарных зачатков; гладкими мышцами, входящими в состав стенок пищеварительного тракта, сосудов; сердечной мышцей, занимающей по своему гистологическому строению промежуточное положение между первыми двумя типами.

12. Скелет, образованный костной тканью, минеральным компонентом которой чаще всего является фосфат кальция, в отличие от карбоната кальция у беспозвоночных.

13. Конечности, представленные у большинства позвоночных двумя парами (передние и задние).

14. Сегментация, развитая гораздо меньше, чем у беспозвоночных и в основном затрагивающая мышцы и связанные с ними части скелета и нервной системы.

Подтип позвоночные (*Vertebrata*, или *Craniata*) представлен классами круглоротых (*Cyclostomata*: миноги и миксины), хрящевых рыб (*Chondrichthyes*: акулы, скаты и химеры), костных рыб (*Osteichthyes*: все остальные современные рыбы), земноводных, или амфибий (*Amphibia*: лягушки, жабы, тритоны и другие), пресмыкающихся, или рептилий (*Reptilia*: крокодилы, черепахи, ящерицы и змеи), птиц (*Aves*) и млекопитающих, или зверей (*Mammalia*). Последние 4 класса (амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие) объединяют в надкласс четвероногие (*Tetrapoda*). Круглоротые, рыбы и амфибии относятся к анамниям (*Anamnia*), остальные классы позвоночных – к амниотам (*Amniota*), соответственно, по отсутствию или наличию зародышевых оболочек, формирующих амниотическую полость.

Человек относится к классу млекопитающих, основными отличительными особенностями которых являются живорождение и вскармливание детенышей молоком. Кроме того, человек как представитель класса млекопитающих разделяет с ними следующие характерные признаки.

1. Теплокровность.

2. Особый тип строения головного мозга: прогрессивное развитие переднего мозга, мозжечка и коры мозга, образованной несколькими слоями тел нервных клеток, покрывающей весь передний мозг, образуя складки и извилины с глубокими бороздами.

3. Наличие трех слуховых косточек среднего уха, наружного ушного прохода и ушной раковины.

4. Стереоскопическое, или бинокулярное зрение с перекрыванием полей зрения разной степени выраженности и наложением проекций объектов, получаемых одновременно двумя глазами; неполный перекрест волокон зрительных нервов.

5. Наличие волосяного покрова (шерсти), потовых и сальных желез.

6. Семь позвонков в шейном отделе позвоночника (исключения – у ламантина, или морской коровы (*Trichechidae*), и ленивца (*Bradypodidae*).

7. Особое строение 1-го шейного позвонка, сочлененного с черепом.

8. Четырехкамерное сердце; правая и левая части которого не сообщаются между собой; сохранение одной (левой) дуги аорты.

9. Альвеолярное строение легких: на концах бронхиол находятся тонкостенные пузырьки (альвеолы), густо оплетенные капиллярами.

10. Редуцированный процесс смены зубов, расположенных только вдоль краев верхней и нижней челюстей (такое расположение из позвоночных имеют еще только акулы), – «молочные» и «постоянные» зубы; гетеродонтность (разнозубость): резцы (I), клыки (C), предкоренные, или малые коренные, или премоляры (P), и коренные, или большие коренные, или моляры (M). Исходно количество зубов у млекопитающих – 44, но у большинства видов их число в той или иной степени редуцировано.

11. Безъядерные эритроциты.

12. Наличие диафрагмы, разделяющей полости тела на брюшной и грудной отделы.

13. Наличие оформленных губ и мускулистых щек.

14. Развитие молочных желез.

Класс млекопитающих подразделяется на 20 отрядов. Человек относится к отряду приматов (*Primates*). Приматы сохранили основной план строения тела млекопитающих, но приобрели и ряд особенностей, отличающих их от представителей других отрядов этого класса.

Характерными признаками, общими для человека и других представителей отряда приматов, можно считать следующие.

1. Опора при передвижении по земле на всю ступню.

2. Направленные вперед глазницы, отделенные от височной ямки сплошной костной перегородкой. Большая степень перекрытия левого и правого зрительных полей и дальнейшее возрастание доли ипсилатеральных (неперекрещивающихся) связей.

3. Хорошо развитая пятипалая хватательная конечность; способность большого, или первого, пальца (как его обозначают у млекопитающих) противопоставляться остальным пальцам.

4. Развитая ключица, особое строение шаровидного плечевого сустава и подвижное сочленение между костями предплечья, что обеспечивает подвижность и разнообразие движений передней конечности.

5. Наличие ногтей на концевых фалангах.

6. Папиллярные узоры, обеспечивающие осязательные ощущения, на ладонной и подошвенной поверхностях.

7. Увеличение массы головного мозга и объема мозгового черепа.

8. Развитие больших полушарий мозга с обильными бороздами и извилинами (у высших приматов), увеличенной затылочной (зрительная область), лобной (организация произвольных движений, двигательных механизмов голосового аппарата, регуляция сложных форм поведения, процессов мышления) и височной долей (восприятие и переработка слуховых, вкусовых, обонятельных ощущений, анализ и синтез звуков речи).

9. Смешанный тип питания с преобладанием растительной пищи; в связи с таким типом питания – простой желудок.



10. Изменение доминирующего сенсорного органа (ослабление обоняния и усиленное развитие зрения, слуха и осязания).
11. Богатая мимическая и звуковая сигнализация.
12. Наличие стадных отношений; сложная групповая иерархия (у высших приматов).
13. Размножение круглый год; рождение чаще одного детеныша (у низших форм иногда двух-трех).
14. Расположение семенников в мошонке.
15. Ограничение числа млечных желез в большинстве случаев одной парой, расположенной на груди.



Рис.2. Классификация отряда приматов<sup>4</sup>

Известно около 200 видов современных приматов. Они объединяются в 57 родов, 12 семейств и 2 подотряда (рис. 2). Человек относится к высшим узконосым обезьянам, надсемейству человекообразных обезьян, или гоминоидов *Hominoidea*, которое включает 2 семейства: семейство гиббоновых, или малых человекообразных обезьян, *Hylobatidae* (гиббоны, сиаманги и другие) и семейство гоминид *Hominidae*, которое представлено орангутанами, гориллами, шимпанзе, а также человеком в виде отдельного рода *Homo*.

Обладая признаками, типичными для своего класса и отряда, человек приобрел особенности, выделяющие его среди всех осталь-

<sup>4</sup> Фоули Р. Ещё один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека: пер. с англ. – М.: Мир, 1990. – С. 24.

ных представителей животного царства и, в частности, отличающие его от других представителей семейства человекообразных обезьян. Считается, что биологически человек принципиально отличается от животных по трем признакам, присущим только этому виду, что обозначается термином «гоминидная триада»: он ходит в выпрямленном положении, у него приспособленная к тонкому манипулированию кисть руки и высокоразвитый объемный мозг, обеспечивающий владение речью, абстрактное мышление и сознательную и целенаправленную трудовую деятельность. Большая часть отличительных морфофункциональных характеристик человека в той или иной степени связана с этими тремя новыми качествами.

К особенностям, связанным с прямохождением, относят следующие. Позвоночник человека S-образно изогнут в сагиттальной плоскости (рис. 3), что является своеобразным амортизатором при осевых нагрузках (кифозы, изгибы позвоночного столба выпуклостью назад – грудной и крестцовый; лордозы, изгибы выпуклостью вперед – шейный и поясничный). Сбалансированная посадка головы обеспечивается центральным положением затылочного отверстия основания черепа, открывающегося вниз. Такая посадка головы делает длинные оси орбит обращенными вперед. У человека широкая и плоская грудная клетка, лопатки ориентированы во фронтальной плоскости. В связи с вертикальным положением туловища таз человека испытывает давление со стороны внутренних органов, поэтому он низкий и широкий и прочно сочленен с крестцом. Человек обладает массивными костями и мощными мышцами пояса нижних конечностей. Значительно изменилось строение стопы (рис. 4 и 5): увеличенные пяточная и таранная кости, короткие фаланги и плюсневые кости; длинный и толстый по сравнению с остальными пальцами большой палец, его меньшая подвижность и приведенное положение за счет соединения поперечной связкой плюсны всех пяти пальцев. Стопа имеет продольный и поперечный своды, что позволяет смягчать инерционные нагрузки при ходьбе, которые достигают до 200% веса тела. К особенностям, связанным с прямохождением, относится и увеличение вертикальных полукружных каналов вестибулярного аппарата человека.



Рис. 3. Позвоночник взрослого человека (слева) и шимпанзе (справа)<sup>5</sup>

Освобождение рук для выполнения новых функций привело к существенным отличиям в строении кисти, способной к разнообразным и тонким движениям. Запястье человека стало более сильным, а кисть – более короткой с широкими конечными фалангами. Возросла способность к пронации и супинации кисти (вращение относительно своей продольной оси, соответственно, кнутри и кнаружи) и подвижность каждого пальца в отдельности за счет уменьшения размеров кожных межпальцевых перегородок. Большой палец стал значительно длиннее, он хорошо развит, полностью противопоставляется остальным и очень подвижен. Значительного развития достигает мышца, противопоставляющая большой палец, появляется обособившаяся от общего глубокого сгибателя пальцев отдельная мышца, сгибающая большой палец.

Возникновение высокоразвитого мозга обусловлено изменением его объема, структуры и функций и сопровождается отличиями в строении черепа. Череп человека характеризуется объемной мозговой полостью (в среднем около 1400 см<sup>3</sup>) и преобладанием мозговой части над лицевой (рис. 6).

<sup>5</sup> Холличер В. Человек в научной картине мира: пер. с нем. – М.: Прогресс, 1971. – С. 32.



Рис. 4. Правые стопы взрослых приматов самцов, приведенные к одинаковой длине<sup>6</sup>

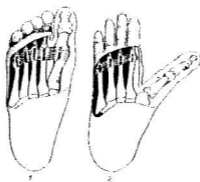


Рис. 5. Стопы человека (1) и шимпанзе (2)<sup>7</sup>

Отмечается слабый рельеф черепа (отсутствие костных гребней и надбровных дуг), высокий и выпуклый лоб, слабые челюсти,

<sup>6</sup> Холличер В. Человек в научной картине мира: пер. с нем. – М.: Прогресс, 1971. – С. 32.

<sup>7</sup> Там же. С. 36

укороченные зубные дуги, менее развитые клыки и, как следствие, отсутствие диастемы (греч. *diástema* – расстояние, промежуток; промежуток между зубами); появляется наружный костный нос и подбородочный выступ.

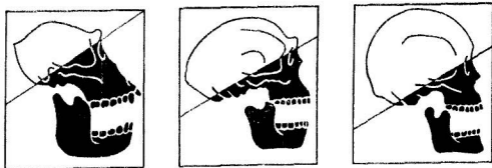


Рис. 6. Изменение соотношения лицевой и мозговой частей черепа в процессе эволюции человека – у обезьяны, древнего и современного человека<sup>8</sup>

Особенно крупные изменения претерпела структура головного мозга. По абсолютной массе мозга человек уступает крупным животным, но по относительной массе выделяется из всего животного мира (подробнее об эволюционных изменениях мозга в лекции 3). Кроме того, у человека наблюдается значительное преобладание головного мозга над спинным: спинной мозг составляет у млекопитающих 22–48% массы головного мозга, у гориллы 5–6%, у человека – 2%. Мощное развитие головного мозга обуславливает удлинение сроков эмбриогенеза человека. Специфическими чертами строения мозга человека является выраженное преобладание молодых частей центральной нервной системы над старыми: плаща над стволом, новой коры над старой, коры над подкорковыми структурами. О развитии коры больших полушарий свидетельствует значительное увеличение складчатости, проявляющееся в большом количестве борозд и извилин, развитии мелких борозд третьего порядка, глубине борозд и их асимметричном расположении. Мозг человека отличается крупными лобными и теменными долями (лобные доли состав-

<sup>8</sup> Холличер В. Человек в научной картине мира: пер. с нем. – М.: Прогресс, 1971. – С. 37.

ляют у низших обезьян 8–12%, у антропоидных обезьян – 16%, у человека – 30% всей поверхности полушарий) и развитием специфических полей мозга – зон Брока и Вернике, связанных с членораздельной речью.

Прогрессивное развитие головного мозга приводит к яркой отличительной особенности *Homo sapiens* – владению речью и наличию второй сигнальной системы, анатомическим субстратом которой являются самые поверхностные слои мозговой коры. Вторая сигнальная система, качественно особая форма высшей нервной деятельности, является системой речевых сигналов, произносимых, слышимых и видимых, отражающей окружающую действительность с помощью обобщенных, абстрактных понятий, выражаемых словами.

Возможность произносить разнообразные четкие звуки обусловлена изменениями голосового аппарата, возникшими в ходе эволюции человека, в число которых входят более плотные и мощные голосовые связки; их горизонтальное расположение; низкое положение гортани, увеличивающее объем модулирующего звуки пространства; наличие обособленной мышцы, позволяющей изменять напряжение голосовых связок независимо от других мышц гортани; более толстый язык, загибающийся в горло под прямым углом (рис. 7).

Кроме изменений, связанных с «гоминидной триадой», человек обладает еще рядом своеобразных биологических признаков; часть из них имеет ярко выраженный прогрессивный характер, эволюционное значение других не всегда очевидно. Так, человек обладает наиболее полноценным стереоскопическим зрением благодаря тому, что поля зрения обоих глаз у него почти полностью перекрываются; пространственно-зрительные способности и объемное воображение человека тесно связаны с большей долей ипсилатеральных связей в зрительных нервах. Явным отличием человека от других гоминид является редукция волосяного покрова на большей части поверхности тела. Существует несколько предположений о причинах этого (действие полового отбора, способ охлаждения тела при интенсивных физических усилиях).

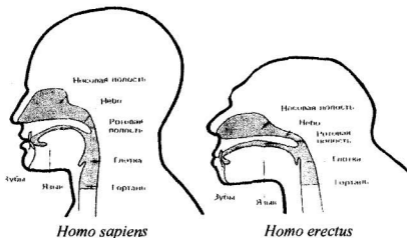


Рис. 7. Эволюционные изменения строения речевого аппарата человека<sup>9</sup>

Несмотря на наличие многочисленных характерных черт биологической организации человека, позволяющих отнести его к высшей стадии развития в мире животных, большая часть прогрессивных признаков представляет собой дальнейшее развитие или завершение эволюционных тенденций, в той или иной степени проявляющихся у предковых и родственных человеку видов.

<sup>9</sup> Цит. по Дерягина М. А. Эволюционная антропология. Биологические и культурные аспекты. – М.: Изд-во УРАО, 1999. – С. 114.

### Лекция 3.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА

Эволюция человека, или антропогенез (от греч. *anthropos* – человек, *genesis* – развитие), – это исторический процесс становления человека как нового вида. Начальные этапы эволюции человека являются таким же биологическим процессом, как и у других живых организмов, но у человека постепенно все большее влияние приобретают социальные факторы, снижающие темпы биологического развития человека. Этот факт качественно отличает эволюцию человека от прогрессивных изменений организмов всех других видов.

Астрофизические теории, геологические изыскания и радиоактивный метод дали возможность судить о возрасте и эволюции нашей планеты. По современным представлениям, Солнце – звезда нашей планетной системы образовалось около 5 млрд лет назад, несколько позднее – около 4,6 млрд лет назад – сформировались планеты, в том числе планеты земной группы, в которую входит и наша Земля. За небольшой по космическим масштабам промежуток времени геофизические условия на Земле относительно стабилизировались, и около 3,8 млрд лет назад на ней зародилась жизнь.

Разнообразные геофизические процессы, происходившие на Земле (дрейф материков, изменения климата, горообразовательные процессы, наступление на сушу вод мирового океана, оледенения), сопровождались изменениями органического мира: формы, для которых новые условия оказывались непригодными, вымирали, организмы, которые смогли приспособиться к новым условиям, выжили и менялись, приводя к возникновению новых форм. Останки некогда живших существ откладывались во временной последовательности в составе осадочных пород и образовывали геологические пласты. При изучении естественной истории Земли для установления последовательности событий и их датировки руководствуются двумя основными принципами. Принцип Стено (*Nicolas Steno*, 1638–1686), или закон последовательности напластования горных пород, свидетельствует, что если один слой горных пород лежит на другом, то верхний слой образовался позднее, чем нижний, и таким образом устанавливает хронологический порядок образования гор-



ных пород в одном месте. Принцип Гексли (*Thomas Henry Huxley*, 1825–1895), или закон фаунистических и флористических ассоциаций, постулирует, что слои, содержащие ископаемые остатки одних и тех же видов животных и растений, образовались в одно и то же время, и позволяет сопоставить и синхронизировать между собой пласты, залегающие в разных местах планеты.

С помощью этих принципов устанавливают только относительный возраст ископаемых останков, для определения абсолютного возраста используют другие методы, которые появились сравнительно недавно, в 1940-е гг. XX в. Они основаны на измерении продуктов распада радиоактивных изотопов, присутствующих в органических и неорганических материалах (углерода-14, урана-238, калия-40), определении соотношения D- и L-изомеров аминокислот, на регистрации следов тех изменений, которые претерпевают магнитные поля Земли.

Для описания временной последовательности процессов, происходивших на планете, разработана и принята Международная геохронологическая шкала, отражающая в своих крупных подразделениях естественную периодизацию истории Земли. Среди ее основных единиц выделяют эоны, эры, периоды, эпохи, века. На основании наличия или отсутствия в соответствующих осадочных породах ископаемых остатков организмов, имевших твердый скелет, все время существования Земли разделено на два периода с границей на рубеже около 540 млн лет назад: криптозой, или период скрытой жизни, во время которого существовали только мягкотелые организмы, и фанерозой, или период явной жизни, когда появились организмы с твердым скелетом. Криптозой объединяет два эона: архей (4,5–2,5 млрд лет назад) и протерозой (2,5–0,54 млрд лет назад) – и характеризуется появлением примитивных одноклеточных организмов (3,6 млрд лет назад), кислородной катастрофой (2,3 млрд лет назад), связанной с возникновением процесса фотосинтеза и накоплением в атмосфере сильного окислителя – свободного кислорода, возникновением первых многоклеточных растений (красные водоросли) (1,2 млрд лет назад) и в конце одним из самых масштабных оледенений (600 млн лет назад), с последовавшим за этим появлением первых многоклеточных животных (540 млн лет назад).

Фанерозой подразделяется на эры: палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую, – которые соответствуют крупным этапам естественной геологической истории Земли (табл. 1). Границы между эрами фанерозоя определяются достаточно резкими изменениями органического мира – глобальными вымираниями живых организмов. Названия эонов и эр происходят от греческих слов: «*археос*» – самый древний, древнейший; «*протерос*» – первичный; «*палеос*» – древний; «*мезос*» – средний; «*кайнос*» – новый; «*зой*» – от «*зоикос*», т. е. жизненный. Для обозначения периодов использовали названия географических мест (девонский – от графства Девоншир в Англии, пермский – от Пермской губернии), древних племен (ордовик и силур – племена кельтов), а также обозначения доминирующих пород (каменноугольный – из-за угольных пластов, меловой – из-за широкого распространения мела).

Таблица 1

**Основные даты и события фанерозоя**

Эра	Период	Эпоха	Окончание, лет назад	Основные события
1	2	3	4	5
Кайнозой	Четвертичный (антропо- геновый)	Голоцен	Продол- жается в наши дни	Конец Ледникового перио- да. Возникновение цивили- заций
		Плейстоцен	11 000	Вымирание многих круп- ных млекопитающих. Появление современного человека
	Неогено- вый	Плиоцен	2 млн	
		Миоцен	5 млн	
	Палеогено- вый	Олигоцен	24 млн	Появление первых челове- кообразных обезьян
		Эоцен	36 млн	Появление первых «совре- менных» млекопитающих
		Палеоцен	55 млн	

1	2	3	4
Мезозой	Меловой	67 млн	Первые плацентарные млекопитающие. Вымирание динозавров
	Юрский	138 млн	Появление сумчатых млекопитающих и первых птиц. Расцвет динозавров
	Триасовый	205 млн	Первые динозавры и яйцекладущие млекопитающие
Палеозой	Пермский	248 млн	Вымерло около 95% всех существовавших видов (массовое пермское вымирание)
	Каменноугольный	290 млн	Появление деревьев и пресмыкающихся
	Девонский	354 млн	Появление земноводных и споровых растений
	Силурийский	420 млн	Выход жизни на сушу: скорпионы; появление челюстноротых
	Ордовикский	445 млн	Богатая морская фауна: ракоскорпионы, кальмары; первые сосудистые растения
	Кембрийский	495 млн	Появление большого количества новых групп организмов («Кембрийский взрыв»)

В истории живой природы под влиянием геофизических меняющихся условий на Земле постоянно возникали новые формы, исчезали прежние, господствующие типы сменяли один другой. Так, доминирующей формой в ордовике были морские беспозвоночные, в позднем палеозое стали рыбы, затем в мезозое их сменили динозавры, а в кайнозое – млекопитающие. В четвертичном периоде это место занял человек. Вымирание одних видов и возникновение других происходило в результате биологической эволюции. Основные положения и закономерности эволюции

органического мира описываются синтетической теорией эволюции, сформировавшейся в 20–30 гг. XX в. на базе синтеза генетики, популяционной биологии и учения о естественном отборе, фундаментом которой являются идеи и открытия Ч. Дарвина (*Ch. R. Darwin*, 1809–1882) и А. Р. Уоллеса (*A.R. Wallace*, 1823–1913). Как лаконично сформулировал Р. Фоули (*R. Foley*), «...эволюция – это процесс решения возникающих проблем. Естественный отбор благоприятствует таким “решениям”, которые лучше справляются с задачами, поставленными окружающей средой; эти решения распространяются в популяции, потому что их носители характеризуются более высокой степенью репродуктивного успеха»<sup>10</sup>.

Изучение многообразия форм живой природы в историческом аспекте позволили сделать заключение о направленном характере биологической эволюции, идущей по пути прогресса – совершенствования организмов от простого к сложному, от низших форм жизни к высшим, т. е. привели к концепции прогрессивной эволюции. Само по себе представление о прогрессе достаточно субъективно: некая тенденция считается прогрессивной, если последующие стадии превосходят предыдущие по каким-либо характеристикам, с точки зрения наблюдателя имеющим важное значение. Применительно к объектам живой природы, прогресс – это общее биологическое усовершенствование, открывающее организмам широкие возможности дальнейшего развития, тогда как частное усовершенствование, также сопровождающееся повышением приспособленности, но к каким-либо конкретным условиям, носит название специализации и часто приводит в эволюционный тупик. Понятия «прогресс» и «специализация» в некоторой степени перекликаются с понятиями «адаптивность» и «адаптированность».

Изменения организмов по пути прогрессивной эволюции должны удовлетворять определенным критериям и характеризоваться:

- 1) повышением энергетического уровня жизненных процессов (возрастанием скорости метаболических процессов);
- 2) повышением эффективности размножения;
- 3) улучшением восприятия сигналов окружающей среды;
- 4) снижением зависимости от окружающей среды.

---

<sup>10</sup> Фоули Р. Ещё один неповторимый вид. Экологические аспекты эволюции человека: пер. с англ. – М.: Мир, 1990. – С. 12.

Первые организмы с внутренним скелетом появились в начале ордовика. Около 370 млн лет назад позвоночные стали заселять сушу, которую уже хорошо освоили к этому времени членистоногие, первые наземные животные, однако действительно наземными организмами позвоночные стали только с появлением рептилий более 300 млн лет назад. Способность поддерживать температуру тела на постоянном уровне, независимо от температуры окружающей среды (гомойотермность), возникла более 200 млн лет назад.

В историческом прошлом живые организмы часто должны были выживать, приспособляясь к резким колебаниям климата. По современным данным выделяются четыре крупных интервала времени (начало раннего протерозоя, самый верхний протерозой, средний-верхний палеозой и поздний кайнозой), в которые группируются все известные на Земле ледниковые события. Продолжительность этих ледниковых интервалов в геологическом развитии нашей планеты занимает от многих десятков до 200 млн лет. Наиболее интенсивные и продолжительные по времени оледенения происходили в раннем протерозое.

Конец мелового периода – катастрофический период в естественной истории Земли, когда резкие изменения климата привели к исчезновению гигантских рептилий, господствовавших в прошлом. В этот период млекопитающие, в течение десятков миллионов лет существовавшие довольно незаметно, начали активно занимать разнообразные новые ниши, занятые до этого динозаврами, ихтиозаврами, плезиозаврами. Оказавшиеся благоприятными для млекопитающих новые разнообразные условия существования стимулировали развитие и обеспечили формирование множества новых видов, родов, семейств и отрядов этого класса уже в конце мела и в начале палеогена.

Примитивные насекомоядные млекопитающие, похожие на современных тупай, которые появились на рубеже мезозойской и кайнозойской эр (около 70 млн лет назад), по-видимому, дали начало линии приматов. Согласно современным реконструкциям, древнейшие представители приматов представляли собой мелких зверьков массой от 100 граммов до нескольких килограммов с преимущественно древесным образом жизни, питавшихся насекомыми

и частично растительной пищей. Эти предковые формы обладали приспособленными к захвату конечностями с длинными фалангами пальцев и плоскими ногтями вместо когтей. Их потомки дали начало множеству семейств, родов и видов отряда приматов, в том числе около 40 млн лет назад линии собственно обезьян, или высших приматов (*Anthropoidea*). У первых приматов наблюдалось изменение пищевого рациона в сторону растительной пищи (фрукты, листья, клубни, луковицы), что вызвало перестройку их зубной системы, и переход от ночного к дневному образу жизни. Последнее обстоятельство положило начало смене основного сенсорного органа: обоняние (ольфакторная чувствительность), играющее ведущую роль в классе млекопитающих, постепенно уступило место зрению. Происходит и еще одно очень важное событие: начинается прогрессивное развитие головного мозга, который у приматов становится значительно больше, чем у представителей остальных отрядов млекопитающих соответствующей весовой категории. В дальнейшем (35–25 млн лет тому назад) предковая ветвь высших приматов разделилась на широконосых (*Platyrrhini*), или обезьян Нового Света, обитающих в настоящее время только в Южной Америке, и узконосых (*Catarrhini*), или обезьян Старого Света, населяющих тропические и горные леса Африки и Южной Азии. Названия «широконосые» и «узконосые» основаны на различиях в ширине перегородки между наружными отверстиями ноздрей, характерной для этих групп. На рубеже олигоцена и миоцена (24 млн лет назад) ветвь узконосых обезьян разделилась на низших (*Cercopithecoidea*), представленных многочисленным семейством мартышкообразных (мартышки, макаки, павианы, мангабей, гверецы, колобусы, носачи, гелады, тонкотелые обезьяны), и высших (гоминоидов, или человекообразных *Hominoidea*). Высшие узконосые обезьяны отличаются наиболее крупным в пределах отряда размером тела с характерными пропорциями: относительно короткое туловище и длинные конечности, причем передние конечности заметно длиннее задних; строением зубов, отсутствием хвоста, защечных мешков и седалишных мозолей, плоским и широким туловищем, строением плечевого сустава, который обеспечивает большую свободу движений передней конечности. Человекообразные обезьяны освоили новые способы перемещения по

деревьям: круриацию и брахиацию, – принципиально отличающиеся от движения на четырех конечностях. При круриации обезьяна передвигается по нижним толстым ветвям деревьев в вертикальном или близком к нему положении, охватывая ветвь стопами задних конечностей и придерживаясь передними конечностями за верхние ветви. Брахиация представляет собой перенос тела с ветки на ветку с помощью только верхних конечностей, которыми обезьяны перехватывают ветви и свисающие лианы, как гимнасты на трапеции. Считается, что приспособление к брахиации вызвало ряд анатомических изменений: более гибкие и длинные руки, подвижный плечевой сустав, уплощенную в передне-заднем направлении грудную клетку. Все человекообразные обезьяны имеют более крупный и сложный, по сравнению с мартышкообразными, головной мозг.

Считается, что самым ранним гоминоидом является представитель рода проконсул, которого рассматривают как общего предка всех позднейших человекообразных обезьян. Проконсул являлся так называемой мозаичной формой, так как у него присутствуют признаки, свойственные низшим обезьянам, гиббонам и шимпанзе. В течение миоцена происходит обширное расхождение связанных с ним различных родов и видов обезьян. Высшие узконосые обезьяны в дальнейшем разделились на гилобатид (*Hylobatidae*; гиббоны и сиаманги) и гоминид (*Hominidae*), к которым в настоящее время относят орангутангов, горилл и шимпанзе, а также людей, объединяя людей и шимпанзе в трибу гоминин (*Hominini*) (рис. 8).

Древнейшие человекообразные обезьяны обитали на границах лесных массивов и лесостепей, в разреженных лесах, где произошло их дальнейшее разделение. Как предполагают, одна из групп начала осваивать более открытые пространства, что способствовало постепенному переходу к наземному образу жизни и совершенствованию двуногого (бипедального) передвижения, а также освобождению рук от участия в передвижении для других целей (изготовление и использование различных орудий для защиты и нападения). Палеонтологические находки и молекулярные методы, основанные на изучении точечных нейтральных мутаций в молекулах ДНК, позволили установить последовательность отделения человекообразных обезьян от общего предкового ствола. Разделение предковой линии, ве-

душей к человеку и шимпанзе, произошло позже всего, примерно 6 млн лет назад, таким образом, шимпанзе, разделившиеся в дальнейшем (около 2 млн лет назад) на два вида (шимпанзе *Pan troglodytes* и карликовый шимпанзе *Pan paniscus*), – наши ближайшие «родственники» среди человекообразных обезьян. Разница в генах человека и шимпанзе составляет менее 2% (для сравнения: ДНК у разных людей различаются примерно на 0,1%).

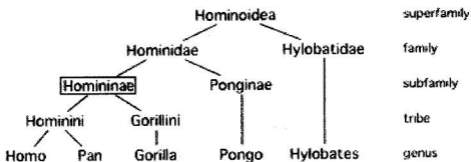


Рис. 8. Современная классификация гоминоидов

В эволюции человека выделяют последовательные этапы: протоантропы – предшественники людей, архантропы – древнейшие люди, палеоантропы – древние люди и неоантропы – люди современного вида (человек разумный – *Homo sapiens*).

В настоящее время благодаря палеоантропологическим находкам и применению для их исследования молекулярно-генетических методов филогенетическую историю человека представляют не линейно, с появлением форм, все более приближающихся по своим характеристикам к современному человеку, а «кустисто», с одновременным существованием разных видов, относящихся к роду *Homo* (рис. 9). Самые древние представители гоминин, близкие к общему предку человека и шимпанзе, – протоантропы, представленные австралопитеками (представителями рода *Australopithecus*), существовали в позднем плейстоцене и плейстоцене 5,5–1,0 млн лет назад в Африке, где и происходили начальные этапы их эволюции. Одним из первых свойств, возникших после разделения линий человека и шимпанзе, был переход к постоянному двуногому передвижению, который подтверждается иным по сравнению с обезьянами положе-



нием большого затылочного отверстия, сдвинутым вперед (при передвижении на двух ногах позвоночник крепится к черепу снизу, а не сзади, как при передвижении на четырех конечностях). Размер мозга у них еще не отличался от современных шимпанзе. По-видимому, существовало от трех до девяти видов рода *Australopithecus*.

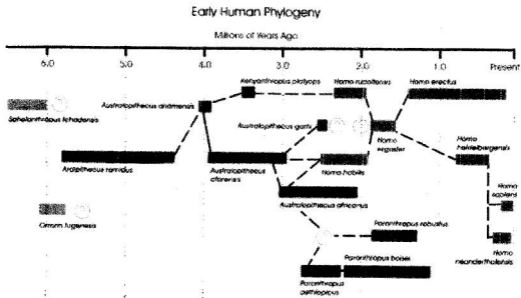


Рис. 9. Схема эволюции гоминин<sup>11</sup>

Около 2,5–3 млн лет назад среди австралопитеков произошло выделение двух линий: представители одной из них характеризовались массивным скелетом, крупными зубами и сильно выступающей челюстью и преимущественным питанием растительной пищей (робустные виды – «крепкие»; *Australopithecus robustus*, *A.boiseni*, *A.crassidens*), тогда как другая отличалась более легким сложением и широким использованием животной пищи (грацильные виды – «стройные»; *A.afarensis*, *A.africanus*). Приблизительно 2,4 млн лет назад в линии грацильных австралопитеков началось увеличение мозга, который значительно превысил размеры мозга шим-

<sup>11</sup> Smithsonian Institution. URL: [http://anthropology.si.edu/humanorigins/ha/a\\_tree.html](http://anthropology.si.edu/humanorigins/ha/a_tree.html)

панзе и австралопитеков (400–450 см<sup>3</sup>) и достиг в среднем 650 см<sup>3</sup> (500–800 см<sup>3</sup>) у *Homo habilis* («человека умелого»). Наряду с увеличением объема происходили изменения и в структуре мозга: на внутренней поверхности черепа появился зачаточный выступ в поле Брока, связанном с речью. Свое название этот вид получил за то, что начал изготавливать простейшие каменные орудия – значимое событие в эволюционной истории человека.

Четвертичный период, или антропоген, в течение которого происходили основные этапы эволюции *Homo sapiens*, начался около 2 млн лет назад. Ранние этапы эволюции человека происходили в достаточно неблагоприятных условиях значительного похолодания, т. к. климат того времени характеризовался существованием широкой полосы покровных оледенений, которые распространялись на юг до 40-х широт (для сравнения в наше время они сосредоточены в Антарктиде в Южном полушарии и в Гренландии в Северном полушарии).

Второй период роста мозга гоминин, сопровождающийся увеличением размеров тела и совпадающий с изменением пищевого рациона в сторону увеличения доли мясной пищи, обнаружен около 1,9 млн лет назад у *H. ergaster* («человек работающий»), ранних африканских архантропов. По сравнению с *Homo habilis* объем мозга *H. ergaster* заметно увеличился и составлял в среднем 900 см<sup>3</sup>, а кроме того, увеличились и его отделы, отвечающие за абстрактное мышление, в частности увеличился размер лобных долей. Одновременно происходило и дальнейшее увеличение в теменной области мозга зоны Брока. *H. ergaster*, по-видимому, владел проторечью (лалией, или лепетанием), сильно отличающейся от современной членораздельной речи – слова были слиты в одно предложение. Резкое увеличение мозга привело к новой проблеме, связанной со значительным возрастанием энергозатрат, так как мозг является очень энергозатратным органом. Предполагается, что эта энергетическая нагрузка компенсировалась увеличением доли животной пищи (мяса) в рационе и приготовлением пищи на огне. Использование пищи, предварительно подвергнутой термической обработке, значительно снижает энергозатраты: шимпанзе тратят на жевание сырой

пищи в среднем 5 часов в сутки, тогда как современные охотники-собиратели, питающиеся приготовленной на огне едой, – один час.

В раннем плейстоцене (1,6 млн лет назад) появляется *Homo erectus*, представитель следующего этапа развития человека – архантропов; в это же время полностью вымирают австралопитеки. С *Homo erectus* связывают появление более совершенных орудий и первые случаи использования огня. В этот период происходит первый выход людей за пределы Африки и заселение обширных территорий Евразии: 1,6 млн лет на юго-восток Азии, 1,3 млн лет назад в Северный Китай, около 1,1–1,2 млн лет назад в Западную Европу.

Архантропы, существовавшие в течение огромного периода времени – от 2,6 до 0,2 млн лет назад, имели уже несомненно человеческий облик; для них характерны как примитивные признаки (высокое надбровье и мощный надглазничный валик, покатый лоб, низкий свод черепа, уплощенный затылочный отдел черепа, валикообразное возвышение по средней линии лобной кости, сильный прогнатизм – выступающие вперед челюсти, отсутствие подбородочного выступа наряду с архаичной массивностью нижней челюсти), так и прогрессивные (увеличение емкости мозговой коробки до 1225 см<sup>3</sup>, разрастание корковых полей головного мозга, изменения, связанные со способностью к членораздельной речи – загиб корня языка в гортанную полость, усиление голосовых связок, разрастание внутренних краев черпаловидных хрящей гортани). *Homo erectus* обладал типичным для всех видов рода *Homo*, в том числе для современного человека, строением внутреннего уха: оба вертикальных полукружных канала, являющихся частью вестибулярной системы, состоящей из трех расположенных в разных плоскостях С-образных трубок, значительно увеличены, что указывает на приспособление к вертикальному хождению на ногах (для сравнения, у всех видов *Australopithecus* строение полукружных каналов такое же, как у обезьян).

Палеоантропы – обобщенное название группы древних ископаемых людей, следующей ступени в эволюции человека, живших в период среднего и частично верхнего плейстоцена, представляют собой разнообразных по морфологическому строению людей, у которых в разной степени сочетались примитивные и прогрессивные

черты. У палеоантропов отмечается дальнейшее увеличение массы головного мозга; по сравнению с архантропами у палеоантропов также усовершенствовалось строение кисти. К палеоантропам относят и неандертальцев, которые, как и архантропы, были распространены практически по всей территории Старого Света – Европы, Ближнего Востока и Западной Азии, появились на Земле около 300 тыс. лет назад и просуществовали примерно до 35 тыс. лет назад. Несмотря на большой объем (1600–1750 см<sup>3</sup>), череп неандертальцев сохранял еще много примитивных особенностей: покатый лоб, низкий свод и затылок, массивный лицевой скелет со сплошным надглазничным валиком, крупные зубы, отсутствие подбородочного выступа. Анализ выделенной из останков неандертальца митохондриальной ДНК показал, что эволюционные ветви *Homo neanderthalensis* и *Homo sapiens*, по-видимому, разошлись 600 тыс. лет назад, когда сами эти виды еще только формировались, и *Homo neanderthalensis* – отдельный вид, совершенно другая, параллельная и тупиковая эволюционная ветвь. Неандертальцы хоронили своих умерших с погребальными обрядами, что свидетельствует о развитии культуры. В пищевом рационе *Homo neanderthalensis*, вида, адаптированного к холоду, мясо составляло более 90%, что позволяет считать его самым плотоядным среди когда-либо живших высших приматов.

Около миллиона лет назад в африканской популяции *Homo* появился новый вид *Homo antecessor* («человек предшествующий»), который мигрировал на север, в Европу. Эти люди были умелыми охотниками на крупных зверей. Они являются одними из самых древних людей, найденных в Европе и сочетающих характерные черты неандертальца и современного человека: крупные надбровные дуги, длинная и низкая черепная коробка объемом около 1000 см<sup>3</sup>, массивная нижняя челюсть без подбородка и крупные зубы, как у неандертальца, но лицо относительно плоское и не выдается вперед, как и у современного человека. Предположительно, современные люди эволюционировали от оставшихся в Африке популяций *Homo antecessor*.

Неоантропы – обобщенное название людей современного вида, ископаемых и ныне живущих *Homo sapiens*. Основные морфологические преобразования, происшедшие на этом этапе эволюции

*Homo sapiens*, касаются некоторых структурных изменений головного мозга и черепа, особенно его лицевого отдела (относительное уменьшение челюстей, редукция надглазничного валика и заглазничного сужения, увеличение высоты черепного свода). Одной из наиболее типичных черт человека является развитие у него подбородочного выступа – выдающегося вперед валика, идущего вдоль нижнего края нижнечелюстной кости и отсутствующего у других приматов. Наряду с рядом других особенностей, наличие подбородочного выступа позволяет отличать ископаемые останки *Homo sapiens* от останков других вымерших видов рода *Homo*, в частности от *H. neanderthalensis*, для которого была характерна более массивная нижняя челюсть без подбородочного выступа. Средний объем мозга у неантропов составляет в среднем 1300–1440 см<sup>3</sup>, т. е. увеличение размеров головного мозга прекратилось после достижения стадии палеоантропов, но происходила перестройка его структуры. Очевидно, этот объем мозга оказался достаточным для всего последующего усложнения высшей нервной деятельности человека, вплоть до наших дней. Ископаемые неантропы имели несколько более массивный скелет, чем современные люди. Древнейших неантропов традиционно называют кроманьонцами по месту первой находки их ископаемых остатков в гроте Кро-Маньон (фр. Cro-Magnon), на территории Франции. Древние неантропы создали богатую позднепалеолитическую культуру (разнообразные орудия из камня, кости и рога, жилища, шитую одежду, полихромную живопись на стенах пещер, скульптуру, гравировку на кости и роге).

Существование ранних *Homo sapiens* в период плейстоцена протекало на фоне изменения ландшафта суши, так что многие регионы, в настоящее время отделенные водными участками, в далеком прошлом сообщались между собой. Так, Британские острова соединялись с Европейским континентом, Северная Америка – с Сибирью, Новая Гвинея – с Австралией, а острова Суматра, Ява, Борнео и Бали – с Малайским полуостровом. Этот факт объясняет пути миграции ранних *Homo sapiens*.

Раньше данные о возникновении вида *Homo sapiens* и его эволюции базировались на палеонтологических, археологических и антропологических данных. В настоящее время для этих целей широко

используют молекулярно-генетические методы. Применение молекулярно-генетических методов для восстановления эволюционной истории видов имеет сходство с лингвистическими методами реконструкции праязыка. В лингвистических исследованиях время, когда общий предковый праязык разделился на отдельные родственные языки, оценивают по количеству различающихся слов, появившихся за период раздельного существования этих языков. Аналогичным образом для определения времени существования общей предковой популяции для двух родственных видов или групп оценивают количество новых мутаций в геноме представителей этих групп, опираясь на известную скорость накопления мутаций в ДНК. Для оценки используют нейтральные мутации, не влияющие на жизнеспособность индивида, чаще всего в митохондриальной ДНК (мтДНК). Первые данные на основе такого подхода были получены Аланом Уилсоном (*A. Wilson, 1934–1991*) в 1985 г. при исследовании образцов мтДНК, полученных от людей различного происхождения – африканцев, европейцев, азиатов, австралийцев и жителей Новой Гвинеи. По количеству различий в нуклеотидной последовательности мтДНК он определил степень родства различных групп людей и построил филогенетическое древо человечества. Появление новой мутации в мтДНК дает начало новой генетической линии, наследуемой от матери к дочери. А. Уилсон показал, что все современные мтДНК могли произойти от мтДНК общей прама матери, жившей в Африке, которую стали называть «митохондриальной Евой». За генетический груз, передаваемый по мужской линии, от отца к сыну, отвечает Y-хромосома.

Сравнительный анализ ДНК митохондрий и Y-хромосом современных людей и палеонтологических останков древних людей показал, что человечество происходит от небольшой популяции, жившей в восточной Африке 200–160 тыс. лет назад, и позволил установить пути и даты его расселения на основе распространения различных мутаций у народов мира. На протяжении последнего миллиона лет численность групп одновременно живущих прямых предков человека колебалась от 40 до 100 тыс. Однако около 130–100 тыс. лет назад общая численность предков человека сократилась до 10 тыс., что привело к значительному снижению генетического разнообразия

популяции (сокращение численности популяции с последующим быстрым ее ростом в генетике называют прохождением через «бутылочное горлышко»). Причины колебания численности, вероятно, те же, что и для всех видов животных, – изменения климата, пищевых и других ресурсов. Этот период снижения численности и изменения генетических характеристик предковой популяции считается временем появления вида *Homo sapiens*.

Согласно археологическим данным, 90–85 тыс. лет назад произошел выход *Homo sapiens* из Африки с миграцией по всем регионам – в Азию, Океанию, Европу и позже всего в Америку и замещением всех прочих живших там гоминид (европейских и азиатских неандертальцев *Homo neandertalensis*, реликтовых популяций архантропов *H. erectus* на Юго-Востоке Азии, и, возможно, некоторых других видов древних людей). Сначала представители *Homo sapiens* расселялись вдоль южного побережья Азии. Около 74 000 лет назад на Суматре произошло извержение вулкана Тоба необыкновенной силы, что привело к резкому похолоданию, которое длилось несколько столетий и привело к значительному сокращению популяции людей. Примерно около 65000 лет назад, на 2–2,5 млн лет позднее, чем орудийная деятельность, появились зачатки искусства, что является крупным шагом в эволюции гоминид. Около 40 тысяч лет назад *Homo sapiens* оказался в Европе. Большая часть расовых различий людей (цвет кожи, структура волос, морфология мягких тканей лица и другие) возникла, вероятно, позже как адаптация к условиям обитания.

В пользу теории африканского происхождения *Homo sapiens* свидетельствуют и данные по распределению морфологической и генетической изменчивости человека. Известно, что эти виды изменчивости падают с удалением от района происхождения. Показано, что расселяясь из Африки, наши предки постепенно теряли и морфологическое, и генетическое разнообразие.

Сравнительный анализ генома человека и других приматов показал, что в ходе антропогенеза гены, кодирующие структурные белки, изменились довольно мало. В основном, изменения происходили в генах, имеющих отношение к иммунитету, межклеточным взаимодействиям и передаче сигналов. К генам, в отношении кото-

рых обнаружены следы действия позитивного отбора, относится ген *FOXP2*, связанный с речью, и гены *ASPM* и *microcephalin*, имеющие отношение к развитию мозга. Заметные изменения отмечаются также в генах транскрипционных факторов, регулирующих экспрессию других генов. По-видимому, изменение активности генов-регуляторов сыграло большую роль в эволюции человеческой линии.

Основные преобразования в процессе формирования *Homo sapiens* после того, как он приобрел выпрямленное положение, связаны с прогрессивным увеличением объема головного мозга и изменением его структуры (рис. 10). Существует теория «мозгового рубикона», предложенная Артуром Кейтом (*A. Keith*, 1866–1955), в которой на основе сопоставления абсолютных размеров головного мозга древнейших и древних гоминид, современных приматов и человека делается предположение о критической массе головного мозга – 750 г, которая отделяет людей от их далеких предков и человекообразных обезьян.

Размеры самих животных имеют прямую связь с абсолютной массой мозга, которая больше у крупных животных, чем у мелких, так как чем больше организм, тем бóльшая масса мозга требуется для обеспечения бóльшего количества сенсорных и моторных связей (табл. 2). Для сравнительной характеристики используют относительную массу мозга – массу головного мозга, отнесенную к массе тела. Этот параметр у мелких животных всегда больше, чем у крупных, что связано с необходимым минимальным размером мозга для поддержания согласованных процессов жизнедеятельности. У млекопитающих наибольшей относительной массой головного мозга обладают беличьи обезьяны (лат. *Saimiri sciureus*) – вид мелких южноамериканских цепкохвостых обезьян из рода саймири (1/15 – 1/20; для сравнения у человека – 1/40, у других животных колеблется от 1/80 до 1/200), что связано как с общим увеличением массы головного мозга, свойственным приматам, так и выраженным развитием мозжечка в связи со сложными двигательными особенностями данного вида<sup>12</sup>.

---

<sup>12</sup> Ромер А., Парсонс Т. Анатомия позвоночных: в 2-х т.: пер. с англ. – М.: Мир, 1992. – Т. 2. – С. 313.



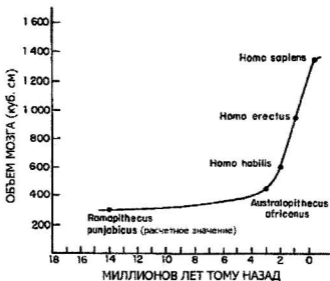


Рис. 10. Увеличение размера мозга в ходе эволюции человека<sup>13</sup>

Для сравнительной характеристики развития головного мозга используется также коэффициент энцефализации (индекс энцефализации; EQ), означающий удельную массу головного мозга, т. е. массу мозга в расчете на один грамм массы тела животного. По предположению Г. Дж. Джерисона (*Harry J. Jerison*), чем больше удельная масса мозга, тем больше мозговой ткани доступно для решения кроме текущих и более сложных познавательных задач, поэтому индекс энцефализации может говорить о потенциальных возможностях мозга. В процессе эволюции млекопитающих средняя величина коэффициента энцефализации возрастает от 0,026 в эоцене и, далее, 0,055 в плейстоцене до 0,115 у современных видов (табл. 2).

Я. Я. Рогинский предложил «квадратный указатель мозга» ( $E^2/S$ , где  $E$  — масса мозга,  $S$  — масса тела) — произведение абсолютной массы мозга на относительную, который отражает развитие мозга при ограничении влияния массы тела. Данный индекс варьирует от 0,06 у насекомых до 1,37 у полуобезьян, 2,25 у низших обезьян Старого Света, 7,35 у человекообразных обезьян и 32,0 у человека (табл. 2).

<sup>13</sup> *Pilbeam D.* The ascent of man: an introduction to human evolution. — New York: Macmillan Co., 1972. — 207 p.

Средняя масса головного мозга – важный видовой показатель развития нервной системы, но большое значение имеет сама структура мозга, и особенно площадь коры и сложность ее строения. У млекопитающих площадь неокортекса увеличивается за счет мозговых борозд и извилин. Самый высокоразвитый головной мозг среди всех живых организмов у человека (особенности строения головного мозга человека приведены в лекции 2).

Индивидуальные колебания массы головного мозга у представителей одного вида подвержены большому разбросу; у *Homo sapiens* масса головного мозга варьирует от 1000 г до 2000 г (чаще от 1100 до 1700 г). Масса мозга И. С. Тургенева была равна 2012 г, О. Кромвеля – 2000, Д. Г. Байрона – 2238, Ж. Л. Кювье – 1830, Ф. Шиллера – 1871, У. М. Теккерея – 1294, У. Уитмена – 1282, А. Франса – 1017.

Таблица 2

**Сравнительные характеристики  
головного мозга разных видов млекопитающих**

Вид	$m_{\text{абс}}, \text{ г}$	$m_{\text{отн}}, \%$	EQ	$E^2/S$
Домовая мышь	0,4	3,2	–	0,19 (грызуны)
Кошка	31,4	0,94	0,115	1,14 (хищные)
Шимпанзе	350–400	0,8	0,23	7,35 (гоминиды)
Синий кит	4700	0,007	0,54 (китообразные)	6,25 (китообразные)
Слон	5000	0,08	–	9,82
Человек	1400	2–2,5	0,77	32,0

Человеку трудно оперировать такими огромными длительностями, в течение которых происходили процессы эволюции – миллиарды, сотни миллионов, десятки тысячелетий. Чтобы наглядно представить, каково временное соотношение между самыми значимыми процессами эволюции живого на Земле, астроном, астрофизик и выдающийся популяризатор науки Карл Саган (*C. E. Sagan*; 1934–1996) представил все события с учетом их реальной продолжительности в масштабе, сжав их в один год<sup>14</sup>.

<sup>14</sup> Саган К. Драконы Эдема. Рассуждения об эволюции человеческого разума: пер. с англ. – СПб.: Амфора, 2005. – С. 8–10.

## Додекабрьские даты

1 января	Большой Взрыв
1 января	Возникновение галактики Млечный Путь
9 сентября	Возникновение Солнечной системы
14 сентября	Образование планеты Земля
25 сентября	Появление жизни на Земле
2 октября	Образование древнейших из известных на Земле гор
9 октября	Время образования древнейших ископаемых (бактерий и синезеленых водорослей)
1 ноября	Возникновение полового размножения (микроорганизмов)
12 ноября	Древнейшие фотосинтезирующие растения
15 ноября	Эукариоты (первые клетки, содержащие ядра)

## Декабрь

Число	Событие
1	Образование кислородной атмосферы на Земле
5	Интенсивное извержение вулканов
16	Первые черви
17	Конец докембрийского периода. Палеозойская эра и начало кембрийского периода. Возникновение беспозвоночных
18	Первый океанический планктон. Расцвет трилобитов
19	Период ордовика. Первые рыбы, первые позвоночные
20	Силур. Первые споровые растения. Растения начинают завоевывать сушу
21	Начало девонского периода. Первые насекомые. Животные колонизируют сушу
22	Первые амфибии. Первые крылатые насекомые
23	Каменноугольный период. Первые деревья. Первые рептилии
24	Начало пермского периода. Первые динозавры
25	Конец палеозойской эры. Начало мезозойской эры
26	Триасовый период. Первые млекопитающие
27	Юрский период. Первые птицы
28	Меловой период. Первые цветы. Вымирание динозавров
29	Конец мезозойской эры. Кайнозойская эра и начало третичного периода. Первые китообразные. Первые приматы
30	Начало развития лобных долей коры головного мозга у приматов. Первые гоминиды. Расцвет гигантских млекопитающих
31	Конец плиоценового периода. Четвертичный (плейстоцен и голоцен) период. Первые люди

### 31 декабря

Время	Событие
13.30.00	Появление проконсула и рамапитека – возможных предков обезьян и человека
22.30.00	Первые люди
23.00.00	Широкое использование каменных орудий
23.46.00	Использование огня пекинским человеком
23.56.00	Начало последнего периода оледенения
23.58.00	Заселение Австралии
23.59.00	Расцвет пещерной живописи в Европе
23.59.20	Открытие земледелия
23.59.35	Цивилизация неолита – первые города
23.59.50	Первые династии в Шумере, Эбле и Египте, развитие астрономии
23.59.52	Открытие письма; государство Аккад; законы Хаммурапи в Вавилонии; Среднее царство в Египте
23.59.53	Бронзовая металлургия; Микенская культура; Троянская война; Ольмекская культура; изобретение компаса
23 59 54	Железная металлургия; первая Ассирийская империя; Израильское царство; основание Карфагена финикийцами
23.59.55	Династия Цинь в Китае; империя Ашоки в Индии; Афины времен Перикла; рождение Будды
23.59.56	Евклидова геометрия; Архимедова физика; астрономия Птолемея; Римская империя; «рождение Христа»
23.59.57	Введение нуля и десятичного счета в индийской арифметике; упадок Рима; мусульманские завоевания
23.59.58	Цивилизация майя; династия Сун в Китае; Византийская империя; монгольское нашествие; крестовые походы
23.59.59	Эпоха Возрождения в Европе; путешествия и географические открытия, сделанные европейцами и китайцами времен династии Мин; введение экспериментального метода в науку
Настоящий момент и в первые секунды Нового года	Широкое развитие науки и техники; появление всемирной культуры; создание средств, способных уничтожить род людской; первые шаги в освоении космоса и поиски внеземного разума

Такое сжатое представление наглядно демонстрирует, насколько молод вид *Homo sapiens*. Непродолжительное время существова-

ния вида *Homo sapiens* в масштабах эволюционных преобразований и при этом значительные изменения его анатомического строения являются причиной того, что человек в биологическом смысле еще далек от совершенства и многие его морфофункциональные эволюционно значимые приобретения приводят к нежелательным побочным следствиям. Так, много патологических отклонений возникает в связи с выпрямленным положением тела (грыжевые выпячивания внутренних органов, расширение вен нижних конечностей, деформации стопы, трудности родового процесса); увеличение мозговой части черепа также приводит к проблемам при родах; уменьшение лицевой части черепа вызывает многочисленные нарушения состояния зубов, которым просто не хватает места на челюстных костях.

Прогнозирование дальнейшего изменения живых организмов основывается на установленных векторах эволюции и экстраполяции данных о закономерностях филогенеза в прошлом. Применение такого подхода к человеку приводит к реконструкции скелета человека будущего, предложенного А. П. Быстровым (рис. 11).

Человек будущего должен будет обладать огромной головой со слабо развитыми челюстями, лишенными зубов, укороченными шеей и поясницей, непропорционально увеличенными руками, кисти которых имеют по три фаланги. Необходимо отметить, что сам А. П. Быстров считал, что биологическая эволюция человека в связи с прекращением действия на него естественного отбора остановилась и такие изменения на самом деле человеку не грозят.

Таким образом, в результате эволюции человек современного облика и поведения, крупное всеядное существо, обладающее необычайно развитым мозгом и распространившееся по всем климатическим зонам планеты, возник в Африке от 100 до 40 тыс. лет назад. Со времени около 35 тыс. лет назад на Земле существует только один вид человека, человек разумный – *Homo sapiens*, представляющий совокупность популяций, находящихся на одинаково высоком уровне своей биологической организации, дающих при смешении плодовитое потомство и обнаруживающих значительную изменчивость морфофункционального статуса. Предполагается, что существование в наше время только одного вида *Homo sapiens* связано с конкурентным вытеснением в недалеком – в историческом масшта-

бе – прошлом архаичных видов эволюционно более прогрессивным современным человеком.



*Рис. 11.* Гипотетический облик человека будущего<sup>15</sup>

В эволюции человека действуют не только биологические, но и социальные факторы, что качественно отличается от эволюции организмов других видов. Тем не менее, как и в случае с другими животными, с течением времени происходит изменение биологических характеристик человека, в том числе и на современном этапе (так, возникновение сельского хозяйства и введение в питание взрослых особей молока приводит к отбору индивидов, сохраняющих в поздние стадии онтогенеза способность расщеплять лактозу; есть сведения о продолжающихся, и достаточно быстрых, эволюционных изменениях морфологии зубной системы), хотя темпы биологического развития человека неуклонно снижаются. Появление сознания обеспечивает новые возможности приспособления к среде, так что действие естественного отбора на биологическом уровне становится не столь значимым, как для остальных представителей животного царства.

<sup>15</sup> *Татаринов Л. П.* Очерки по теории эволюции. – М.: Наука, 1987. – С. 47.

## Лекция 4.

# БИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОВРЕМЕННОГО ЧЕЛОВЕКА

Все люди, живущие в настоящее время, представляют собой совокупность популяций, принадлежащих к одному виду *Homo sapiens* – человека разумного. В биологии под популяцией (лат. *populus* – народ, население) понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, и которая в определенной степени изолирована от соседних таких же совокупностей особей данного вида. Панмиксия – свободное скрещивание особей между собой, что обеспечивает равновероятность встречи любых генотипов при образовании последующего поколения. Этот принцип практически никогда полностью не выполняется в реальных популяциях, включая и популяции человека. В природе изоляция может создаваться действием разнообразных факторов, в том числе пространственных, обусловленных наличием каких-либо барьеров, которые мешают контактам особей, или большей возможностью спаривания близко живущих малоподвижных особей, или предпочтением разных мест обитания и других. У человека в качестве изоляционных барьеров могут выступать религиозные, социальные (кастовые), языковые и другие различия.

Индивидуальная изменчивость современного человека достаточно велика. Под изменчивостью понимают наследственные различия между особями, которые формируются в результате взаимодействия генетических (аллельного полиморфизма генов) и средовых факторов, в том числе культурных традиций у человека. Современный человек обладает значительным генетическим полиморфизмом, который касается практически всех изученных признаков.

Понятие «генотип» характеризует особь и определяется как совокупность генов данного организма. Термин «геном» применительно к организму означает суммарную ДНК гаплоидного набора хромосом и каждого из внехромосомных генетических элементов

(ДНК митохондрий, хлоропластов), включая некодирующие последовательности нуклеотидов. Понятие генофонд характеризует популяцию или вид в целом и описывает совокупность всех генных вариаций определенной популяции или вида. Если во всей популяции существует лишь один аллель определенного гена, то популяция по отношению к вариантам этого гена называется мономорфной. При наличии нескольких разных вариантов (аллелей) гена в популяции она считается полиморфной.

Фенотип – совокупность признаков организма, приобретенных в результате индивидуального развития – онтогенеза. Фенотип формируется на основе генотипа, опосредованного факторами внешней среды. Термин «фенотип» предложен Вильгельмом Иогансенем (*W. Johannsen*, 1857–1927) вместе с концепцией генотипа, чтобы различать наследственность организма от того, что получается в результате ее реализации. Некоторые характеристики фенотипа напрямую определяются генотипом, например группы крови. Другие сильно зависят от взаимодействия организма с окружающей средой; так, однойцевые близнецы могут различаться по росту, весу и другим основным физическим характеристикам, несмотря на то, что их генотипы представлены набором одних и тех же генов. Способность генотипа формировать в процессе индивидуального развития, в зависимости от условий среды, разные фенотипы называют нормой реакции. Она характеризует долю участия среды в реализации признака. Чем шире норма реакции, тем больше влияние среды и тем меньше влияние генотипа в онтогенезе. Обычно чем разнообразнее условия обитания вида, тем шире у него норма реакции. Некоторые гены проявляются в фенотипе только в определенных условиях. Гены и среда являются взаимодействующими и неразделимыми компонентами процесса развития, а не отдельными детерминантами организма.

Многие гены оказывают влияние на экспрессию не одного признака, т. е. являются плейотропными. С другой стороны, проявления подавляющего большинства признаков являются результатом взаимодействия нескольких неаллельных генов, т. е. наследование многих признаков является полигенным.

Значительные изменения частот аллелей могут возникать при сокращении численности популяции или отселении небольшой



группы, которая дает начало новой популяции. Частоты аллелей в новой популяции будут сильно зависеть от того, каким был генофонд основавшей ее группы (так называемый эффект основателя). С эффектом основателя связывают повышенную частоту болезнетворных мутаций в некоторых этнических группах. Другой причиной изменчивости являются так называемые шумы развития, следствие не генетических различий, а совершенно случайных событий, имевших место в процессе развития.

Признаки организма можно разделить на три группы в зависимости от характера их варьирования в популяции.

## **1. Признаки с непрерывной изменчивостью**

### **Пигментация**

Индивидуумы различаются цветом кожи, волос, глаз. Цвет зависит от сочетания пигментов – меланинов (продуктов окислительного превращения аминокислоты тирозина) черно-коричневого (зернистый эумеланин) и красноватого (диффузный феомеланин) оттенков, сочетание которых дает всю гамму цветовых оттенков, а также от просвечивающего через кожу гемоглобина и состояния поверхностного слоя эпидермиса. У многих видов окраска и переливчатый блеск создаются, главным образом, не пигментами, а в результате преломления света, например роговым веществом перьев у птиц (все оттенки синего).

Меланины продуцируются специальными пигментными клетками – меланоцитами, которые расположены в самом нижнем слое эпидермиса. В среднем на 1000 базальных клеток эпидермиса кожи человека приходится 1 меланоцит. Ультрафиолетовое излучение, составляющее около 10% лучистой энергии Солнца, достигающей земной поверхности, усиливает образование пигмента. Таким же действием обладает гормон меланотропин. Кроме того, в дерме находятся клетки – хроматофоры, также содержащие пигмент, но не синтезирующие его. Хроматофоры представлены тремя типами: меланофорами, содержащими меланин, липофорами, содержащими пигменты каротиноиды (окраска от красной до желтой), гуанофорами, или иридоцитами, содержащими не пигмент, а кристаллы органического вещества гуанина, который отражает свет и изменяет

эффект, создаваемый пигментом. Хроматофоры способны вызывать резкие изменения в окраске у рыб, амфибий и рептилий (хамелеон), обусловленные, главным образом, разным распределением пигментных гранул в отдельных клетках: если гранулы рассеяны по клетке, достигается максимальный эффект, если они образуют плотное скопление – окраска выражена слабо. Меланофоры обеспечивают окраску собственно кожи, а также производных эпидермиса (перьев, волосяного покрова, когтей, клювов) у птиц и млекопитающих. У человека меланофоры встречаются в определенных участках кожи (в области анального отверстия и в околососковых полях).

У человека цвет кожи варьирует от практически черного до очень светлого, при этом количество меланоцитов практически одинаково у людей, сильно различающихся по цвету кожи, но отличается количество меланиновых гранул в клетках и их расположение. Сильнее пигментирована кожа лица, шеи, спины, слабее – кожа живота, ладоней и подошв. Может наблюдаться окрашивание слизистых оболочек (губы у индивидов с темной пигментацией). Феномеланин, присутствующий в коже, вызывает образование «веснушек». Пигментные пятна на коже лица часто появляются во время беременности вследствие гормональных изменений, наступающих в организме в этот период.

Цвет кожи определяется на участке внутренней поверхности плеча путем сравнения со стандартной цветовой шкалой или спектрофотометрически по степени отражения света: чем светлее кожа, тем больше процент отраженного света.

Степень пигментации кожи у человека генетически задана. Предполагается, что цвет кожи, зависящий от меланина, определяется действием 4 генов без доминирования с примерно равным аддитивным эффектом. Считается, что светлая кожа – эволюционно более поздний признак, возникший из-за мутаций в нескольких генах, регулирующих выработку меланина.

Меланоз – это усиленное образование и отложение меланинов в коже, сетчатке глаза, в других органах и тканях. Различают врожденный меланоз (пигментные родимые пятна), меланоз при гормональных расстройствах (бронзовая болезнь), меланоз при отравлениях некоторыми химическими веществами (мышьяком, углеводородами).

Наиболее темный цвет кожи имеют жители экваториальных областей. По мере удаления от экватора кожа светлеет, и в северных широтах, где интенсивность облучения ниже, люди обладают более светлой кожей, что предполагает адаптивное значение пигментации. Пигментация кожи обеспечивает защиту нижележащих клеток от повреждающего действия ультрафиолетовых лучей, способных проникать вглубь ткани. Жители экваториальной зоны имеют самую темную кожу. Исключения составляют обитатели затененных тропических лесов – их кожа светлее, чем можно было бы ожидать для этих широт, и некоторые северные народы (чукчи, эскимосы), кожа которых относительно сильно пигментирована, так как они употребляют в пищу продукты, богатые витамином Д, например печень морских животных. Таким образом, географические различия в интенсивности ультрафиолетового излучения действуют как фактор отбора, приводя к географическим вариациям в цвете кожи, что ярко иллюстрируется повышенной частотой рака кожи у светлокожих людей в условиях сильной инсоляции.

Цвет волос зависит от количества, расположения и цвета пигмента (эумеланина и феомеланина) в корковом слое волосяного стержня, от свойств его поверхности, а также от наличия пузырьков воздуха, ослабляющих интенсивность окраски. Выделяют светлых, темных и рыжих людей, или блондинов (желтый, белый, серый цвет волос или их оттенки; сюда же относят светло-коричневый цвет, называемый русым; чаще встречаются среди жителей северной и восточной Европы, наиболее светлые волосы распространены в Финляндии, Швеции и Норвегии), брюнетов (очень темный, черный цвет; большинство людей на планете), шатенов (коричневый цвет, может быть с каштановым оттенком; наиболее типичен для жителей центральной Европы) и рыжих (с преобладанием гранул феомеланина; встречается достаточно редко). В каждом из основных типов цвета волос может быть несколько различных оттенков, так, русые волосы подразделяются на светло-русые (темный блондин), средне-русые (светлый шатен) и темно-русые (более темный шатен). Количество волос на голове составляет 90000–150000. Наименьшую плотность имеют рыжеволосые индивиды (60000–80000), а наибольшую – светловолосые (до 200000), брюнетки занимают промежуточное положение – около 100000.

Цвет волос определяют путем сравнения со стандартными шкалами, спектрофотометрическим измерением процента отраженного света или колориметрическим определением содержания пигмента в специально приготовленных растворах, содержащих пигментные вытяжки из волос. Последний способ является самым информативным.

Предполагается, что цвет волос, аналогично цвету кожи, определяется действием 4 генов без доминирования с примерно равным аддитивным эффектом; рыжий цвет волос контролируется рецессивным геном и проявляется у гомозигот.

Под цветом глаз понимают окраску радужной оболочки, окружающей зрачок. Окраска зависит как от количества пигмента меланина, так и от глубины его залегания в различных слоях радужной оболочки. Цвет глаз определяют с помощью описательных шкал. Выделяют 3 основных типа, в каждом из которых различают 4 варианта (шкала В. В. Бунака): темный (с вариантами черный, темно-карий, светло-карий и желтый), переходный, или смешанный (с вариантами буро-желто-зеленый, зеленый, серо-зеленый и серый или голубой с буро-желтым венчиком вокруг зрачка), и светлый (с вариантами серый, серо-голубой, голубой и синий). Самые редкие цвета – желтый и синий.

Считается, что индивиды со светлыми глазами лучше воспринимают фиолетовый конец спектра и лучше видят в дымке и тумане. Темные глаза лучше защищают чувствительную сетчатку при сильном световом потоке. Предполагается, что за цвет глаз отвечают 2–3 гена с аддитивным эффектом и неполным доминированием темных оттенков.

Наблюдается взаимосвязь между степенью пигментации кожи, волос и глаз, но она не полная и нередко встречается дискордантное окрашивание (темные волосы и светлые глаза, или наоборот). Причиной может быть различие в регуляции экспрессии генов в разных тканях одного индивида.

За очень небольшим исключением, у всех людей в организме синтезируется пигмент. Люди или животные, организм которых лишен пигмента, называются альбиносами (лат. *albus* – белый). В настоящее время считается, что наиболее частой причиной этого заболевания является отсутствие или блокада фермента тирозиназы,

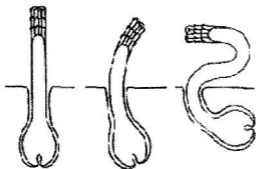
необходимой для нормального синтеза меланина. При альбинизме отсутствует пигментация кожи, волос, радужные оболочки прозрачны, часто характерны расстройства зрения. Альбинизм у людей может быть полным или частичным, т. е. затрагивающим только отдельные участки тела. Полный альбинизм встречается с частотой 1 на 16000–20000. Это наследственное состояние, которому одинаково подвержены представители всех рас. Альбиносы чаще других страдают от злокачественных опухолей кожи и солнечной геродермии, преждевременного старения кожи, обусловленного кумулятивным эффектом ультрафиолетовых лучей. Особенно это проявляется в географических регионах с сильной инсоляцией. Восполнить недостаток меланина или предупредить расстройства зрения, связанные с альбинизмом, в настоящее время невозможно. Больному следует избегать солнечного облучения и применять светозащитные средства при выходе на улицу: фильтры, солнцезащитные очки или затемненные линзы.

### **Волосной покров головы**

При характеристике волос головы оценивают их форму (извилистость) и жесткость. По форме различают прямые, широковолнистые, волнистые, узковолнистые, локоновые, вьющиеся, слабокурчавые, сильнокурчавые, слабоспиральные и сильноспиральные. На голове наиболее длинными вырастают прямые жесткие волосы, самыми короткими – спиральные. Степень изгиба связана с расположением корней волос в коже (от почти перпендикулярного у прямых волос до сильного наклона у извилистых) и коррелирует с формой поперечного среза (от окружности у прямых до сильно вытянутого овала у извилистых) (рис.12 и 13).

Форма волоса оценивается по описаниям и шаблонным образцам; наследуется несколькими генами с аддитивным влиянием и эффектом доминирования изогнутых форм над прямыми.

По степени жесткости выделяют жесткие (тугие) и мягкие. Оценивают жесткость волос описательно «на ощупь». Жесткие волосы имеют бóльшую площадь поперечного сечения, чем мягкие: 6000–7000 мкм<sup>2</sup> у жестких волос, примерно вдвое меньше у мягких. У жестких волос края клеток кутикулярного слоя волоса плотно прилегают друг к другу, а у мягких они имеют приподнятые края, что способствует сцеплению волос друг с другом.



*Рис. 12.* Строение и расположение волосяного фолликула (прямые, волнистые и курчавые волосы)



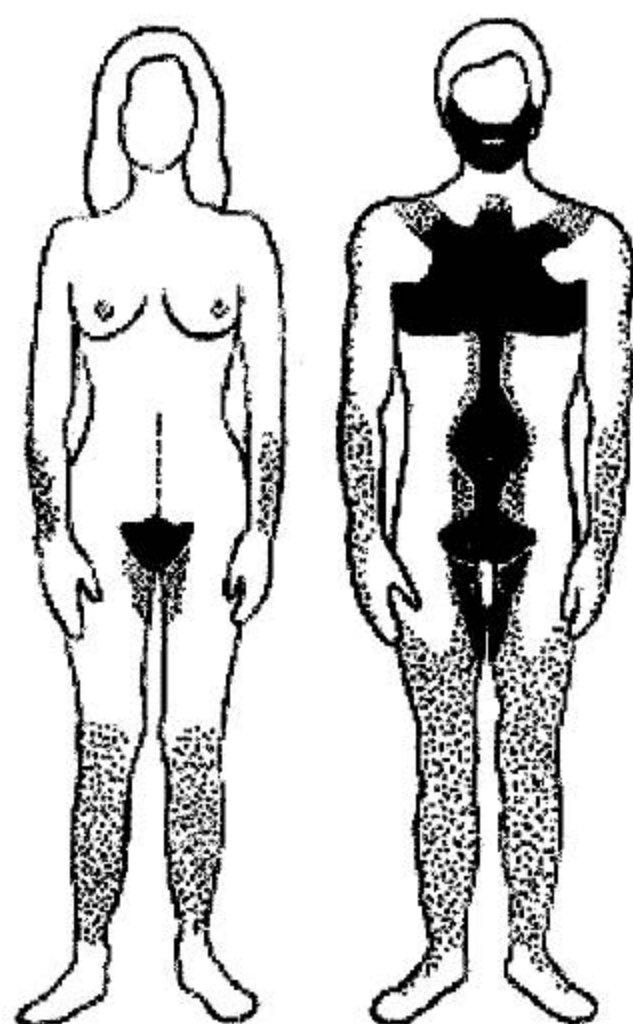
*Рис. 13.* Форма поперечного сечения разных типов волос (прямые, волнистые и курчавые волосы)

Точные данные о наследовании жесткости волос в настоящее время отсутствуют, но форма и жесткость наследуются независимо друг от друга, поэтому возможны любые сочетания этих характеристик. По-видимому, разные типы волос могут по-разному обеспечивать термоизоляцию.

### **Третичный волосяной покров**

У плода человека появляется первичный, или зародышевый, волосяной покров (лануго), к моменту рождения сменяющийся вторичным, или детским, который покрывает все тело. Волосы головы, брови и ресницы относятся ко вторичному волосяному покрову. Третичный волосяной покров появляется к началу полового созревания на определенных участках тела (область лобка, подмышечных впадин, у мужчин и на лице – усы и борода, на животе, груди и конечностях) (рис. 14). Третичный волосяной покров у мужчин выражен гораздо сильнее, чем у женщин. Волосы на различных частях тела человека имеют неодинаковую по интенсивности окраску и разную толщину. Чаще всего самые светлые волосы находятся в подмышеч-

ных впадинах, более темные – на волосистой части головы, в усах и бороде, самые темные – на бровях, веках и в области промежности. На голове толщина волос меньше, чем на других участках тела; самые толстые волосы – на бакенбардах, самые тонкие – пушковые.



*Рис. 14.* Распределение волос на теле человека

Для оценки третичного волосяного покрова используются описания отдельно роста бороды, усов и обволошенности груди. Наследование имеет полигенный характер.

### **Морфология мягких тканей лица**

Особенности морфологии мягких тканей лица чаще всего основывают на строении глазничной области (ширина глазной щели – широкая, средняя, узкая; ее наклон, или уровень расположения наружного и внутреннего углов глаза относительно друг друга; степень развития складки верхнего века; наличие эпикантуса – складки, прикрывающей внутренний угол глаза), оценке пропорций носа (его длина и ширина в крыльях, а также профиль спинки носа), описании рта (толщина губ – тонкие, средние, толстые и вздутые; ширина рта; выступание профиля верхней губы – прохейлия, ортохейлия, опи-

стохейлия, соответственно, выступание вперед, на одном уровне с основанием носа, назад).

### **Остеологические признаки**

Для характеристики этой группы признаков используют измерения стандартных размеров костного скелета. Чаще всего фиксируют продольные и поперечные размеры головы, ширину лба, скуловую и нижнечелюстную ширину, ширину носа и глазной орбиты. Важное значение имеют показатели горизонтальной (степень уплощенности, т. е. сравнительная близость различных точек поверхности лица к воображаемой плоскости, перпендикулярной лицу) и вертикальной (степень выступания вперед в вертикальной саггитальной плоскости различных отделов и точек лица) профилировки лица. Показатели горизонтальной профилировки заметно различаются при сравнении европеоидов и монголоидов; вертикальной – при сравнении европеоидов и негроидов.

Для характеристики тела в целом используют значения длины тела и его пропорций: соотношение длин корпуса и ноги, руки и ноги, ширины плеч и таза. Длина тела является очень важным физическим признаком, от которого в значительной степени зависят многие другие размеры человеческого тела. При среднем значении для всех мужчин планеты 154,0–166,9 см существует 9 градаций – от карликовой (менее 129,9 см) до гигантской (свыше 200 см); для женщин все значения на 9 см меньше. У новорожденных длина тела в среднем составляет 51 см для мальчиков и 50 см для девочек. У женщин рост заканчивается к 19–20 годам, у мужчин он продолжается еще 5–6, а иногда и 10 лет. Именно в это время образуется значительный разрыв в росте между полами. Затем до 45–50 лет длина тела не меняется, после чего рост начинает уменьшаться на 0,5–0,7 см каждые 5 лет.

Наследование большинства остеологических признаков определяется суммарным эффектом многих генов, экспрессия которых находится под значительным влиянием факторов среды.

### **Одонтологические признаки**

Для характеристики этой группы признаков используют измерения и описания как всего зубного ряда и его корневой системы, так и отдельных зубов. Одонтологические признаки полигенны, но



некоторые из них определяются довольно простой системой наследования (например наличие бугорка Карабелли определяется, по-видимому, одним локусом с двумя кодоминантными аллелями; встречается в 41,8% среди русских, 5,8% среди негров и не встречается в популяции эскимосов).

### **Дерматоглифические признаки**

На ладонях и подошвах имеются своеобразные узоры, образованные кожными гребешками. Выделяют 3 основных элемента узоров: дуга, петля, завиток (рис. 15). Дуги встречаются крайне редко, в 5–10% случаев, петли обнаруживаются у большинства людей – 60–65%, завитки – у 30%. Комбинация узоров создает сложные рисунки, отличается необыкновенным полиморфизмом и очень индивидуальна, но если выделить основные элементы – «мотивы», можно составить описательную классификацию, пользуясь специальной формулой. Существует целая «наука» о значении дерматоглифических узоров – хиромантия, которая очень увлекательно и абсолютно беспочвенно оперирует описаниями узоров для характеристики самых различных свойств человека, включая прогнозы на будущее. Определенно о связи дерматоглифических рисунков с какими-либо характеристиками человека или состоянием его здоровья можно сказать очень немного. Так, у детей с синдромом Дауна отсутствует одна поперечная ладонная линия. Дерматоглифические признаки относятся к классу полигенных.



*Рис. 15.* Папиллярные узоры: дуга, петля, завиток

## 2. Признаки с дискретной изменчивостью

Дискретная изменчивость проявляется при явно выраженных фенотипических различиях, что бывает в случае узких пределов нормы реакции признака и недостаточности влияния среды для сглаживания резких явных различий по этому признаку в популяции.

### Группы крови

Термин «группа крови» характеризует различия, связанные с наличием или отсутствием на поверхности эритроцитов определенных белковых, полисахаридных, гликопротеидных или гликолипидных молекул. Эти молекулы также представлены на поверхности клеток других тканей организма. На сегодняшний день описаны десятки разных систем групп крови (системы P, Kell, MNS, Diego, Duffy, Lewis и другие). Количество изученных и охарактеризованных групповых систем крови постоянно растет. Наибольшее значение для медицины имеет система АВ0, она позволяет избежать осложнений при переливании крови между индивидуумами. Система АВ0 была открыта австрийским врачом, химиком, иммунологом Карлом Ландштейнером (*K. Landsteiner*, 1868–1943) в 1900 г., который показал, что сыворотка одних индивидуумов может вызывать агглютинацию эритроцитов других индивидуумов. По наличию или отсутствию агглютинации он разделил все образцы крови на три группы: А, В и 0. В плазме крови человека содержатся агглютинины анти-А и анти-В, способные специфически соединяться с антигенными детерминантами А и В, соответственно, на поверхности эритроцитов, что при переливании может привести к агрегации эритроцитов («склеиванию» их между собой), приводящей к закупорке мелких сосудов, гемотрансфузионному шоку и возможному летальному исходу. В 1907 г. чешский врач-психиатр Ян Янский (*Ja. Jansky*, 1873–1921) опубликовал статью, в которой описал четвертую группу крови. Он же предложил обозначать группы римскими цифрами I, II, III, IV. За открытие групп крови Карл Ландштейнер в 1930 г. был удостоен Нобелевской премии по физиологии и медицине. В мае 2005 г. ВОЗ приняла решение 14 июня (день рождения Карла Ланштейнера) ежегодно отмечать Всемирный день донора крови. Группы крови обозначаются как 0 (I), А (II), В (III) и АВ (IV).

В настоящее время показано, что у людей с разными фенотипами по системе АВ0, в том числе у людей с первой группой крови, имеются маркерные молекулы, обозначаемые буквой Н, которые являются предшественниками антигенных маркеров А и В. Эти молекулы превращаются в антигены А или В в присутствии, соответственно, генов А или В, которые кодируют синтез ферментов трансфераз, присоединяющих разные углеводные цепи в качестве концевых компонентов Н-цепи (соответственно, N-ацетил-D-галактозамин и D-галактозу). Индивиды, гомозиготные по редкому аллелю h, не образуют молекул Н и, следовательно, не имеют антигенов А и В (фенотип Bombay).

Так как собственная сыворотка крови не дает агглютинации со «своими» эритроцитами, был сделан вывод, известный сегодня как правило Ландштейнера: «В организме человека антиген группы крови и антитела к нему никогда не сосуществуют». Таким образом, существует четыре допустимых комбинации; то, какая из них характерна для данного человека, определяет его группу крови (табл. 3).

Таблица 3

Группы крови АВ0-системы

Группа АВ0	Генотип	Фенотип	Наличие агглютининов
0 (I)	00	0	Анти-А и анти-В
А (II)	АА или А0	А	Анти-В
В (III)	ВВ или В0	В	Анти-А
АВ (IV)	АВ	АВ	отсутствуют

Доноры и реципиенты крови должны иметь «совместимые» группы крови. Сведения о группе крови в некоторых странах вводятся в паспорт, у военнослужащих они могут быть нанесены на одежду.

Средние частоты генов для всех людей планеты составляют для 0 – 62,5%, для А – 21,5% и для В – 16,2%. Частота людей с разными группами крови по АВ0-системе может значительно различаться в разных регионах, но почти везде самые распространенные – 0, затем А (табл. 4); так, в европейской популяции 45% людей имеют группу

крови 0, 35% – А, 15% – В и 5% – АВ; в США это распределение следующее: 45% – 0, 40% – А, 10% – В и 5% – АВ.

По данным на вторую половину XX в., частота аллеля 0 максимальна в Южной и Северной Америке (достигая иногда 100%), аллеля А – среди североамериканских индейцев и на северо-западе Европы, максимальная частота гена В нигде не превышает 30% и приходится на Среднюю и Восточную Азию. Однако мощные миграционные процессы последней трети XX в. из Азии в Европу и США, образование Европейского союза и другие процессы, по-видимому, значительно изменили эти параметры.

Таблица 4

Распределение групп крови среди разных народов, в %<sup>16</sup>

Национальность	0(I)	A(II)	B(III)	AB(IV)
Англичане	43,5	44,7	8,6	3,2
Голландцы	46,3	42,1	8,5	3,1
Венгры	29,9	45,2	17	7,9
Русские	32,9	35,8	23,2	8,1
Китайцы	45,5	22,6	25	6,9
Индийцы	30,2	24,5	37,2	8,1
Японцы	31,1	36,7	22,7	9,5
Арабы	44	33	17,7	5,3
Австралийцы	54,3	40,3	3,8	1,6

Антигены, напоминающие антигены АВН, встречаются у человекообразных обезьян, которые также полиморфны по этому признаку. Наличие полиморфизма по системе АВ0 в подавляющем большинстве человеческих популяций позволяет предположить, что эти аллели существовали с древнейших времен, уже в период расселения человека по планете. Для объяснения неравномерности распределения предлагались гипотезы, основывающиеся на дрейфе генов, этнических миграциях, разной восприимчивости людей с разными группами крови к инфекционным болезням, в основном, к чуме и оспе, так как антигены, сходные с антигенами АВ0-системы человека, присутствуют на поверхности чумной палочки (Н) и виру-

<sup>16</sup> Эфроимсон В. П. Введение в медицинскую генетику. – М.: Медицина, 1968. – 395 с.

са оспы (А). Однако на сегодняшний день ни одно из предположений нельзя считать доказанным.

Система АВ0 генетически детерминирована одним локусом, находящимся в длинном плече хромосомы 9, с 3 основными аллельными вариантами, которые характеризуются кодоминантным типом наследования.

### Система Rhesus

Резус-фактор – это антигенная молекула, которая также находится на поверхности эритроцитов. Он присутствует и на эритроцитах обезьян – макак-резус (отсюда его название). Большинство людей (около 85%) являются резус-положительными (табл. 5).

Таблица 5

**Частота встречаемости резус-положительных и резус-отрицательных людей среди разных национальностей<sup>17</sup>**

Национальность	Частота встречаемости, %	
	Резус-положительные	Резус-отрицательные
Русские	86	14
Норвежцы	85	15
Арабы	72	28
Эскимосы	99–100	0–1
Мексиканцы	100	0
Американские индейцы	90–98	2–10
Австралийские аборигены	100	0
Китайцы	98–100	0–2
Японцы	99–100	0–1
Баски	64	36

В отличие от системы АВ0, в норме антитела к резус-фактору отсутствуют в крови, но они могут появляться при поступлении в кровотоки резус-отрицательных людей резус-положительных эритроцитов, например при переливании крови. Резус-отрицательным пациентам нельзя переливать резус-положительную кровь, чтобы

<sup>17</sup> Эфроимсон В. П. Введение в медицинскую генетику. – М.: Медицина, 1968. – 395 с.

избежать возможной иммунизации, что может стать опасным при последующих гемотрансфузиях. Резус-фактор играет важную роль в возникновении гемолитической желтухи новорожденных. Это заболевание развивается вследствие так называемого резус-конфликта: если резус-отрицательная мать беременна резус-положительным плодом, то в результате нарушения целостности плаценты, что обычно возникает при родах, эритроциты ребенка попадают в кровоток матери и иммунизируют ее, вызывая образование анти-резусных антител. При последующих беременностях эти антитела могут проникать через гемато-плацентарный барьер и повреждать эритроциты плода, что приводит к тяжелой анемии плода.

Резус-фактор детерминирован сложной системой с большим количеством генов, лучше других исследованы 3 тесно сцепленных локуса с 2 аллелями в каждом и выраженным доминированием: Dd, Cc и Ee.

К признакам с дискретным типом изменчивости относятся также серологически выявляемые варианты многих белков, содержащихся в сыворотке, а также компоненты главного комплекса гистосовместимости, представленные на клетках практически всех тканей организма (HLA).

### **3. Признаки с другими типами изменчивости**

К таким признакам относят признаки, характеризующиеся дискретностью в проявлении признака (есть – нет) и практически непрерывным его распределением в случае положительного варианта. Примером можно считать вкусовую и обонятельную чувствительность. Так, часть людей не ощущает вовсе вкуса фенилтиокарбамида, для других же он представляется горьким, при этом минимальная ощущаемая ими концентрация очень отличается у разных людей. Признак наследуется одним геном с 2 аллелями с доминированием (отсутствие способности ощущать вкус фенилтиокарбамида наследуется как рецессивный признак).

Другим примером являются случаи аномального восприятия цвета. Цветовое зрение есть у многих дневных животных. В сетчатке глаза человека с нормальным цветовым зрением есть три вида колбочек, максимум чувствительности которых приходится на красный,

зеленый и синий участки спектра; поэтому людей называют «трихроматами». Существуют колебания от незначительных отклонений в восприятии определенного цвета до полной слепоты на какой-нибудь цвет или даже до черно-белого восприятия (колбочковый монохроматизм). Часть генов, контролирующая этот признак, сцеплена с полом, локализована в X хромосоме и кодируется двумя сцепленными локусами с двумя аллелями. В европейской популяции эта аномалия с большей частотой встречается среди мужчин (примерно 8%), чем у женщин (около 0,5%). Часть генов (контролирующая нарушения в желто-голубой части спектра) находится в аутосомах. Для выявления этой аномалии применяют специальные таблицы, в которых на фоне цветных точек нанесены также цветными точками значения цифр или извилистые линии. Испытуемый должен назвать цифру или проследить ход линии. Существуют и другие методы для выявления цветовой слепоты разной степени.

Существует значительная возрастная изменчивость многих признаков. Так, все дети европеоидной расы рождаются со светлыми глазами неопределенного цвета, но вскоре у них появляется различное количество темного пигмента. Довольно часто с возрастом наблюдается изменение цвета волос. Окончательно цвет волос определяется примерно к 5 годам, но иногда и позже, в период полового созревания, когда волосы могут потемнеть под влиянием возросшего уровня тестостерона. После 20–30 лет волосы начинают постепенно терять пигментацию, появляется большое количество воздушных пузырьков, в результате волосы приобретают серебристо- или желтовато-белый оттенок: появляется седина. Обесцвечивание волос с возрастом происходит также под воздействием перекиси водорода, образующейся в клетках волосяных фолликулов, распад которой на воду и кислород замедляется в связи с возрастным снижением активности фермента, катализирующего этот процесс. Кроме естественных процессов, цвет волос может меняться в течение жизни под действием внешних факторов: волосы могут приобретать зеленоватый цвет у рабочих, занятых добычей и обработкой меди, бронзовый оттенок – при работе с пикриновой кислотой, обесцвечиваться – под влиянием хлора или других химических окислителей. Еще одним примером является значительная возрастная изменчивость

третичного волосяного покрова, в связи с чем его оценивают только после 25 лет. Изменения могут носить обратимый и необратимый характер. Например, у горных рабочих в Перу происходит необратимое увеличение размеров сердца и легких, развивающееся за несколько лет, и возрастание количества эритроцитов, возникающее за несколько недель и за такой же срок снижающееся до нормы при возвращении на меньшую высоту. «Ни одного человека нельзя охарактеризовать, описав его телосложение, физиологию и поведение. Скорее, любой человек – это история телосложений, физиологий и поведения, история, которая начинается в момент зачатия и кончается только после смерти с распадом тела на составляющие его элементы»<sup>18</sup>.

---

<sup>18</sup> *Левонтин Р.* Человеческая индивидуальность: наследственность и среда: пер. с англ. – М.: Прогресс. 1993. – С. 28.



## Лекция 5.

# КОНСТИТУЦИОНАЛЬНЫЕ ТИПЫ ЧЕЛОВЕКА

Основой бесконечного человеческого многообразия, представляющего собой огромную вариацию различных внешних признаков, характеров, склонностей, вкусов, привычек, способностей и в конечном итоге личностей, является биологическое разнообразие людей, на которое накладывается влияние внешних условий, в том числе социальных факторов, таких, как воспитание, образование, культурные традиции.

В любом объекте живой природы, включая и человека, обязательно присутствуют как постоянные признаки, определяющие его принадлежность к определенному биологическому виду, так и огромное множество свойств, отличающих одну особь от другой, одного человека от другого. Хотя все живущие в настоящее время люди относятся к одному виду, они отличаются большим разнообразием индивидуальных признаков – полиморфностью, в основе которой лежат аллельный полиморфизм генов, комбинаторная изменчивость, влияние разнообразных факторов внешней среды. Некоторые признаки ведут себя независимо друг от друга, сцеплено, образуя комплекс связанных характеристик. Выявление таких комплексов признаков лежит в основе формирования понятия «конституция».

Конституция является фундаментальной биологической характеристикой целостного организма. Конституция (лат. *constitutio* – состояние, сложение, свойство) – это совокупность относительно устойчивых морфологических и функциональных, в том числе психических, особенностей организма, сложившихся на основе наследственных и приобретенных свойств, которые определяют своеобразие реакции организма на внешние и внутренние раздражители. Конституция является достаточно стабильной комплексной биологической характеристикой человека, вариантом адаптивной нормы, отражающей реактивность и резистентность организма к факторам среды. В комплекс конституциональных признаков обычно включаются важнейшие морфологические характеристики телосложения, физиологические, биохимические и психофизиологические параметры. Кроме межиндивидуальной изменчивости – различий между

индивидами – существует и внутрииндивидуальная, т. е. изменения признаков у одного и того же индивида в процессе жизнедеятельности. Для характеристик, входящих в комплекс конституциональных, межиндивидуальная изменчивость обычно значительно выше, чем внутрииндивидуальная, таким образом, признаки, быстро меняющиеся в ответ на воздействие окружающей среды, не могут рассматриваться как конституциональные. Однако некоторые изменяющиеся в процессе онтогенеза признаки, связанные со стойкими индивидуальными вариациями, характерными для процессов роста, созревания и старения, так же как и стабильные признаки, нередко конституционально обусловлены. Тип реагирования на сигналы окружающей среды, особенно при сильных воздействиях, также может быть конституциональной характеристикой.

Среди морфологических конституциональных характеристик важной является координата узко-широкосложенности. Это универсальная координата, которая определяется не только у человека и других приматов, но и у некоторых видов млекопитающих, например у грызунов. Координата узко-широкосложенности отражает тенденцию к преобладающему линейному или широтному росту и выражается пропорцией продольных и поперечных размеров тела. В качестве продольных характеристик используют длину тела, корпуса, туловища, позвоночника, конечностей; в качестве поперечных – ширину плечевого пояса и таза. Выделяют 3 основных варианта этой координаты: долихоморфный – узкое туловище и длинные конечности; мезоморфный – средние величины этих параметров; брахиморфный – короткое туловище и короткие ноги.

Другая важная конституциональная характеристика – костно-мышечная и жировая координаты, показывающие вариации развития основных компонентов тела. Для ее определения пользуются различными методами: балльной оценкой; рентгенографическими, биохимическими, биофизическими, изотопными и ультразвуковыми методами для определения содержания общего жира, воды, мышечной массы. В норме жиры составляют примерно 15% массы тела взрослого здорового человека; в зависимости от возраста, телосложения, пола возможны вариации в широких пределах. В отличие от запасов гликогена резервы липидов в различных типах клеток наше-

го тела встречаются не так часто, но сосредоточены в определенных анатомических образованиях: в сальнике и брыжейке, в подкожной клетчатке, в костном мозге, а также вокруг некоторых органов (почек, яичников). Эти специальные жировые депо составляют высокодифференцированную жировую ткань, которая содержит специализированные клетки ретикуло-эндотелиальной системы, называемые жировыми клетками, или адипоцитами. Адипоциты обладают способностью к липогенезу (синтезу жирных кислот) и расщеплению триглицеридов под действием тканевого липолитического фермента (липазы) до глицерина и жирных кислот, которые в крови связываются с альбумином и переносятся в другие ткани, нуждающиеся в питательных веществах. Жировые отложения служат энергетическим резервом организма (при катаболизме жиров выделяется наибольшее количество энергии: средняя теплота сгорания жиров 38 кДж/г; углеводов 17 кДж/г; белков 17 кДж/г), а также выполняют другие важные функции: участвуют в трофике тканей и метаболизме воды, служат термоизолирующим и буферным слоем для внутренних органов и тканей, предохраняют их от температурных и механических внешних воздействий. Жировая клетка относится к постмитотическим (неделяющимся), состоит из липидной капли, окруженной пояском цитоплазмы с ядром и немногочисленными органеллами, в основном митохондриями. Избыточное образование и отложение жиров приводит к ожирению. Раньше считалось, что адипоциты человека размножаются только в течение определенного времени (до 2 лет и в период полового созревания, между 10 и 16 годами). Хотя в настоящее время стало ясно, что под влиянием дополнительных факторов количество адипоцитов может возрастать и у более взрослых людей, выделяют два типа ожирения: один из них развивается в детском возрасте и сопровождается возрастанием количества адипоцитов; второй свойственен взрослым и обычно сопровождается гипертрофией адипоцитов (увеличением размеров жировых клеток) без их гиперплазии (увеличения числа жировых клеток).

Для характеристики конституции имеет значение определение разных типов строения скелета: тонкокостного, нормокостного и ширококостного, оценивание которых проводится по величине объёма запястья (табл. 6).

**Значения окружности лучезапястного сустава  
в зависимости от типа строения скелета (в см)**

Тип строения скелета	Женщины	Мужчины
тонкокостный	Менее 15	Менее 18
нормокостный	15–17	18–20
ширококостный	Более 17	Более 20

Несмотря на выраженное индивидуальное разнообразие, существует ряд признаков, которые являются общими для определенной группы людей. На основе наличия таких сходных черт и признаков люди могут быть объединены в группы, т. е. наряду с полиморфизмом человека отличает и политипия – выраженные в какой-то степени различия между группами особей. Люди, попадающие в одну группу, могут отличаться от другой группы не одним, а многими признаками, и даже целым комплексом корреляционно связанных характеристик, что служит основанием многочисленных попыток создать классификацию людей, основываясь на особенностях их конституции.

Возникшее в древнегреческой медицине в V–IV вв. до н. э. понятие конституции введено древнегреческим врачом Гиппократом (лат. *Hippocrates*, около 460 до н. э. – около 377 до н. э.), понимавшего конституцию как совокупность душевных и телесных свойств. Гиппократ связывал разные варианты конституции (сангвиническую, холерическую, флегматическую и меланхолическую) с определенными болезнями. Во II в. н. э. древнеримский врач Гален (*Galenus*, около 130 – около 200) ввел понятие «габитус», или «хабитус» (*habitus*), обозначающее совокупность признаков внешнего облика индивида и строения его тела, а также предрасположенность к определенным болезням. Эти представления сохранялись в течение многих столетий.

Начиная с XIX в. наблюдается всплеск интереса к проблеме конституции человека и, как следствие, появление новых классификаций на основе конституциональных признаков. В разных классификациях делался акцент на различных характеристиках и свойствах организма. В классификации, предложенной Ф. В. Бенеке (*F.E. Beneke*, 1798–1854), использовались не только внешние пара-

метры организма, но и количественные характеристики внутренних органов, что привело к выделению гипопластического, нормопластического и гиперпластического типов конституции, соответственно, с низкой, нормальной и излишней работоспособностью внутренних органов. Представление о формировании конституциональных особенностей человека как результата преимущественного развития той или иной физиологической системы в процессе онтогенеза явилось основой деления на респираторный, дигестивный, мускульный и церебральный типы конституции, предложенного К. Сиго (*C. Sigaud*) (рис. 16). Многие классификации базируются на анатомических особенностях телосложения. Б. Ашер (*B. Aschner*, 1883–1960) предложил классификацию на основе строения скелета (узкий, средний и широкий типы конституции). В. Н. Шевкуненко (1872–1952) различал два конституционных типа телосложения: долихоморфный (совершенный) и брахиморфный (несовершенный). Г. Виола (*G. Viola*) на основе размеров внутренних органов выделял микроспланхников, нормоспланхников и мегалоспланхников. Учение о конституциональных типах старались связать с особенностями физиологии интегративных систем – нервной и эндокринной. Широко известна классификация типов высшей нервной деятельности И. П. Павлова (1849–1936), базирующаяся на критериях силы, подвижности и уравновешенности возбуждения и торможения процессов в нервной системе и в значительной мере совпадающая с типами, описанными Гиппократом: сильный, уравновешенный, подвижный (сангвиник); сильный, уравновешенный, инертный (флегматик); сильный, неуравновешенный, безудержный (холерик); слабый (меланхолик). Кроме того, И. П. Павлов, взяв за основу соотношение первой и второй сигнальной систем, предложил выделение у людей двух типов: художественного и мыслительного с преобладанием, соответственно, первой или второй сигнальной систем. Существуют классификации, где доминирующая роль отводится преобладанию тонуса симпатического или парасимпатического отделов вегетативной нервной системы (симпато-, ваго- и амфитоники Г. Эппингера мл. и Л. Гесса, *H. Eppinger Jr.*, 1879–1946; *L. Hess*, 1879–1963), соотношению функций эндокринных желез (гиповегетативный тип с преобладанием активности щитовидной железы, гипервегетативный –

с тенденцией к гиперфункции надпочечников, гонад и инсулярного аппарата Н. Пенде, *N. Pende*); биохимическим различиям (астенический, или азробный, с преобладанием цикла Кребса, неустойчивый к гипоксии; гиперстенический, с пентозно-гликолитической активностью и повышенной антигипоксической резистентностью; нормостенический, или метаболически сбалансированный типы А. Лабори (*H. Laborit*, 1914–1995), биоритмологическим особенностям (с ранней и поздней дневной активностью, соответственно, «жаворонки» и «совы», подробнее в лекции 9); скорости и выраженности адаптивных возможностей («спринтеры», способные к адаптивному ответу на значительные, но кратковременные нагрузки; «стайеры», выдерживающие продолжительные умеренные воздействия факторов внешней среды; «миксты», демонстрирующие промежуточный вариант первых двух типов; по классификации В. П. Казначеева, р. 1924). А. А. Богомолец (1881–1946) основное значение придавал особенностям строения соединительной ткани, определяющей, по его мнению, реактивность и резистентность организма (астенический тип с преобладанием тонкой, нежной соединительной ткани; нормостенический, или фиброзный с преобладанием плотной волокнистой соединительной ткани; гиперстенический, включающий пастозный и липоматозный типы, у которых преобладает, соответственно, рыхлая соединительная или жировая ткань).

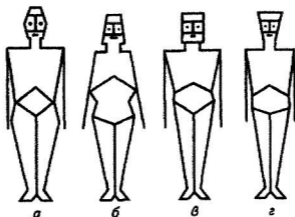


Рис. 16. Классификация конституциональных типов К. Сиго (а – респираторный, б – дигестивный, в – мускульный, г – церебральный)

Некоторые авторы пытались учитывать в своих классификациях многие параметры для получения интегральной характеристики организма. М. В. Черноуцкий (1884–1957) предложил номенклатуру, основанную на значении индекса физического развития (индекс Пинье), который определяется по формуле:  $ИП = L - (P+T)$ , где  $L$  – длина тела (см),  $P$  – масса тела (кг),  $T$  – окружность грудной клетки (см); он выделял следующие соматотипы: гипостеники (астенический тип), гиперстеники (пикнический тип) и нормостеники (атлетический тип) с индексами, соответственно, больше 30, меньше 10 и значениями от 10 до 30 (рис. 17). В. В. Бунак (1891–1979) использовал около 10 измерительных и описательных антропометрических показателей и, сопоставляя их комбинации, описал 4 конституциональных типа: долихопластический, мезопластический, брахиопластический, субпластический. Э. Кречмер (*E. Kretschmer*, 1888–1964) выделил по анатомическим особенностям телосложения основные конституциональные соматотипы: астенический (или лептосомный), атлетический и пикнический, – и установил присущие им психологические особенности, а также на основании статистического исследования выявил неравномерность распределения соматотипов по некоторым нозологическим формам психических заболеваний (шизофрении, эпилепсии, маниакально-депрессивному психозу). У. Г. Шелдон (*W. H. Sheldon*, 1898–1977) построил свою классификацию на выделении конституциональных эктоморфных, мезоморфных и эндоморфных соматотипов, отражающих преимущественное развитие производных одного из трех зародышевых листков – наружного (эктодермы), среднего (мезодермы) или внутреннего (эндодермы), используя полуколичественную балльную оценку габитуса индивида (нескольких сот студентов философского факультета, военной школы и колледжа искусств) по трем фотографиям в различных проекциях (рис. 18). У. Г. Шелдон также связывал разные соматотипы с психологическими особенностями личности.

Деление людей на конституциональные типы традиционно ориентировано на строение мужского организма, но существуют отдельные классификации, учитывающие особенности телосложения женщин, детей и подростков и описывающие их конституциональную разнородность.

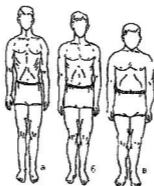
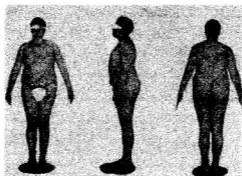
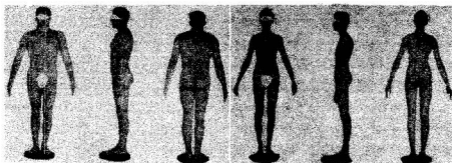


Рис. 17. Типы телосложения по М. В. Черноруцкому:  
а – астеник; б – нормостеник; в – гиперстеник



7-1-1



1-7-1

1-1-7

Рис. 18. Конституциональные типы по У. Г. Шелдону (7-1-1 – чистый  
эндоморф. 1-7-1 – чистый мезоморф. 1-1-7 – чистый эктоморф)



Частным случаем полиморфизма является половой диморфизм. Половой диморфизм (греч. вдвое, дважды и форма) – явление общебиологическое, широко распространенное среди раздельнополых форм животных и растений, означает наличие морфофизиологических различий между представителями разных полов одного и того же биологического вида, не считая половых органов (размер тела, волосяной покров, окраска, строение кожи, зубов). Считается, что половой диморфизм является показателем уровня полигамии вида и в некоторых случаях проявляется в наличии признаков, которые снижают жизнеспособность их обладателей (так, украшения и яркая окраска у многих самцов могут привлечь внимание хищников и ставят их в опасное положение). Полиандрия, при которой самка спаривается с несколькими самцами, встречается у беспозвоночных, рыб, птиц, млекопитающих. При этом часто наблюдается реверсия полового диморфизма (самки крупнее самцов, ярче окрашены, самцы строят гнездо, насиживают яйца и заботятся о выводке, отсутствует борьба за самку). Развитие таких признаков, трудно объяснимое с позиций естественного отбора, предположительно объясняется теорией полового отбора Ч. Дарвина и гипотезой гандикапа, разрабатываемой А. Захави, У.Д. Гамильтоном и М. Зуком (*A. Zahavi*, p.1928; *W. D. Hamilton*, 1936–2000; *M. Zuk*). Считается, что женский поллицетворяет устойчивость, а мужской пол создает поле для эволюционной изменчивости. Половой диморфизм гамет связан с разделением функций: крупные малоподвижные женские яйцеклетки снабжают развивающуюся зиготу питательными веществами; подвижные мелкие мужские сперматозоиды обеспечивают встречу гамет. Половой диморфизм полностью развивается к периоду половой зрелости.

У человека отмечаются различия по следующим параметрам: размеры тела и его пропорции, пигментация, количество мышечной ткани, распределение жировой ткани и волосяного покрова. Имеются выраженные половые различия по конституциональным координатам: у женщин выше тазо-плечевой индекс и содержание жира; у мужчин выше показатель андроморфии (утроенная ширина плеч минус ширина таза) и развитие мышечного компонента тела. Также имеются различия в пропорциях строения скелета. Кроме того, у женщин большей выраженности достигает поясничный лор-

доз и уже грудная клетка. Топография подкожного жиросотложения и метаболические свойства жировых клеток также имеют половую специфичность: при андроидном типе отложение жира происходит в области туловища и некрупные адипоциты легко набирают и теряют жир; при гиноидном типе жир откладывается в области живота, на бедрах, ягодицах и более крупные адипоциты метаболически более стабильны. Одной из характеристик телосложения является индекс талии и бедер (*waist-hip ratio*, WHR), представляющий собой отношение обхвата талии к обхвату бедер. Показатели WHR колеблются у женщин от 0,67 до 0,80; у мужчин – от 0,80 до 0,95. До начала пубертатного периода WHR у мальчиков и девочек имеет сходные значения, после наступления пубертата половые гормоны обуславливают различия в местах преимущественного отложения жира у мужчин и у женщин и, соответственно, отличия в значении индекса WHR.

Со времен древности и до наших дней было предложено много конституциональных классификаций, но единой достаточно разработанной и общепризнанной классификации конституциональных типов до сих пор не существует. Возможно, деление людей на конституциональные типы в их традиционном понимании вообще невозможно, т. к. практически по любой характеристике обнаруживается непрерывное распределение значений признаков, что предопределяет наличие многочисленных промежуточных вариантов и делает деление на конституциональные типы достаточно условным. Тем не менее предполагалось, что деление людей на разные типы может выявить взаимосвязь определенных конституциональных признаков с определенными болезнями. Действительно, для некоторых патологий имеются эмпирически накопленные сведения о их более частой встречаемости среди людей с определенными конституциональными особенностями, однако в большинстве случаев такие связи очень слабые. Так, у людей астенического типа отмечается повышенная склонность к неврозам, артериальной гипотензии, туберкулезу, язвенной болезни. Показано, что первичная инфицированность туберкулезом одинакова у разных конституциональных типов, но протекание болезни делает более тяжелым прогноз у людей астенического типа. Наличие инвертированного типа жиросотложения может свидетельствовать о гормональных и метаболических

нарушениях, т. е. являться фактором риска. У лиц нормостенического типа относительно чаще возникают заболевания дыхательных путей и суставов, невралгии, а также атеросклероз коронарных сосудов, инфаркт миокарда. У гиперстеников имеется предрасположенность к ожирению, гипертонической болезни, атеросклерозу, сахарному диабету, заболеваниям желчевыводящих путей. Наличие данных о предрасположенности определенных типов конституции к конкретным заболеваниям позволяет рекомендовать для некоторых групп людей, особенно для детей и подростков, оптимальные режимы жизни и индивидуальный подход при лечении с критическим учетом силы таких связей. Расчет роста-весовых индексов, числовые значения которых увязываются с состоянием здоровья и нормальные значения которых сведены в соответствующие таблицы в зависимости от пола, возраста и других характеристик, широко используется страховыми компаниями.

При анализе конституциональных признаков всегда встает вопрос о роли наследственно обусловленных и приобретенных характеристик. Ряд авторов считает, что конституция человека целиком определяется его генотипом и практически не подвержена внешним влияниям, называя конституцию «соматическим фатумом» организма (Ю. Тандлер), однако в настоящее время наряду с несомненной наследственной обусловленностью конституции признается значимость и внешних воздействий. Другими словами, не все наследственное конституционально и не все конституциональное наследственно (А. А. Богомолец).

На формирование организма в онтогенезе большое влияние оказывают воздействия окружающей среды, в том числе определенные закономерности, сформулированные, например, в правилах Бергмана (в пределах одного политипического теплокровного вида размер тела подвида уменьшается с уменьшением температуры среды, и наоборот) и Алена (существует тенденция к увеличению относительных размеров сильно выступающих частей тела у теплокровных организмов с повышением температуры среды), которые выполняются с достаточно большой долей условности. Это приводит к обусловленным климатическими и географическими особенностями различиям в строении тела человека. Связи между геофизическими

условиями, характером телосложения и обмена, способом питания, двигательной активностью разнообразны и сложны, тем не менее выделяют несколько так называемых адаптивных типов человека, которые отражают приспособление организма к определенным комплексам природных факторов.

Проживание человека на высоких широтах (к северу от  $66^{\circ}33'$  с. ш.) с суровым климатом, низкими температурами, сильными ветрами, повышенной радиацией и частыми геомагнитными возмущениями приводит к формированию арктического типа конституции. Диета людей в этих регионах отличается повышенным содержанием белков и жиров и пониженным содержанием витаминов. Для арктического типа характерно сочетание высокой плотности сложения (высокие индексы  $P/S$  и  $P/L$ , где  $P$  – масса,  $S$  – площадь поверхности и  $L$  – длина тела), крупной цилиндрической грудной клетки, выраженной мезоморфии, массивного скелета, т. е. наблюдается повышенная частота мускульного типа и крайняя редкость астенического.

Обитатели регионов с высокими температурами и влажностью (реже – засушливых районов) относятся к тропическому типу. В диете обитателей этих областей определяется дефицит животного белка и преобладание растительной пищи. У представителей тропического типа наблюдается тенденция к долихоморфности, пониженный индекс  $P/S$  и  $P/L$ , уплощение грудной клетки, понижение основного обмена, сниженное развитие мускульного компонента и большая вариабельность длины тела.

Жители пустынь с крайней сухостью, высокой (тропические районы) или низкой (внетропическая зона) температурой представляют аридный тип. В конституции этого типа преобладают астенические формы с уплощенной грудной клеткой, тенденцией к долихоморфности, пониженным развитием мускульного и жирового компонентов, сниженным основным обменом.

Условия высокогорья с пониженным атмосферным давлением, недостатком кислорода и чаще всего пониженной температурой формируют высокогорный тип. Адаптация к гипоксии способствует развитию крупных длинных костей скелета, объемной грудной клетки, увеличению числа эритроцитов и уровня гемоглобина в периферической крови.

Популяции из умеренного климатического пояса по ряду признаков занимают промежуточное положение и характеризуются большим разнообразием.

Предполагается, что адаптация к разным условиям проживания привела в филогенезе к формированию рас человека. Раса – большая популяция представителей одного вида, сложившаяся исторически в определенном ареале, объединенная общностью генетических и фенотипических наследственных признаков, обусловленных долговременными адаптационными процессами. Расы человека, как и географические расы животных выделяются на основе биологических признаков. Расообразование в случае вида *Homo sapiens* осуществляется не только под влиянием абиотических и биотических природных факторов, но и социальных воздействий. Так, языковая принадлежность, культурные традиции, государственные границы, этнические особенности, религиозные предрассудки, кастовость могут становиться социальными барьерами и причиной изоляции. В пределах вида *Homo sapiens* выделяют расы первого (большие), второго (малые) и третьего (антропологические типы) порядка на основании определенных признаков с учетом времени формирования расового ствола. Так, наиболее рано сформированные признаки используются для выделения больших рас (степень пигментации, особенности строения головы и лица). Малые расы и антропологические типы сформировались в более позднее время по мере расширения ареала обитания в пределах больших рас. Все человеческие расы связаны между собой рядом промежуточных типов, переходящих друг в друга.

Расы являются достаточно крупными совокупностями групп людей. В отличие от конституциональных характеристик, которые определяются у отдельного индивида, расовые признаки относятся к популяции в целом. Наличие у человека какого-либо признака, типичного для определенной расы, не предопределяет отнесения его к этой расе, также как отсутствие такого признака не является достаточным основанием для исключения из нее. Расовая принадлежность человека определяется его включением в конкретную популяцию, отнесение же этой популяции к определенной расе зависит от наличия в ней достаточного числа признаков этой расы с учетом

их частоты и выраженности. Различия между расами носят скорее количественный характер: существуют признаки, которые в определенной расе встречаются чаще и выражены сильнее; не существует отличительных расовых признаков, которые бы встречались у всех представителей одной расы.

Большие расы представлены экваториальной, евразийской и азиатско-американской. К экваториальной (австрало-негроидной) расе относится около 10% человечества, проживающего в основном в Африке (севернее Сахары), Австралии, на островах Тихого и Индийского океанов, в Индостане. Основными характеристиками этой расы являются темная окраска кожи, тугие курчавые волосы с поперечным сечением в форме вытянутого эллипса, слабое развитие третичного волосяного покрова на лице и на теле у африканцев и сильное – у австралийцев, широкий, слабо выступающий нос с поперечно расположенными ноздрями, челюстной прогнатизм, слабо выступающий подбородок, умеренно выступающие скулы, толстые губы, долихоцефалия.

К евразийской (европеоидной) расе относят около 40% человечества, проживающего в Европе, Северной Африке, Передней Азии, Северной Индии. Представители этой расы отличаются бледной (северо-восточные европейцы) или смуглой (уроженцы субконтинентальной Индии) окраской кожи, прямыми или волнистыми мягкими волосами с поперечным сечением в виде овала, толстыми и тонкими, разных цветов и оттенков – от черного до светло-светлорусого, выраженным третичным волосяным покровом, узким выступающим носом, высоким переносьем, саггитально расположенными ноздрями, тонкими или средними губами, выраженным подбородком, глубокой клыковой ямкой, ортогнатизмом, долихо-, мезо- или брахикефалией.

Азиатско-американская (монголоидная) раса включает около 50% человечества, проживающего в Восточной Азии, Индонезии, Центральной Азии, Сибири, Америке. Монголоиды характеризуются окраской кожи смуглых или светлых (желтоватых) оттенков, прямыми жесткими темными волосами с поперечным сечением в виде правильной окружности, слабым развитием третичного волосяного покрова, уплощенным лицом с выраженными скулами, узким разре-

зом глаз с расположением наружного угла глазной щели выше внутреннего, наличием эпикантуса, узким (у американской расы) или среднешироким носом с низким переносьем и расположением оси ноздрей под прямым углом, тонкими или умеренно утолщенными губами, неглубокой клыковой ямкой, мезокефалией.

Развитие человечества шло через продолжительное существование изолированных групп, хотя определенный уровень обмена генов между популяциями происходил постоянно на протяжении всей человеческой истории. В настоящее время смешение населения значительно возросло благодаря интенсивным миграционным процессам, ломке социальных и географических барьеров, что приводит к выраженной метисации и постепенному стиранию расовых различий. В наши дни существование групп, изолированных географическими условиями и культурой, встречается очень редко. Деление людей на расовые группы становится достаточно условным, и многие люди не могут быть отнесены к какому-либо определенному расовому типу.

Генетические различия индивидов представляют эволюционную ценность для человечества, обеспечивая его биологическое разнообразие и позволяя осваивать все климатические зоны Земли.

## Лекция 6. ОНТОГЕНЕЗ ЧЕЛОВЕКА

Онтогенез, или индивидуальное развитие организма (от греч. *ón*, род. падеж *óntos* – сущее и *genesis* – происхождение, возникновение), – совокупность преобразований, претерпеваемых организмом от зарождения до конца жизни. Термин введен немецким биологом Э. Г. Геккелем (*E. H. Haeckel*, 1834–1919).

Онтогенез разных организмов отличается по продолжительности, темпам и характеру дифференцировочных процессов. У вирусов, представляющих доклеточные формы жизни, самостоятельный онтогенез отсутствует. У бактерий и простейших онтогенез осуществляется в рамках одной клетки и продолжается от деления материнской клетки до профазы деления дочерней клетки. С переходом к многоклеточности онтогенез усложняется по форме, удлиняется по времени и, как правило, подразделяется на эмбриональный и постэмбриональный периоды. Последний складывается из периода роста, зрелости (размножения) и старости.

Онтогенез может представлять собой прямое развитие, когда новорожденное животное обладает всеми чертами организации взрослого существа, отличаясь от него только абсолютными и относительными размерами, или осуществляться с метаморфозом. Метаморфоз (от греч. *metamórfhosis* – превращение) – это глубокое преобразование строения организма в период постэмбрионального развития. В царстве животных метаморфоз встречается у многих беспозвоночных и некоторых групп позвоночных: у круглоротых, некоторых рыб (камбала, речной угорь, луна-рыба и др.) и амфибий. В жизненном цикле животных, развивающихся с метаморфозом, выделяется личиночная стадия, существенно отличающаяся условиями существования, образом жизни, выполняемыми функциями, что часто способствует сохранению и процветанию вида; таким образом, наличие личиночных стадий является адаптивным приспособлением. Так, у организмов, ведущих сидячий образ жизни, личиночная стадия служит для расселения вида. Личинки обычно отличаются от взрослых особей по своему местообитанию и по биологии питания, так что данный вид может использовать на протяжении своего



жизненного цикла возможности разных экологических ниш. Многие виды питаются и растут только на личиночных стадиях, составляющих самый длительный период их жизни. Личинки некоторых видов обладают большей физиологической выносливостью, чем взрослые организмы, и при неблагоприятных условиях могут переходить в покоящуюся стадию. Личинки не являются недоразвитыми формами и во многих случаях достигают весьма высокой организации. Метаморфоз контролируется и регулируется эндокринными факторами.

Любая особь никогда не представляет собой мозаику частей и органов, а является специфически реагирующим целым. В процессе онтогенетической дифференциации частей между ними устанавливаются множество связей. Усиление функциональной и структурной взаимозависимости между органами развивающегося организма, при котором изменения в одних органах приводят к изменениям в других, называется корреляцией, а связи между такими органами – коррелятивными.

Эволюция онтогенеза приводит к прогрессивному нарастанию сложности и появлению ряда новых свойств, увеличивающих целостность индивида и его независимость от влияний внешней среды. Эволюционное становление вида *Homo sapiens* сопровождалось следующими процессами, меняющими характер онтогенеза.

Эмбрионизация онтогенеза – это возникновение в процессе эволюции способности к прохождению значительной части стадий зародышевого развития под защитой материнского тела или специальных оболочек. Эмбрионизация онтогенеза приводит к освобождению зародыша от влияний внешней среды. Одним из важных результатов эмбрионизации является быстрое и энергетически выгодное развитие сложного зародыша. Развитие у млекопитающих плаценты и зародышевых оболочек, представленных у человека хорионом, амнионом и аллантоисом, обеспечивает жизнедеятельность зародыша и его защиту от повреждений (рис. 19).

Автономизация онтогенеза – процесс возникновения относительной устойчивости развития в ходе эволюции. Организм постепенно «освобождается» от влияния случайных и кратковременных изменений среды и становится все более автономным. Так, у птиц и

млекопитающих возникла способность поддерживать температуру тела на постоянном уровне, что сделало их существование относительно независимым от колебаний внешней температуры.

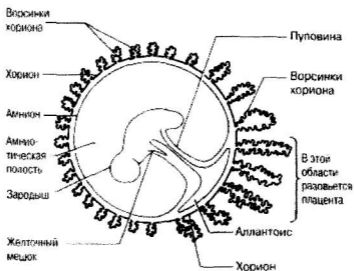


Рис. 19. Зародышевые оболочки эмбриона человека<sup>19</sup>

Неотения и пedomорфоз («уподобление детенышу») – процессы, ведущие к своеобразному недоразвитию особи в эволюции и раннему наступлению половой зрелости. Неотения (греч. *néos* – незрелый, юный и *téino* – растягиваю, удлиняю) означает задержку онтогенеза с приобретением способности к половому размножению на стадии личинки, что может компенсировать недостаточно высокую плодовитость взрослых форм. Неотения является приобретенным, а не наследственно обусловленным состоянием. Пedomорфоз представляет собой наследственное сохранение во взрослом состоянии признаков любых более ранних стадий онтогенеза, в том числе и неличиночных. Эволюционными последствиями неотении и пedomорфоза является повышение пластичности группы вследствие отмены или, точнее, «неприобретения» узкой специализации, которая обычно формируется на более поздних, взрослых стадиях онтогенеза. Неотения известна у некоторых червей, ракообразных, паукообраз-

<sup>19</sup> Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. Биология: в 3 т.: пер. с англ. / под ред. Р. Сопера. – 3-е изд. – М.: Мир, 2004. – Т. 3. – С. 89.

ных, насекомых, широко распространена у земноводных. Взрослый человек сохраняет некоторые «эмбриональные» признаки строения, общие у плодов человека и человекообразных обезьян. К таким признакам относятся пропорции черепа с характерным куполообразным сводом и преобладанием мозговой коробки над челюстным аппаратом, прямым выпуклым лбом, сдвинутым вперед большим затылочным отверстием, отсутствием сплошного костного валика над орбитами и некоторые другие особенности (относительная толщина 1-й плюсневой кости, большая ширина и изогнутость тазовых костей, слабая пигментации кожи, волос и глаз, отсутствие сплошного волосяного покрова, большая толщина губ, форма ушной раковины и другие). На основании замедленного развития (ретардации) человека и сохранения у него во взрослом состоянии эмбриональных черт приматов Л. Больк (*L. Bolk*, 1866–1930) выдвинул гипотезу, что в результате изменения деятельности эндокринной системы взрослый человек в анатомическом и физиологическом отношении сходен с плодом антропоморфной обезьяны, т. е. представляет собой «неповзрослевшую» обезьяну (рис. 20). Однако эта гипотеза не объясняет появления других эволюционных приобретений человека, например резкого увеличения абсолютных размеров головного мозга и усложнения его строения.



Рис. 20. Внешний вид шимпанзе – детеныша и взрослой особи<sup>20</sup>

<sup>20</sup> Палмер Д., Палмер Л. Эволюционная психология. Секреты поведения *Homo sapiens*: пер. с англ. – СПб.: Прайм-Еврознак, 2003. – С. 45.

В процессе онтогенеза происходит увеличение размеров организма. У млекопитающих кривая абсолютного роста имеет сигмоидную, или S-образную форму (рис. 21).

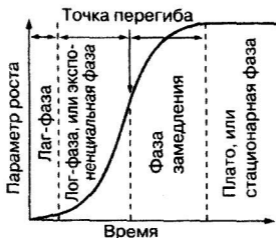


Рис. 21. Типичная S-образная кривая роста<sup>21</sup>

Выделяют изометрический и аллометрический рост. Изометрическим (греч. *isos* – одинаковый, *metron* – мера) называют рост, при котором данный орган растет с такой же средней скоростью, как и остальное тело. В этом случае изменение размеров организма не сопровождается изменением его пропорций, так как относительные размеры органа и организма в целом остаются прежними. Аллометрическим (греч. *allos* – иной, *metron* – мера) называют рост, при котором отдельные органы растут с иной скоростью, чем остальное тело. В этом случае рост организма приводит к изменению его пропорций. Такой тип роста характерен для млекопитающих и, в частности, для человека (рис. 22). Развитие разных тканей, органов и систем организма человека отличается гетерохронностью и может быть описано различными типами кривых роста (рис. 23). Мозг, а вместе с ним череп, глаз и ухо, развивается раньше любой другой части тела. У новорожденного мозг уже достигает 25% своей дефинитивной массы, у 5-летнего ребенка – 90%, у 10-летнего – 95%.

<sup>21</sup> Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. Биология: в 3 т.: пер. с англ. / под ред. Р. Сопера. – 3-е изд. – М.: Мир, 2004. – Т. 3. – С. 89.

Лимфатическая ткань достигает максимального развития еще до наступления периода полового созревания, после которого подвергается некоторому обратному развитию до уровня взрослого; особенно это характерно для тимуса.

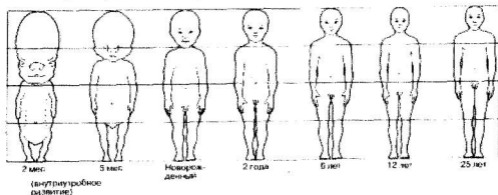


Рис. 22. Рост человека в разные периоды онтогенеза



Рис. 23. Типы кривых роста отдельных органов и систем человека<sup>22</sup>

Кривые абсолютного роста человека, а также абсолютной и относительной скорости роста приведены на рис. 24. Максимальная скорость роста плода достигается к 4-му месяцу внутриутробного

<sup>22</sup> Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. Биология: в 3-х т.: пер. с англ. / под ред. Р. Сопера. – 3-е изд. – М.: Мир, 2004. – Т. 3. – С. 124.

развития, затем к моменту рождения этот процесс замедляется, т. к. в это время полость матки оказывается целиком заполненной. Скорость роста близнецов замедляется раньше, в тот период, когда их общий вес становится равным весу одиночного 36-недельного плода. Таким образом, вес и размеры тела новорожденного зависят не столько от его генотипа, сколько от внешней среды, каковой в данном случае является организм матери. Сразу после рождения скорость роста увеличивается, но вскоре начинает замедляться и вновь возрастает в период полового созревания. Для приматов, включая человекообразных и низших обезьян, характерна такая же форма кривой роста, что и для человека; у других млекопитающих она отличается меньшим промежутком между окончанием вскармливания и половым созреванием и отсутствием пубертатного скачка. Эти особенности роста приматов рассматриваются как эволюционное приобретение, т. к. продлевают период развития и тем самым дают дополнительное время для обучения подрастающих особей.

По продолжительности роста выделяют ограниченный и неограниченный рост. К животным с ограниченным ростом относятся, в частности, насекомые, птицы и млекопитающие, у которых интенсивные процессы роста после достижения зрелости сменяются остановкой или даже отрицательным ростом (уменьшением массы). При неограниченном росте положительный прирост наблюдается до конца жизни организма; такой тип роста свойственен многолетним древесным растениям, грибам, низшим растениям, многим беспозвоночным, рыбам, рептилиям.

У многоклеточных животных онтогенез принято разделять на эмбриональный (под покровом яйцевых оболочек) и постэмбриональный (за пределами яйца) периоды (у живородящих – на пренатальный, до рождения и постнатальный, после рождения).

Эмбриональное (пренатальное) развитие можно разделить на три основные стадии: дробление, гастрюляцию и органогенез.

Дроблением называют ряд митотических делений зиготы, которые происходят после оплодотворения. Оплодотворение служит стимулом для дробления, в результате которого получают дочерние клетки, или бластомеры, образующие полый шар – бластулу, внутреннюю полость которой называют бластоцелем. Увеличение

количества blastomeres сопровождается потерей их плюрипотентности (лат. *pluralis* – множественный, *potentia* – сила, возможность; возможность развития по разным направлениям).

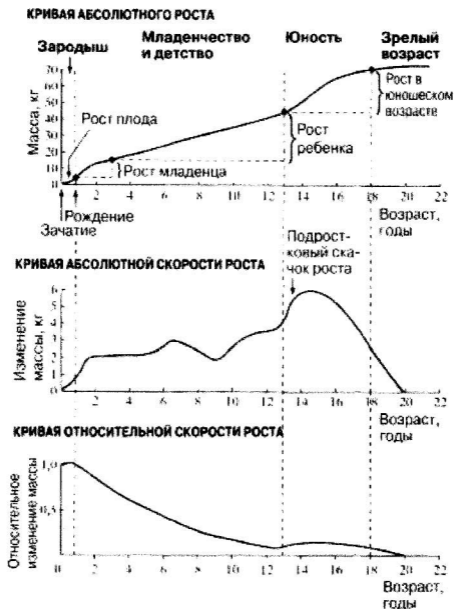


Рис. 24. Кривые роста человека<sup>23</sup>

<sup>23</sup> Тейлор Д., Грин Н., Стаут У. Биология: в 3-х т.: пер. с англ. / под ред. Р. Сопера. – 3-е изд. – М.: Мир, 2004. – Т. 3. – С.123.

Процесс гаструляции начинается с образования в бластуле круглого отверстия – бластопора. Затем интенсивно делящиеся клетки бластулы впячиваются внутрь (инвагинируют), при этом бластоцель исчезает и образуется новая полость – полость первичной кишки; клетки перераспределяются, располагаясь в виде трех отдельных зародышевых листков (эктодерма, мезодерма и энтодерма) в трехслойной структуре, называемой гаструлой.

Дальнейшие клеточные деления приводят к сложным морфогенетическим процессам – гисто- и органогенезу. Эктодерма дает начало эпидермису, эпидермальным железам, волосам, перьям, чешуе, зубной эмали, сенсорному эпителию полости носа и внутреннего уха, хрусталику глаза, эпителиальной выстилке ротовой полости, анального отверстия и влагалища; нервной системе, симпатическим и парасимпатическим ганглиям, сетчатке глаза. Мезодерма образует соединительную ткань, большую часть скелета и мочеполовой системы, мышцы, сосудистую систему, выстилку целомиических полостей, хорду. Из энтодермы развиваются выстилка дыхательной системы и большей части пищеварительного тракта, печень, поджелудочная железа, щитовидная железа, паращитовидные железы, тимус, концевые участки мочевых и половых путей. Дифференцирующиеся клетки занимают предназначенные им участки, где происходит их дальнейший рост и формирование тканей, органов и, в конечном итоге, свойственных организму формы и структуры. Пренатальный период завершается вылуплением из яйца или рождением детеныша.

Самые ранние стадии развития организма сохраняют некоторые черты, свойственные предковым формам. Эта закономерность явилась основой для представлений о повторении, или рекапитуляции (новолат.: повторение в коротких словах самой сути), в процессе онтогенеза основных стадий филогенеза (закон зародышевого сходства К. М. Бэра (1792–1876), биогенетический закон Э. Г. Геккеля), в современной трактовке ограниченных сходством только зародышевых стадий. Зародыш человека на ранних стадиях развития обладает некоторыми признаками зародышей рыб и амфибий, позднее – зародышей других млекопитающих и человекообразных обезьян.



В течении онтогенеза выделяют чувствительные периоды – стадии ограниченной продолжительности, во время которых в ткани под влиянием специфического воздействия другой области развивающегося организма или окружающей среды возникает специфическая ответная реакция. Животные рождаются подготовленными к «ожидаемой» среде, в которой все события, запрограммированные для каждого чувствительного периода, должны реализоваться в процессе нормального развития организма. Так, для дифференцировки гипоталамуса крысы по мужскому типу необходимо стимулирующее действие тестостерона в первые 5 дней жизни. До этого периода, а также спустя 5 дней после него тестостерон не оказывает такого действия на гипоталамус. Другим примером может служить созревание нервных структур, обеспечивающих восприятие света у кошки под влиянием светового сигнала в первые недели после того, как у котенка откроются глаза. Если в течение первых 3-х недель держать новорожденного котенка в темноте, зрение у него уже не разовьется.

Рост клеток не прекращается после достижения организмом своих окончательных размеров. Повреждение или гибель каких-либо структур организма в результате заболеваний, несчастных случаев или физиологически протекающих процессов жизнедеятельности запускает процесс их восстановления – регенерацию (от лат. *regeneratio* – возрождение). Способность к регенерации очень велика у растений и зависит от сложности организации у животных: очень высока у губок, кишечнополостных и плоских червей, части которых могут восстанавливаться до целого организма; менее выражена у кольчатых червей, ракообразных, насекомых, иглокожих. У млекопитающих многие ткани (эпидермис кожи, кишечный эпителий, клетки крови) непрерывно образуются на протяжении всей жизни организма примерно с той же скоростью, с какой они отмирают. В других органах (печень, щитовидная железа, поджелудочная железа, мышцы) клетки у взрослой особи при нормальных обстоятельствах почти не делятся, но в случае утраты части органа по какой-либо причине клетки остальной части также будут делиться и дифференцироваться или увеличиваться в размерах, чтобы восстановить функцию органа.

В жизненном цикле многих организмов наблюдаются периоды резкого снижения метаболической активности – периоды покоя. Периоды покоя наступают под влиянием изменений внешней среды; их биологическая роль состоит в предоставлении организму возможности пережить неблагоприятное время. У животных известны три формы покоя:

- диапауза – остановка в развитии, возможная на любой стадии жизненного цикла; наблюдается у насекомых;
- летняя спячка (эстивация) – состояние покоя, наблюдаемое у некоторых рыб и амфибий в периоды жаркой сухой погоды;
- зимняя спячка (гибернация) – состояние низкой метаболической активности при низких температурах, которое встречается у многих видов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.

Как и у всех живородящих видов, в онтогенезе человека выделяют два основных периода – пренатальный, до рождения и постнатальный, после рождения. Пренатальный, или период внутриутробного развития, подразделяют на два: собственно эмбриональный (от момента зачатия до 8 недель) и плодовый, или фетальный (лат. *fetus* – плод) (от 9 недели до рождения). В эмбриональном периоде происходит закладка основных тканей и органов и формирование всей анатомической структуры организма. В плодный период происходит рост и становление органов и их функций.

Продолжительность беременности у человека в среднем  $266 \pm 7$  дней. Масса доношенного плода составляет в среднем от 2500 г до 4500 г, рост – от 47 см до 54 см, окружность головы – от 32 см до 34 см. При рождении до срока плод имеет меньшую массу и рост. В настоящее время принято считать, что плод является жизнеспособным, начиная с массы в 1000 г, т. е. с 28 недели развития. У такого ребенка дыхательные рефлексы и терморегуляция еще не сформированы, и эти функции необходимо поддерживать искусственно с помощью соответствующей аппаратуры.

Окончательное формирование многих систем органов продолжается после рождения и заканчивается в разные сроки.

В отечественной медико-биологической литературе принята следующая схема возрастной периодизации постнатального развития человека (табл.7).

Периодизация онтогенеза человека

Период	Возрастные границы	
	мужчины	женщины
Новорожденность	0–1 месяц	
Грудной возраст	1 месяц – 1 год	
Раннее детство	1–3 года	
Первое детство	4–7 лет	
Второе детство	8–12 лет	8–11 лет
Подростковый возраст	13–16 лет	12–15 лет
Юношеский возраст	17–21 год	16–20 лет
Зрелый возраст I	22–35 лет	21–35 лет
Зрелый возраст II	36–60 лет	36–55 лет
Пожилой возраст	61–74 года	56–74 года
Старческий возраст	75–90 лет	
Долгожители	90 лет и старше	

В период новорожденности идет интенсивная перестройка всех жизнеобеспечивающих систем для их деятельности в условиях вне организма матери. Грудной возраст – это время питания грудным молоком, интенсивного роста, начала выпрямления тела, а также познавательного развития и еще «детской» речи. Во время раннего детства заканчивается прорезывание молочных зубов, падает скорость роста, происходит замена «детской» речи «взрослой» и зарождение самосознания. Первое детство – время появления первых постоянных зубов, начала формирования самосознания, половой идентификации, завершение освоения речи. Второе детство – завершение прорезывания постоянных зубов (кроме «зубов мудрости»), начало полового созревания и усиленного роста в длину. Подростковый (пубертатный) период характеризуется половым созреванием, сопровождающимся пубертатным скачком роста, или спуртом, и интенсивными морфофункциональными сдвигами всех основных систем организма. Юношеский, или ювенильный, возраст – это окончание роста и формирования организма.

С биологической точки зрения наиболее уязвимыми, критическими моментами развития являются эмбриональный период, когда происходит закладка всех основных систем органов; период ново-

рожденности, когда ребенок с еще несовершенными процессами регуляции попадает в новую для него среду; и пубертатный период, в течение которого в связи с половым созреванием меняется гормональный фон, что создает нестабильность и неустойчивость организма.

Темпы развития индивидов варьируют в достаточно широких пределах, и часто физиологическое развитие ребенка и подростка (биологический возраст) не совпадает с его хронологическим, или календарным, возрастом. Существует несколько способов определения биологического возраста человека (костный возраст, зубная зрелость, развитие репродуктивной системы и другие).

Костный возраст, или скелетная зрелость, определяется рентгенологически по степени оссификации (окаменения) скелета. Оссификация каждой кости начинается с первичного центра, постепенно увеличивается, к этому добавляются центры окаменения в эпифизах, далее эпифизы срастаются с телом кости и ее созревание завершается. Эти изменения можно идентифицировать на рентгенограмме, т. к. содержащие кальций зоны окаменения непроницаемы для рентгеновских лучей в отличие от участков хряща. Последовательность стадий формирования центров окаменения постоянна. Скелетную зрелость оценивают по числу имеющихся центров окаменения и по стадии развития каждого из них, используя для этого кисть и запястье левой руки и сравнивая результаты со стандартными рентгенограммами.

Зубная зрелость определяется по числу прорезавшихся зубов. Молочные зубы прорезываются с 6 месяцев до 2 лет, постоянные – с 5–6 до 13–14 лет. Существует определенная последовательность прорезывания зубов. Зубы мудрости прорезываются с 7,5 до 20 лет, но у многих людей они полностью отсутствуют и поэтому обычно не используются при оценке зубного возраста.

В период от 7 до 18 лет в качестве оценки биологического возраста используют выраженность полового развития. У женщин учитывают развитие грудных желез, степень обволошения лобка и подмышечной области, возраст первой менструации; у мужчин – степень обволошения лобка, подмышечной области, лица и остальных частей тела, пубертатное набухание сосков, развитие гениталий, изменение конфигурации гортани, мутацию голоса.

За последнее столетие в онтогенезе человека произошло ускорение соматического, полового и психического развития, обозначаемое термином «акселерация» (от лат. *acceleratio* – ускорение). По основным критериям биологической зрелости – скелетному и зубному возрасту, соматическому и половому развитию – определяется опережение развития. Смена зубов завершается на 1–2 года раньше, половое развитие – на 2 года быстрее, следовательно, раньше происходит пубертатный скачок роста. Длина тела в среднем увеличилась у новорожденных на 0,5–1 см, у дошкольников – на 10–12 см, у школьников – на 10–15 см, при этом раньше наблюдается стабилизация роста и пропорций тела. Эпохальные сдвиги в строении зубной системы проявляются в сокращении размеров коронок зубов и уменьшении их количества: зубы мудрости у современного человека прорезываются с задержкой на 7–10 лет или вообще не появляются. Кроме ускорения биологического созревания акселерация характеризуется укрупнением размеров тела на всех этапах онтогенеза, удлинением репродуктивного периода, увеличением продолжительности жизни, изменением структуры заболеваемости.

Существуют этнические и территориальные различия в выраженности акселерации. Отмечают более высокие темпы акселерации у городского населения по сравнению с сельским.

В качестве причины акселерации рассматривают разные факторы: комплекс изменившихся условий среды, включая питание и урбанизацию; прогресс медицины, способствующий выживанию крайних вариантов; систематическую иммунизацию, резко снизившую смертность от инфекционных болезней; ослабление физической нагрузки; изменения Солнечной радиации и геомагнитного поля Земли. Существует предположение, что активные миграционные процессы, приводя к смешению разных групп населения планеты, вызывают явления, аналогичные гетерозису. Вероятно, акселерация представляет собой гетерогенный по этиологии и проявлениям процесс.

Новым отличительным свойством онтогенеза человека является его «социализированность»: многие присущие человеку как биологическому виду особенности (прямохождение, речь и другие) реализуются только в социальной среде, что подтверждается случаями развития детей в обедненной общением среде (феномен Маугли).

## Лекция 7.

# СТАРЕНИЕ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ

С течением времени в организме начинают происходить процессы, которые можно охарактеризовать как обратное развитие – инволюцию (лат. *involutio* – свертывание). Некоторые из них наступают очень рано, еще до завершения развития организма, например замедление процессов регенерации и репарации наблюдается уже у подростков. Старение – это физиологический процесс, сопровождающийся генетически запрограммированными возрастными изменениями, снижающими способность поддерживать гомеостаз, уменьшающими устойчивость к стрессу, усиливающими дестабилизацию жизненных функций. Можно определить старение как эндогенный процесс, увеличивающий вероятность смерти организма.

Выделяют биологические, клинические, психологические и социальные аспекты старения. Биологию старения изучает геронтология (греч. *gerō* – старик и *logos* – учение) – наука о закономерностях старения живых существ, включая человека, биологических особенностях старческого возраста, первичных механизмах старения и их причинах. Термин был предложен И. И. Мечниковым (1845–1916), который считал, что изучение старости кроме теоретического интереса имеет и большое практическое значение для человека. Клиническая геронтология (гериатрия) является разделом медицинской науки и занимается изучением физиологических и патофизиологических особенностей старого человека с акцентом на течении заболеваний и их лечении в старческом возрасте. Геронтопсихология занимается изучением психики и поведения людей пожилого и преклонного возраста, а также возрастными закономерностями поведения животных разных видов. Социальная геронтология, или герогигиена (греч. *gerō* – старик и *hygieios* – целебный, приносящий здоровье), выясняет влияние социальных, бытовых и природных факторов среды обитания и образа жизни на процесс старения человека и возможность создания условий для максимального продления активной и полноценной жизни человека.

В процессы старения вовлекаются все уровни организации от молекулярного и клеточного до регуляторных систем целостного

организма. Выделяют следующие характерные признаки старения человека.

1. Возрастание вероятности смерти, которое наблюдается после достижения организмом возраста окончательного созревания. Так, смертность среди людей старше 65 лет более, чем в 25 раз превышает этот показатель в возрастной группе 25–44 лет. Эта закономерность справедлива практически для всех видов, включая беспозвоночных и простейших (рис. 25).

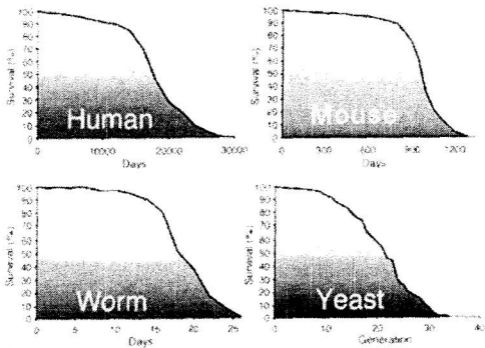


Рис. 25. Кривые выживаемости для различных видов<sup>24</sup>

2. Изменения биохимического состава тканей организма. У людей старшего возраста наблюдается снижение тощей массы тела. Количество общего жира остается на прежнем уровне, так что относительная доля адипозной ткани возрастает. Усиливается образование возрастного пигмента липофусцина и количество поперечных

<sup>24</sup> Troen B. R. The biology of aging // The Mount Sinai Journal of Medicine. – 2003. – V. 70. – №. 1. – P. 5.

сшивок в молекулах внеклеточного матрикса, таких, как коллаген. Падает скорость всех этапов биосинтеза белков.

3. Снижение физиологических возможностей организма. После 30 лет происходит нарастающее падение скорости фильтрации в клубочках, уменьшается упругость артерий и жизненная емкость легких, блокируется передача возбуждения в проводящей системе сердца, развивается атрофия слизистой желудка, ухудшается детоксикационная функция печени, снижаются интеллектуальные способности и память. В более позднем возрасте может развиваться сенильная деменция (лат. *senilis* – старческий и *dementia* – приобретенное слабоумие). Наблюдаются нарушения сенсорных систем: снижается аккомодация хрусталика, уменьшается способность воспринимать звуки высокой частоты. К наиболее очевидным признакам старения относятся возрастные изменения кожи: она становится морщинистой, дряблой, сухой, появляются пигментные пятна. Волосы редеют и утрачивают пигмент – седеют. Динамика изменения функциональных возможностей разных органов характеризуется значительной вариабельностью, как и темпы снижения у разных индивидов.

4. Снижение способности к адаптивному ответу на сигналы окружающей среды. Основным признаком старения является ослабление способности поддерживать гомеостатические параметры организма на физиологическом уровне, особенно проявляющееся при внешних воздействиях, таких, как различные нагрузки, изменение температурного режима или голодание. Старение может сопровождаться снижением уровня ответа, задержкой реакции и замедленным возвращением к базальному уровню.

5. Возрастание чувствительности к болезнетворным агентам и повышенной уязвимости. Частота заболеваний и смертность от многих болезней нарастает с возрастом. Смертность в результате заболеваний, являющихся основными причинами смерти в старости (сердечных заболеваний, инсульта и инфаркта, рака, хронических заболеваний легких, пневмонии и гриппа) у людей старше 65 лет многократно превышает соответствующие показатели в возрастной группе 25–44 лет.

Для характеристики продолжительности жизни используют разные показатели – среднее арифметическое продолжительности



жизни, мода или медиана продолжительности жизни, ожидаемая продолжительность жизни, максимальная продолжительность жизни и другие. Последний параметр отражает продолжительность жизни отдельных представителей определенного вида, проживших самую длинную жизнь, и является видовой характеристикой. Средняя продолжительность жизни человека в мире составляет 66,3 года (64,3 для мужчин и 68,4 для женщин, данные 2008 года). Показатели очень различаются в разных странах: от 75–80 лет в Европе до 35–40 во многих странах Африки. Средняя продолжительность жизни человека резко возросла с древних времен до наших дней, тогда как максимальная продолжительность жизни остается стабильной на протяжении практически всего исторического периода и составляет 90–100 лет (рис. 26). Самую долгую жизнь прожила Жанна Кальман (*Jeanne Calment*), которая умерла во Франции в возрасте 122 года в 1997 г. Самым старым мужчиной считается Кристиан Мортенсен (*Christian Mortensen*), умерший в возрасте 115 лет в Сан-Франциско в 1998 г.

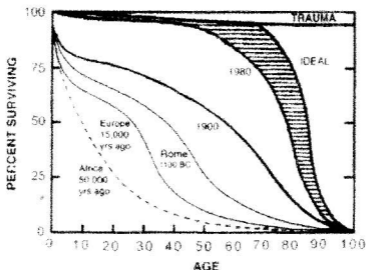


Рис. 26. Изменения продолжительности жизни людей в различные исторические периоды<sup>25</sup>

<sup>25</sup> Troen B. R. The biology of aging // The Mount Sinai Journal of Medicine. — 2003. — V. 70. — №1. — P. 4.

Интенсивность процессов старения и продолжительность жизни определяются многочисленными факторами. К одной группе относятся факторы, которые определяют среднюю видовую продолжительность жизни. Продолжительность жизни особей разных видов даже в пределах одного класса значительно варьирует. Существуют определенные связи между продолжительностью жизни и некоторыми параметрами, характерными для вида в целом. Первые попытки связать продолжительность жизни с определенными признаками организма были сделаны в отношении массы тела: была показана высокая корреляция между массой тела и продолжительностью жизни организмов (рис. 27). Связь между этими характеристиками организма была описана М. Рубнером (*M. Rubner*, 1854–1932) и объясняется следующим образом: при увеличении массы тела объем возрастает в кубической, а площадь поверхности в квадратичной зависимости, что делает более экономичным поддержание постоянной температуры тела у крупных организмов в связи с уменьшением потери тепла; как следствие, процессы метаболизма у крупных животных протекают значительно медленнее по сравнению с представителями мелких видов, а продолжительность жизни увеличивается (табл. 8).

Таблица 8

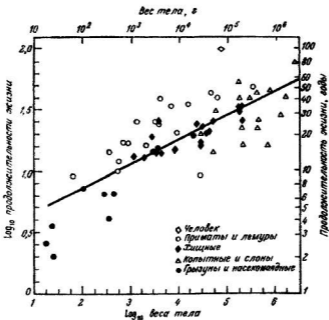
**Сравнительные показатели  
некоторых биологических характеристик животных и человека**

Параметр	Слон	Человек	Мышь
Масса тела, кг	5 000	75	0,03
Пульс	30	72	600
Частота дыхательных движений, мин.	6	16	150
Продолжительность беременности	21 мес.	9 мес.	21 день
Возраст наступления половой зрелости, мес.	156	144	1,5
Средняя продолжительность жизни, лет	40	70	3

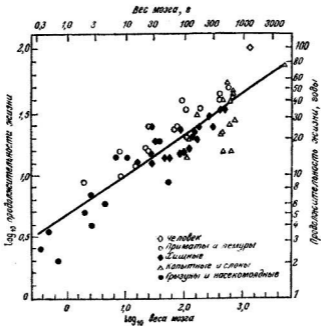
Эта закономерность носит название правила Рубнера и применима с определенными поправками только к гомойотермным животным. Прямые корреляции со средней продолжительностью жизни у представителей разных видов установлены также для абсолютного

значения массы головного мозга и – более тесные – для относительного значения массы головного мозга (рис. 27). Продолжительность жизни у разных видов связана также со скоростью онтогенетического развития, продолжительностью беременности, способностью к неограниченному росту.

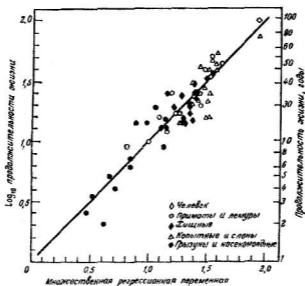
Другая группа включает факторы, относящиеся к конкретной особи и меняющие продолжительность ее жизни в пределах, ограниченных видовой принадлежностью. В свою очередь их можно разделить на жестко детерминированные факторы и внешние воздействия, которым индивид подвергается в течение жизни. На генетическую детерминированность продолжительности жизни и скорости старения указывают многочисленные корреляции с принадлежностью индивида к роду долгожителей. Хотя существуют гены-кандидаты на роль генов долгожительства (как, например ген, названный Мафусаилом по имени старейшего человека, указанного в Библии), в настоящее время считают, что процессы старения находятся под интегральным влиянием очень многих генов, отвечающих за разные признаки организма – гены, отвечающие за репарацию ДНК; защиту от свободных радикалов; регулирующие углеводно-жировой метаболизм, особенно высокую толерантность к углеводам и чувствительность тканей к инсулину; устойчивость к различным заболеваниям. Гены, контролирующие процессы старения, локализованы во всех 23 парах хромосом человека. Предполагают, что генетическая предрасположенность определяет продолжительность жизни индивида примерно на 30%, но ее роль значительно возрастает для индивидов старше 85 лет. Существует выраженный половой диморфизм в отношении продолжительности жизни у различных животных (насекомые, рыбы, птицы, млекопитающие). У многих видов, включая человека, женские особи живут дольше мужских (рис. 28 и 29). Средняя разница в длительности жизни мужчин и женщин составляет от 2 до 9 лет, причем смертность мужчин превышает женскую смертность примерно в 3 раза в возрастных группах от 20 до 54 лет. У женщин оказалась больше как средняя, так и максимальная продолжительность жизни, практически не зависимо от уровня развития страны проживания: женщины живут в среднем дольше мужчин в 152 из 163 стран мира, по которым есть данные.



а



б



6

Рис. 27. Связь продолжительности жизни и массы тела, абсолютной массы головного мозга и относительной массы головного мозга<sup>26</sup> (окончание рис.)

Объяснения этому факту носят гипотетический характер; учитывают роль и значение преимущественной гомозиготности женских особей по половым хромосомам, особенности гормонального статуса. У человека на биологические причины этого отличия накладываются и социально-экономические (стиль жизни, особенности поведения, социальные требования, больший травматизм, вредные привычки).

Хотя время наступления и скорость старения в определенной степени детерминированы генетически, факторы окружающей среды, образ жизни, качество жизни также оказывают значительное влияние. Ускоряют и интенсифицируют процессы старения и сокращают продолжительность жизни профессиональные вредности, тяжелый физический труд, вредные привычки, частые болезни, а также все, что увеличивает уровень катехоламинов в крови (стрессы, значительное употребление кофе, крепкого чая). Достоверно показано, что курение ускоряет наступление менопаузы у женщин.

<sup>26</sup> Лэмб М. Биология старения: пер. с англ. — М.: Мир, 1980. — С. 62–64.

Значимое влияние на процессы старения оказывают особенности диеты. Достаточное потребление белковой пищи, разнообразие и обилие овощей и фруктов при отсутствии избыточной калорийности пищи – оптимальная диета для человека. Недостаточность питания в молодом возрасте (до 40% снижения средней калорийности, но с присутствием витаминов и необходимого содержания белков) является, по-видимому, оптимальным для реализации максимально возможной продолжительности жизни, что было продемонстрировано в экспериментах на животных.

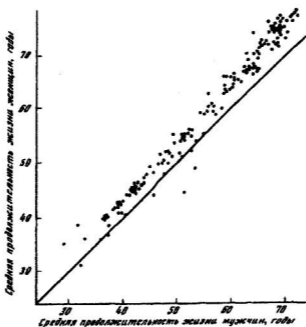


Рис. 28. Соотношение между средней продолжительностью жизни женщин и мужчин (каждая точка соответствует данным по той или иной стране; точки, лежащие выше биссектрисы прямого угла, соответствуют случаям более высоких значений для женщин, соответственно, точки, лежащие ниже биссектрисы – для мужчин)<sup>27</sup>

<sup>27</sup> Гаврилов Л. А., Гаврилова Н. С. Биология продолжительности жизни. – М.: Наука, 1991. – С. 160.

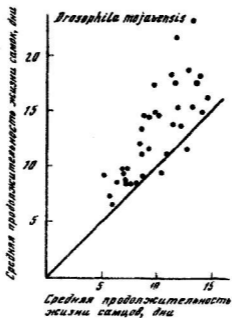


Рис. 29. Соотношение между средней продолжительностью жизни самок и самцов *Drosophila mojavensis* (точки, лежащие выше биссектрисы прямого угла, соответствуют случаям более высоких значений для самок, соответственно, точки, лежащие ниже биссектрисы – для самцов)<sup>28</sup>

О следующей группе – социальных факторах – можно говорить только применительно к человеку. Снижение смертности и, следовательно, увеличение средней продолжительности жизни в популяциях человека, наступившие в XX в., в основном обусловлены тремя событиями.

1. Введение в широкую практику вакцинации. Несмотря на то что первые факты использования феномена иммунной памяти для предотвращения оспы использовались с давних времен, открытие механизма этого явления Луи Пастером (фр. *L. Pasteur*, 1822–1895) привело к систематической и осознанной профилактике многих инфекционных болезней, приводящих ранее к эпидемиям и высокому уровню смертности, особенно в детском возрасте.

2. Открытие антибиотиков. Обнаруженный Александром Флемингом (англ. *A. Fleming*, 1881–1955) факт подавления роста

<sup>28</sup> Гаврилов Л. А., Гаврилова Н. С. Биология продолжительности жизни. – М.: Наука, 1991. – С. 160.

бактерий веществами, выделяющимися в процессе жизнедеятельности плесневых грибов, привело к созданию нового класса лекарственных веществ – антибиотиков. Концентрации антибиотиков, токсичные для микроорганизмов, гораздо ниже тех, которые негативно действуют на клетки высших организмов, что делает возможным их специфическое применение для лечения инфекционных заболеваний.

3. Улучшение санитарно-гигиенических условий жизни. Хотя этот фактор может представляться не столь важным, на самом деле он сыграл значительную роль в снижении уровня заболеваемости и смертности в популяциях человека. Примерно с XVIII в. улучшение условий жизни людей позволило им начать борьбу против насекомых – вшей и блох, которые являются распространителями возбудителей многих опасных инфекционных заболеваний (сыпной тиф, бубонная чума). В большинстве стран того времени вши встречались практически у всех жителей, даже у членов королевских семей. В XVII в. домашний учитель французской принцессы писал: «Юной принцессе втолковывали, что не следует почесываться просто так, по привычке, а только в случае необходимости; и вылавливать вшей, блох или других насекомых и убивать их можно лишь при самых близких людях, но никак не в обществе»<sup>29</sup>. Более высокий уровень жизни также позволил изменить бытовые условия – люди стали стирать одежду, мыть голову и содержать жилища в бóльшей чистоте, что снижало распространенность микроорганизмов. Новые санитарно-гигиенические традиции резко понизили заболеваемость сыпным тифом, и в последующем им болели, в основном, люди, оказавшиеся в ситуации отсутствия возможности поддерживать чистоту (солдаты в действующей армии). Так, во время гражданской войны в США от ран погибло 92 000 человек, а от сыпного тифа – 190 000. В Японии долгое время регистрировались два годовых пика смертности: зимний, связанный с понижением температуры, и летний, связанный с резким увеличением количества пищевых отравлений в теплое время. Повсеместное распространение домашних холодильников привело к исчезновению летнего пика.

---

<sup>29</sup> Цит. по *Кемп П., Армс К.* Введение в биологию: пер. с англ. – М.: Мир, 1988. – С. 169.



Увеличение продолжительности жизни привело к изменению структуры смертности населения и возрастанию заболеваний, свойственных, в основном, людям пожилого и старческого возраста. К таким патологиям относится болезнь Альцгеймера, неизлечимое нейродегенеративное заболевание, названное в честь Алоиса Альцгеймера (нем. *A. Alzheimer*, 1864–1915), который впервые описал симптомы и гистопатологические признаки болезни. Как правило, это заболевание обнаруживается у людей старше 65 лет, но встречается и в более молодом возрасте. В развитых странах этой болезнью страдает около 2–5% лиц старше 60–65 лет и 11–20% лиц старше 70–80 лет; частота ее встречаемости растет по мере старения населения. Болезнь Альцгеймера начинается с нарушений памяти на недавние события и снижения когнитивных способностей. В последующем происходит прогрессирующая потеря памяти, в том числе долговременной, снижение интеллекта, массовая гибель нейронов, особенно в участках гиппокампа и височных долях коры головного мозга, ответственных за хранение и механизмы активной обработки памяти. Больной теряет способность говорить и понимать сказанное (афазия – системное нарушение сформировавшейся речи), а также навыки чтения и письма (алекия – нарушение процесса чтения; аграфия – нарушение способности писать при очаговых поражениях коры головного мозга), у него развиваются двигательные нарушения (апраксия – нарушение целенаправленных движений и действий при сохранности составляющих элементарных движений). На последней стадии болезни Альцгеймера пациент оказывается не в силах передвигаться и самостоятельно питаться и полностью зависит от посторонней помощи.

Существует наследственно обусловленное сокращение продолжительности жизни – преждевременное старение, или прогерия (греч. *progērōs* – преждеременно состарившийся). Выделяют две основные формы наследственных прогерий: синдром Хатчинсона-Гилфорда, или прогерия детей (*Hutchinson-Gilford progeria syndrome*), и синдром Вернера, или прогерия взрослых (*Werner syndrome*). Оба синдрома проявляются ускоренным развитием обычных признаков естественного старения и возникают вследствие генетических нарушений – аутосомно-рецессивных мутаций.

Детская прогерия (синдром Хатчинсона-Гилфорда) встречается крайне редко, по официальным данным таких больных в мире всего около 50 человек. Клинические признаки проявляются обычно в возрасте 2–3 лет. Рост ребенка резко замедляется и начинают появляться признаки, типичные для старческого возраста: кожа истончается, становится сухой, морщинистой, с участками гиперпигментации; исчезает подкожная клетчатка; атрофируются мышцы; развиваются дистрофические процессы в зубах, волосах и ногтях; отмечаются изменения костно-суставного аппарата, миокарда, гипоплазия половых органов, нарушение жирового обмена, помутнение хрусталика, атеросклероз. Больные приобретают характерный внешний вид: большая голова с выступающими лобными буграми, маленькое заостренное («птичье») лицо с клювовидным носом и недоразвитой нижней челюстью, сквозь истонченную кожу просвечивают вены, рост около 120 см. Продолжительность жизни редко достигает 20 лет.

Больные с синдромом Вернера (прогерией взрослых) отличаются нормальным развитием до полового созревания, после чего у них начинается отставание в росте, поседение волос, прогрессирующая аллопеция (выпадение волос), истончение кожи конечностей и лица, снижение толерантности к глюкозе, атрофия подкожной жировой клетчатки и подлежащих мышц. В дальнейшем возникают двусторонняя катаракта, изменения голоса (слабый, хриплый и высокий), поражения кожи и костей, нарушения эндокринной, сердечно-сосудистой и репродуктивной систем, снижение интеллекта, но частота болезни Альцгеймера не увеличивается. У больных развиваются болезни, типичные для пожилого и старческого возраста (диабет, атеросклероз, катаракта, остеопороз, рак). Внешне больные отличаются низким ростом, полным туловищем и тонкими конечностями, лунообразным лицом с заостренными чертами, «птичьим носом» и резко выступающим подбородком. Ген, ответственный за развитие этой патологии, локализован в 8-й хромосоме и вызывает нарушение репликативных и репаративных процессов ДНК. Этим заболеванием страдают несколько миллионов людей в мире. Смерть обычно наступает от сердечно-сосудистых заболеваний и злокачественных но-

вообrazований. Продолжительность жизни при синдроме Вернера в среднем достигает 40–50 лет.

Генетически детерминированное ускоренное старение наблюдается также при синдроме Дауна, обусловленном трисомией по 21-й хромосоме. Средняя частота рождения детей с синдромом Дауна составляет примерно 1 случай на 1000 родов. К числу симптомов относятся задержка умственного развития, пониженная сопротивляемость болезням, врожденные сердечно-сосудистые аномалии, короткое коренное туловище и толстая шея, а также характерные складки кожи над внутренними углами глаз. У больных с синдромом Дауна рано возникают дегенеративные болезни костей и суставов, опухоли, выпадение волос, деменция, имеющая сходные признаки с болезнью Альцгеймера. В настоящее время продолжительность жизни больных с синдромом Дауна составляет 50–70 лет.

Механизмы старения очень сложны и многообразны. Современная биология уделяет проблеме старения очень большое внимание, пытаясь понять механизмы этого процесса. Разработаны многочисленные модели старения на экспериментальных животных, в которых проявляются признаки, аналогичные возрастным изменениям человека. В настоящее время не существует одной общепринятой достаточно подтвержденной теории старения, удовлетворительно объясняющей эмпирические наблюдения явлений старения, но предложено огромное число гипотез, которые в какой-то мере противоречат, но чаще дополняют одна другую. Возможно, механизмы старения различны у разных организмов, тканей и клеток. Большая часть теорий старения может быть отнесена к одной из двух категорий – стохастической и генетической, другие теории в какой-то степени опираются на оба механизма.

Стохастические теории основаны на предположении, что в процессе онтогенеза в организме постепенно накапливаются случайные повреждения жизненно важных молекул, что приводит к «износу» организма. Нарушения могут касаться строения ДНК, процесса ее репликации и репарации под влиянием внешних воздействий, например ионизирующего облучения, токсических веществ, травм (теория соматических мутаций). Отдельные редкие ошибки, возникающие при биосинтезе молекул, в течение какого-то времени не приво-

дят к значимым для организма последствием, но такие «неправильные» молекулы в свою очередь вызывают нарушения последующих процессов, в которых они участвуют, и нарастающее накопление ошибок может в определенный момент привести к катастрофе – несовместимости с нормальным функционированием и жизнью как таковой (теория катастрофы ошибок). В процессе старения наблюдаются изменения белков на посттрансляционном уровне: снижается активность многих ферментов, нарушается стабильность белковых молекул и возрастание в них доли карбонильных групп; такие изменения могут повреждать клеточные, а в дальнейшем и органнне функции и приводить к старению организма (теория модификации белков). Другой причиной пострибосомальных нарушений могут быть свободные радикалы (свободнорадикальная, или теория окислительного стресса; теория, совмещающая в себе принципы стохастических и генетических гипотез). Свободные радикалы представляют собой атомы или молекулы с неспаренным электроном, в силу чего обладают чрезвычайно высокой реакционной способностью и при слабости нейтрализующих систем клетки повреждают молекулы и клеточные структуры, с которыми контактируют, что приводит к деградации и гибели клетки. Свободные радикалы, представленные активными метаболитами кислорода, возникают в результате естественных биоэнергетических процессов митохондрий. Существуют наследственные варианты митохондриальной ДНК, обуславливающие повышенное образование свободных радикалов, что при определенных ситуациях, включая возрастные изменения, вызывает разрушение митохондрий, в свою очередь, продукты распада большого числа погибших митохондрий приводят к гибели клеток и нарушению функций органа.

Второе направление представлено генетическими теориями, согласно которым старение является частью генетически запрограммированных процессов развития. Существует достаточно много наблюдений, поддерживающих предположение о генетическом контроле старения и продолжительности жизни. Так, максимальная продолжительность жизни является строго специфичной характеристикой каждого вида; существует явное совпадение продолжительности жизни монозиготных близнецов в отличие от дизиготных

близнецов или обычных детей в одной семье. В природе есть виды, у которых процессы старения развиваются не постепенно, а очень резко на фоне практически полного отсутствия каких-либо предшествующих возрастных нарушений и болезней, чаще всего после наступления или окончания репродуктивного периода (тихоокеанские лососи, крачки, попугаи и соколы, представитель грызунов голый землекоп *Heterocephalus glaber*) (рис. 30). Можно сказать, что эти животные умирают молодыми, получив соответствующий сигнал для «самоубийства».



Рис. 30. Голый землекоп (*Heterocephalus glaber*), живущий в подземных лабиринтах пустыни до 28 лет (средняя продолжительность жизни грызунов около 4 лет). До конца жизни ни одна физиологическая система этого животного не обнаруживает явных признаков старения

Существование генетической программы, включающей и контролирующей процессы старения, предполагает наличие гена (или группы генов), непосредственно отвечающего за это (теория генов долголетия). Действительно, эксперименты на некоторых видах животных (нематодах *Caenorhabditis elegans*, плодовых мушках *Drosophila melanogaster*) позволили определить гены, в определенной степени влияющие на продолжительность жизни. В случае с млекопитающими ситуация оказалась еще более сложной и в настоящее время считают, что, несмотря на наличие некоторых кандидатных генов, процессы старения находятся под интегральным влиянием очень многих генов, отвечающих за разные признаки организма, как было описано выше. Так как установлено, что нейроэндокринная система регулирует ранние процессы развития, роста и созревания,

предложена гипотеза, которая отводит центральную роль в процессах старения гипоталамо-гипофизарно-адреналовой оси (нейроэндокринная теория). Согласно этой теории, возрастное наследственно запрограммированное снижение чувствительности гипоталамуса к регуляторным сигналам, поступающим от нервной системы и желез внутренней секреции, является следствием реализации генетической программы онтогенеза и приводит к изменениям функций гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы и далее к снижению уровня гормонов, определяющих, в конечном итоге, гомеостатические параметры организма. Существует иммунная теория старения, которая предполагает запрограммированное снижение функции иммунной системы, приводящее к снижению сопротивляемости организма патогенным микроорганизмам и другим повреждающим воздействиям, а также развитие аутоиммунных реакций, направленных против собственных клеток и тканей. Другая теория – теория клеточного старения – опирается на контролируемое на генном уровне ограничение пролиферативных потенций клеток, явление, открытое Л. Хейфликом (*L. Hayflick*, р. 1928) и названное в честь него пределом, или лимитом, Хейфлика. Максимальное число делений различно в зависимости от типа клеток и вида организма и составляет для большинства человеческих клеток 52 деления.

В дальнейшем А. М. Оловников (р. 1936) теоретически предсказал механизм такого ограничения укорочением особых концевых участков хромосом – теломеров при каждом клеточном делении, что было затем подтверждено экспериментально. Укорочение хромосом и потеря способности делиться приводят к снижению жизнеспособности клеток и в дальнейшем к старению органов, тканей и организма в целом. В клетках, способных к неограниченному количеству делений (стволовые, половые, раковые клетки, а также, возможно, активированные антигеном лимфоциты) экспрессируется теломераза – фермент, достраивающий укороченные теломеры. Еще одна теория – теория клеточной смерти – основывается на феномене программируемой клеточной смерти клеток путем апоптоза (греч. листопад), который отличается от некроза – «насильственной» гибели клеток от незапланированных случайных причин рядом морфологических критериев и отсутствием воспа-

лительного процесса. С помощью апоптоза регулируется состав и количество различных клеточных элементов, а также элиминируются клетки при канцерогенной трансформации, вирусной инфекции или необратимом повреждении ДНК под действием различных воздействий. В организме существуют факторы, стимулирующие или подавляющие апоптоз. Возрастное изменение их баланса приводит к старению и смерти организма.

В природе животные далеко не всегда доживают до конца репродуктивного периода и, даже если это случится, достаточно быстро гибнут после его окончания, так как естественный отбор эффективно элиминирует любой организм, ослабленный возрастными изменениями. Уменьшив для себя действие естественного отбора, человек продлил свой онтогенез на достаточно длительный пострепродуктивный период. Таким образом, наряду с другими особенностями, вид *Homo sapiens* отличается от других животных наличием продолжительного периода старости. Этому феномену может быть объяснение с точки зрения эволюции: особь представляет интерес для эволюции, пока может передавать наследственную информацию следующим поколениям. Для человека существует еще один – негенетический – путь передачи информации, который может осуществляться и после того, как его репродуктивный период закончен.

## Лекция 8. ПИТАНИЕ

Процесс потребления энергии и вещества живыми организмами планеты называется питанием. Хотя энергия существует во многих формах, для живых существ практически доступны только световая (солнечная) и химическая энергия, соответственно, организмы бывают фототрофными и хемотрофными. Кроме того, все организмы можно разделить на автотрофов, способных образовывать сложные органические соединения из неорганического углерода (двуокиси углерода), и гетеротрофов, использующих в качестве источника углерода органические вещества, синтезированные автотрофами. Большая часть живых организмов относится к фотоавтотрофам (все зеленые растения) или хемогетеротрофам (все животные и грибы). Бактерии представляют гетерогенную группу; большая их часть относится, как и животные, к хемогетеротрофам, но существуют и все остальные варианты.

Пищевые потребности каждого живого организма зависят от того, какие вещества он способен синтезировать и какие должны поступать извне. Клеткам организмов животных для поддержания процессов жизнедеятельности необходимы кислород, вода, ряд неорганических солей, глюкоза, жиры, аминокислоты, витамины. Кислород поступает через органы дыхания, все же остальные ингредиенты в основном – через пищеварительный тракт. Животным необходимы три категории питательных веществ: источники энергии (несколько граммов на 1 кг массы тела в сутки); пластический материал (несколько миллиграммов на 1 кг массы тела в сутки); витамины и коферменты (несколько микрограммов на 1 кг массы тела в сутки).

Процесс питания у гетеротрофных организмов, в том числе у человека, складывается из двух основных стадий: переваривание – расщепление больших и сложных органических молекул на более простые и растворимые, и всасывание – поступление молекул внутрь организма. Гетеротрофное питание может быть голозойным, сапрофитным, симбиотическим и паразитическим.

Голозойный тип питания (греч. *hólos* – весь и *zoo* – животное) – захватывание пищи внутрь тела, где она подвергается переварива-



нию. К голозойным организмам относят большинство животных и насекомоядные растения.

Сапрофитный тип питания (греч. *sapros* – гнилой и *phyton* – растение) – выделение ферментов, расщепляющих органические вещества, непосредственно на потенциальную пищу, которой является мертвый или разлагающийся органический материал. К сапрофитам относятся многие бактерии и грибы.

Симбиотический тип питания (греч. *simbiosis* – совместная жизнь) возникает при сосуществовании двух различных организмов, когда они оба получают взаимную выгоду или пользу извлекает один из партнеров, а для второго (хозяина) такое существование безразлично. В первом случае говорят о мутуализме (лат. *mutuus* – взаимный), его примером могут быть ресничные простейшие, обитающие в пищеварительном тракте жвачных животных и питающиеся содержащейся в пище хозяина целлюлозой, превращая ее в соединения, которые способны далее переваривать сами жвачные. Вторая форма симбиоза называется комменсализм (лат. *com* – с, вместе и *mensa* – стол, трапеза); так, колониальный полип *Hydractinia echinata* прикрепляется к раковинам брюхоногих моллюсков, в которых обитают раки-отшельники, и поглощает остатки их пищи, практически не влияя на существование хозяина – рака.

В отличие от симбиотического при паразитическом типе питания (греч. *para* – около и *sitos* – пища) один из партнеров обеспечивает другого пищей и местообитанием, при этом совместное существование причиняет вред организму хозяина.

Самая простая пищеварительная система – внутриклеточное пищеварение; этот тип пищеварения свойственен простейшим и губкам. Главную роль при внутриклеточном пищеварении играют лизосомы, клеточные органеллы, представляющие собой ограниченные плазматической мембраной пузырьки с набором гидролитических ферментов, способных расщеплять белки, углеводы, жиры и нуклеиновые кислоты. Фагосомы с захваченным пищевым содержимым сливаются с лизосомами, после чего питательные вещества подвергаются расщеплению. Ферменты лизосом характеризуются относительно сходным составом у разных организмов и значительно отличаются от обычных ферментов внеклеточного пищеварения.

Более сложным является внеклеточный тип – выделение пищеварительных ферментов в полость; этот тип пищеварения впервые появляется у кишечнополостных и гребневиков. Пищеварительный тракт представляет собой различные варианты трубки, в которой происходят процессы внеклеточного пищеварения. У млекопитающих кишечная трубка состоит из последовательных отделов: пищевод, желудок, тонкая кишка, толстая кишка, прямая кишка и анус (лат. *anus* – задний проход). Кишечная трубка обычно построена из четырех концентрически расположенных оболочек: внутренней эпителиальной слизистой с железистыми образованиями; подслизистой, состоящей из соединительной ткани с многочисленными мелкими кровеносными сосудами и нервными волокнами; мышечной, образованной двумя мощными слоями гладких мышечных волокон – кольцевого, сужающего просвет кишки, и продольного, локально укорачивающего кишку; наружной эпителиальной серозной. В пищеварении важную роль играют печень и поджелудочная железа, продуцирующие в кишечник различные секреты, необходимые для усвоения пищи: желчь печени, эмульгирующая жиры (равномерно распределяющая их в водной среде), и секрет поджелудочной железы, содержащий комплекс разнообразных ферментов для переваривания всех видов органической пищи. Печень выполняет не только секреторную, но также экскреторную (выводит холестерин, билирубин и другие вещества) и детоксикационную функции, метаболизируя многие биологически активные вещества; кроме того, печень играет важную роль в обменных процессах организма: в ней могут запасаться питательные вещества (наиболее существенное значение при этом имеет запасание углеводов в виде гликогена); клетки печени синтезируют белки, изменяют состав жиров, превращают белки и жиры в углеводы, переводят конечные продукты азотистого обмена в мочевую кислоту или мочевину.

Функциями пищеварительного тракта являются транспорт пищевых веществ по следующим друг за другом отделам; физическая обработка пищи (измельчение и размягчение); химическая обработка (собственно переваривание, или расщепление питательных веществ на относительно простые соединения, доступные для использования организмом); поступление продуктов расщепления питательных

веществ внутрь к клеткам организма (всасывание). Последовательность этапов в основном одинакова у самых разных видов.

1. *Прием пищи.* В ротовой полости находятся железы, вырабатывающие слюну, водянистый секрет, содержащий слизь, пищеварительные ферменты и различные соли. Главная функция слюны – смачивание пищи для облегчения жевания и прохождения ее через пищеварительный канал. В ферментативном переваривании питательных веществ слюна играет незначительную роль. Среди млекопитающих только у грызунов и приматов, включая человека, слюна содержит амилазу, расщепляющую углеводы; у других видов этого класса ферментативная функция слюны практически не проявляется.

2. *Продвижение пищевой массы и откладывание пищи про запас.* Продвижение пищевой массы происходит по пищеводу. Главным способом передвижения пищи на всем протяжении кишечной трубки является перистальтика, или следующие друг за другом волны мышечного сокращения, вызывающие образование сужений кишки, которые перемещаются в направлении к концу тела и толкают пищу перед собой. У большинства птиц и некоторых беспозвоночных имеется специальное образование для запаса пищи – зоб, где происходит размягчение пищи и переваривание большей части углеводов.

3. *Начальное переваривание.* Активное переваривание пищи начинается в желудке при помощи пищеварительных ферментов. У некоторых видов имеются различные приспособления, обеспечивающие механическое растирание и перемешивание пищи (например мускульный желудок, у птиц иногда содержащий камешки).

4. *Завершение переваривания и всасывание питательных веществ.* У позвоночных, включая человека, эти процессы идут в кишечнике, который имеет сложное строение и большую площадь всасывающей поверхности, которая увеличена за счет многочисленных складок, идущих в разных направлениях, пальцеобразных ворсинок длиной около 1 мм и «щеточной» поверхности, образуемой микроворсинками на поверхности ворсинок. Эта поверхность служит местом выработки пищеварительных ферментов и всасывания продуктов расщепления. У человека всасывающая поверхность в тонком кишечнике в 2–3 раза увеличена за счет круговых складок, в 8–10 раз за счет ворсинок и примерно в 40 раз благодаря микроворсинкам.

5. *Выделение непереваренных остатков.* Конечный участок пищеварительного тракта служит для всасывания воды из фекальной массы и собственно формирования фекальных масс.

Поверхность пищеварительного тракта защищена от действия секретлируемых ферментов и механических повреждений грубой пищей выделением слизи и наличием мукополисахаридов (гликокаликсом) на поверхности кишечного эпителия.

Ферменты, участвующие в процессах пищеварения, относятся к гидролитическому типу и обладают способностью расщеплять до простых мономеров углеводы, белки, жиры, нуклеиновые кислоты. Разные виды животных характеризуются разным набором пищеварительных ферментов. Отдельные виды животных не могут переваривать некоторые питательные вещества; для большинства позвоночных к таким веществам относятся  $\beta$ -гликозидные полисахариды (целлюлоза). Переваривание отдельных групп питательных веществ осуществляется следующим образом.

*Углеводы.* Сложные углеводы расщепляются до моносахаридов, которые всасываются в кишечнике, с помощью ферментов карбогидраз, спектр которых достаточно универсален для разных животных, хотя отдельные группы имеют свои особенности. Нехватка фермента, необходимого для переваривания какого-либо дисахарида, приводит к непереносимости этого дисахарида и диарее. Это связано с невозможностью всасывания негидролизированных дисахаридов и возникновением в кишечнике избыточной осмотической нагрузки.

Важнейшим резервным углеводом у растений является крахмал, у животных – гликоген.

*Белки.* Белки расщепляются до аминокислот с помощью внеклеточных протеаз, оптимум которых находится в зоне кислых значений среды: эндопептидаз, которые расщепляют как внутренние пептидные связи, так и связи, расположенные на конце молекулы, и экзопептидаз, последовательно отщепляющих аминокислоты с аминного или карбоксильного концов. Ферменты, участвующие в переваривании белков пищи, отличаются от протеаз, локализованных в лизосомах, широкой специфичностью и активностью при слабокислых значениях pH. Конечная стадия полного расщепления пептидов до аминокислот осуществляется аминопептидазами, свя-

занными с мембраной щеточной каймы. Небольшие пептиды могут всасываться и гидролизываться внутри абсорбировавших их клеток.

*Жиры.* Главными пищевыми жирами являются триглицериды (полные сложные эфиры глицерина и одноосновных жирных кислот) животного и растительного происхождения. Большинство жиров расщепляется до глицерина и жирных кислот с помощью липаз.

У человека начальные стадии процессов пищеварения (расщепление углеводов ферментами слюны) протекают при щелочном pH, желудочное пищеварение идет при кислых значениях среды, дальнейшие процессы переваривания – при нейтральном или щелочном pH. Последнее закономерно для большинства животных.

После приема пищи интенсивность обмена веществ организма возрастает. Это увеличение начинается через час, достигает максимума через 3 часа и сохраняется в течение нескольких часов; у человека оно составляет 14–15 % от уровня основного обмена при использовании в пищу жиров и углеводов и в среднем 30 % при белковой пище. Это явление получило название специфического динамического действия пищи.

Несмотря на сходство основных метаболических реакций, среди гетеротрофов эволюционно возникли различия в способах питания, в основном, из-за утраты способности отдельных таксономических групп синтезировать определенные, необходимые для жизнедеятельности соединения. По способности использовать различные вещества в качестве источников пищи многоклеточные животные делятся на плотоядных, травоядных, всеядных и животных со специфическим типом питания. Некоторые виды используют в пищу ограниченные, строго специфические источники продуктов; так, сумчатый медведь коала поедает листья только нескольких видов эвкалипта, в рационе большой панды 95% составляют листья бамбука. Строение пищеварительной системы, в частности длина кишечника, зависит от абсолютного размера и характера питания животного. Можно расположить разные виды млекопитающих в «биологический» ряд на основе отношения длины кишечника к длине тела: у плотоядных относительная длина кишечника находится в пределах 1,9–3,1, у всеядных 3,6–6,7, у травоядных 16,1–20,8. У крупных травоядных видов абсолютная длина кишечника достигает 50 м. Ярче

всею особенности биохимии питания проявляются у двух групп животных: травоядных и эндопаразитов. Травоядные животные обладают способностью использовать в пищу растительные полисахариды с  $\beta$ -гликозидной структурой благодаря микроорганизмам, переваривающим целлюлозу, ксилан, пектин, лигнин, которые сами животные не способны расщеплять. Жвачные травоядные имеют непропорционально большой сложно устроенный многокамерный желудок с огромным количеством бактерий и простейших. Другие травоядные млекопитающие в отличие от жвачных имеют простой желудок, но обладают сильно увеличенными слепой и/или прямой кишками, плотно населенными микроорганизмами. При эндопаразитизме особи вообще не имеют пищеварительного тракта, не синтезируют пищеварительных ферментов и получают все необходимые питательные вещества, поглощая их из организма хозяина через покровы своего тела.

Одни вещества являются незаменимыми в пределах типов или классов, другие – для отдельных родов и даже видов. Многие незаменимые питательные вещества необходимы в больших количествах в период развития организма, чем на последующих этапах онтогенеза.

Белки требуются для синтеза многочисленных и разнообразных соединений, образующих структуру организма и обеспечивающих нормальную жизнедеятельность, выполняя каталитическую, регуляторную, сигнальную, рецепторную, транспортную, защитную и другие функции. В процессе жизнедеятельности организм непрерывно синтезирует белковые молекулы; так, полупериод обновления всего белка составляет 80 суток у человека. Несмотря на существование процессов взаимопревращения аминокислот в организме животных, большинство гетеротрофов не способны синтезировать все 20 аминокислот, из которых построены их белки, и эти – незаменимые – аминокислоты обязательно должны поступать извне. Аминокислоты валин, лейцин, лизин, изолейцин, фенилаланин, триптофан, треонин и метионин являются незаменимыми практически для всех гетеротрофов, что предполагает очень раннюю утрату способности их синтеза в процессе эволюции. Взрослому человеку обязательно требуется присутствие в пище этих 8 незаменимых аминокислот, а

детям, кроме того, аргинина и гистидина, которые синтезируются в организме человека в недостаточном для ранней стадии онтогенеза количестве.

Жиры в организме человека являются источником энергии и основным энергетическим запасом, они необходимы как пластический материал для построения клеточных структур, выполняют амортизационную и теплосберегающую функции, активно участвуют в синтезе ряда ферментов, гормонов, без них не могут усваиваться витамины А, Д, Е, К. Некоторые ненасыщенные жирные кислоты (линолевая и  $\alpha$ -линоленовая кислоты), необходимые для жизнедеятельности организма, не синтезируются у человека и должны поступать извне.

Углеводы служат главным источником энергии для большинства клеток, а также используются в качестве строительного материала для синтеза многих других органических соединений. Для обеспечения энергетических потребностей головного мозга используется почти исключительно глюкоза, тогда как поперечно-полосатые мышцы могут метаболизировать и жирные кислоты. Млекопитающие, в том числе человек, способны синтезировать углеводы из поступающих извне органических соединений другой природы.

Пурины и пиримидины необходимы для синтеза нуклеиновых кислот, но большинство животных, включая человека, синтезируют их в достаточном количестве из глицина,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$  и ацетата.

Еще одна группа необходимых компонентов пищи подавляющего большинства животных – витамины, выполняющие роль коферментов и представленные водорастворимыми (рибофлавин, ниацин, пиридоксин, пантотеновая кислота, фолиевая кислота, а-липоевая кислота, аскорбиновая кислота и группа В: тиамин, кобаламин, биотин) и жирорастворимыми соединениями (витамины А, Д, К, Е). Некоторые организмы способны к их синтезу, хотя часто в недостаточном, особенно для растущего организма, количестве. Так, у человека витамин Д образуется в коже под влиянием ультрафиолетовых лучей; многие витамины синтезируются симбиотическими бактериями (кишечной бактериальной флорой у позвоночных, включая и человека): биотин, фолиевая кислота, витамин К и другие; большинство животных синтезируют витамин С из глюкозы и не нуждаются

в его дополнительных источниках, но отдельные виды воробьиных птиц, морские свинки, некоторые семейства летучих мышей, высшие приматы, в том числе и человек, в процессе эволюции утратили эту способность по причине дефекта гена, отвечающего за синтез фермента, катализирующего финальную стадию синтеза витамина С.

Как предполагают, эволюция способов питания шла, по-видимому, следующим путем. Первые примитивные живые организмы были гетеротрофами и использовали аминокислоты, сахара, пурины и пиримидины, образовавшиеся в результате химической эволюции на самых начальных этапах возникновения жизни на планете. На следующем этапе появились автотрофы (хемо- и фототрофы). В дальнейшем из прокариотов возникли эукариоты и часть их возвратилась к гетеротрофному типу питания. Одноклеточные эукариотические организмы эволюционировали в многоклеточные и дальнейшее развитие организмов, имевших в принципе общие пищевые потребности, вызвало разделение на многочисленные ветви, что сопровождалось сокращением путей биосинтеза тех или иных органических соединений и привело к современным особенностям питания в различных таксономических группах.

В мировом масштабе основой питания человека являются главным образом растительные источники. На современном этапе обобщенная модель питания «зерновой крахмал плюс белково-овощные добавки» охватывает около 99% населения мира. Пищевая карта мира складывается в пеструю мозаику под воздействием местных ресурсов, природных условий, уровня развития населения и его исторических традиций.

Наиболее разнообразную картину представляет питание народов, живущих в умеренно теплом климате вблизи побережья морей и океанов (Западная Европа, Средиземноморье, Япония, Корея, прибрежные районы Китая). В этих регионах с благоприятным мягким климатом практикуется морской промысел, животноводство, земледелие с широким спектром возделываемых сельскохозяйственных культур (зерновые, овощные, фруктовые). При продвижении в глубь материка природные условия становятся жестче и однообразнее, и, следовательно, сельское хозяйство – более специализированным (в степных и полупустынных районах – кочевое скотоводство, в степ-



ной и лесостепной зоне – зерновое земледелие, на арктическом побережье – морской промысел тюленей, моржей, китов).

Население планеты можно разделить на две части по преимущественному использованию в качестве основного злака риса или пшеницы. Важным источником белка в «мире пшеницы» являются молочные продукты, в «мире риса» – соя и рыба.

У млекопитающих детеныши питаются молоком, и для усвоения лактозы (лат. *lactis* – молоко, углевод группы дисахаров, состоит из остатков молекул глюкозы и галактозы, содержится в молоке и молочных продуктах и поэтому называется молочным сахаром) у них вырабатывается фермент лактаза. Лактаза содержится в щеточной поверхности ворсинок перед рождением, после него и исчезает из кишечного тракта после окончания периода вскармливания (у человека – постепенно после 5 лет), так что у взрослых особей этот фермент не вырабатывается. Из позвоночных лактаза имеется только у млекопитающих. У некоторых морских млекопитающих (тюлени, морские львы, моржи) молоко не содержит никаких углеводов и у их детенышей нет кишечной лактазы. Лактаза, как правило, отсутствует у беспозвоночных, но имеются исключения: некоторые черви, насекомые (пчелы, тараканы, саранча, жуки-кожееды), что предположительно связывают с участием симбиотических микробов или простейших. Отсутствие лактазы у взрослых является исходным, предковым признаком для человека и выражается в гиполактазии – непереносимости молочного сахара. Употребление молока взрослыми в таких условиях приводит к расстройству пищеварения. От гиполактазии страдают некоторые дети и значительная часть взрослого населения, особенно народы Азии и Африки. Однако большинство взрослых европейцев вырабатывают лактазу и могут пить молоко без вредных последствий. Такие люди являются носителями мутации гена, регулирующего синтез лактазы. Мутация распространилась 9–10 тыс. лет в регионах, где появилось молочное скотоводство. Так, более 90% шведов и датчан способны усваивать молоко; частота гиполактазии составляет около 30% для русских и 60–80% для коренных народов Сибири и Дальнего Востока. Народы, у которых гиполактазия сочетается с молочным скотоводством, традиционно употребляют не сырое молоко, а кисломолочные про-

дукты, в которых лактоза переработана бактериями. Дети с недиагностированной гиполактазией реагируют на молоко расстройством пищеварения. Это состояние, которое могут принимать за кишечные инфекции и лечить антибиотиками, приводящими к развитию дисбактериоза, требует исключения из диеты цельного молока.

Жители Северной Азии отличаются наследственным отсутствием фермента трегалазы, расщепляющего углеводы грибов, которые считаются здесь пищей оленей и не используются в пищу человеком.

Традиционное питание эскимосов включает до 2 кг мяса в день. Такой состав пищи, отличный от обычно используемого человеком, предполагает наличие микрофлоры определенного типа и наследственных физиологических особенностей пищеварения.

Кроме многочисленных и разнообразных особенностей потребления пищи, проявляющихся в кулинарных традициях разных народов, необходимо отметить еще одно принципиальное отличие человека от других биологических видов. Необходимость в питательных веществах для восполнения энергетического и пластического материала у всех животных контролируется чувством голода – одним из основных биологических потребностей. У человека потребление пищи может быть не связано с чувством голода, а быть продиктованным другими желаниями: для испытаня чувства удовольствия, для успокоения нервного напряжения, из чувства долга, приличия, скуки и просто потому, что «пришло время есть».

Регуляция аппетита (лат. *appetitus* – стремление, желание; означает ощущение, связанное со стремлением человека к определенной пище) представляет собой сложный многокомпонентный механизм, центральным звеном которого является реципрокное взаимодействие латеральных (центра голода) и вентромедиальных (центра насыщения) ядер гипоталамуса, а периферическим – концевые элементы вкусового, обонятельного и зрительного анализаторов и чувствительные нервные окончания в пищеварительном тракте. К факторам, влияющим на центры голода и насыщения, относятся концентрации в крови глюкозы и продукта метаболизма жиров малонил-кофермента А, а также гормоны и физиологически активные вещества (инсулин, катехоламины, гастроинтестинальные гормоны,

серотонин, эндорфины и др.). Физиологическая регуляция аппетита может нарушаться под действием множества причин, включая эндокринные, нейрогенные и психогенные расстройства. Существует аддикция (навязчивая потребность, зависимость) к еде, которая может выражаться как анорексией (полным или частичным отказом от приема пищи), так и булимией (перееданием). Булимия – нарушение пищевого поведения, характеризующееся повторяющимися приступами гиперфагии (чрезмерного принятия пищи), по окончании которых часто прибегают к очищению желудка, искусственно вызывая рвоту или принимая слабительные средства. Булимия может быть обусловлена акорией (патологическим отсутствием чувства насыщения). Хотя подобные расстройства описаны для человека, у животных также могут встречаться нарушения пищевого поведения. Так, если сольпуге (*Solifugae*, представитель класса паукообразных, отряда фаланги), предоставить неограниченное количество пищи, то она будет есть, пока брюшко не раздуется и не лопнет, и даже после этого сольпуга может продолжать схватывать и поедать пищу, пока хелицеры не перестанут двигаться. Но такие ситуации практически исключены в природных условиях, где наличие пищи требует от животного значительных физических усилий и энергетических затрат.

Существуют рекомендации, разработанные ВОЗ, которые определяют оптимальное соотношение белков, жиров, углеводов, витаминов, микроэлементов и общее содержание калорий в пище человека. Баланс различных пищевых компонентов определяется биологической адаптацией человека и его непосредственных предков к образу жизни охотников-собирателей. Резкое в масштабах эволюционных преобразований изменение традиционного типа питания и образа жизни отражается на здоровье людей. Предполагается, что низкохолестериновая диета охотников-собирателей сделала адаптивной способность к интенсивному поглощению холестерина из пищи, что при современном образе жизни становится фактором риска атеросклероза и сердечно-сосудистых заболеваний. Эффективное усвоение соли, полезное в прошлом, когда соль была недоступна, также превращается в фактор риска гипертонии. У североазиатских народов, традиционная диета которых была богата жирами, переход на высокоуглеводную пищу приводит к развитию диабета.

Рекомендации врачей по поддержанию здоровья (физическая активность, избегание переедания, прием витаминов и микроэлементов, ограничение соли) искусственно воссоздают условия, в которых человек жил большую часть времени своего существования как биологического вида.

## Лекция 9.

# ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Биологическими ритмами называют периодически повторяющиеся самоподдерживающиеся изменения характера и интенсивности биологических процессов и явлений. Такие периодические изменения имеют эндогенное происхождение и свойственны живой материи на всех уровнях ее организации – от молекулярных и субклеточных до биосферных.

Первые наблюдения, свидетельствующие о существовании биологических ритмов, были сделаны астрономом Жан-Жаком Д'Орту де Мейраном (*Jean-Jacques D'Ortous de Mairan*, 1678–1771), который обнаружил, что способность листьев растений поворачиваться к солнцу в течение дня сохраняется и в темноте, т. е. в отсутствие непосредственных внешних влияний. В XVIII в. К. Линней сконструировал биологические часы – «цветочные часы», используя способности цветков различных растений открываться и закрываться в определенное время дня. В XIX в. биологические ритмы были описаны также у животных и человека. Изучением временной упорядоченности взаимосвязанных процессов жизнедеятельности занимается наука хронобиология (греч. *chrónos* – время, *bios* – жизнь, *lógos* – слово, учение). Один из ее разделов – хронофизиология исследует механизмы генерации биологических ритмов отдельными клетками, органами, тканями и организмом в целом. Существует и отрасль медицины – хрономедицина, изучающая биоритмы различных функциональных систем организма при патологических процессах и использующая биоритмологические данные для диагностики, лечения и профилактики различных заболеваний.

Во многих случаях периодические изменения какого-либо процесса удается достаточно удовлетворительно аппроксимировать синусоидой, хотя часто биоритмы имеют более сложную структуру. К числу основных характеристик биоритмов относятся следующие параметры (рис. 31).

– мезор – среднее значение параметра (аббревиатура английского термина *Midline Estimating Statistic Of Rhythm*);

- амплитуда – наибольшее отклонение параметра от мезора;
- фаза – момент цикла, когда регистрируется какой-либо исследуемый показатель биологического ритма;
- акрофаза – момент наибольшего подъема описываемого процесса;
- батифаза – момент наибольшего спада описываемого процесса.

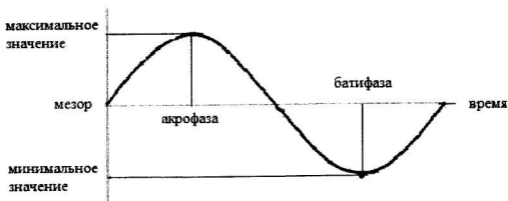


Рис. 31. Изменение значений параметра во времени

Время, необходимое для завершения одного полного цикла ритмического процесса, называется его периодом ( $T$ ), а число циклов, совершающихся в единицу времени – частотой ритма ( $f$ ), т. е.  $f = 1/T$ .

Ритмичность биологических процессов – неотъемлемое свойство живой материи. Организму присуще множество периодических процессов жизнедеятельности, которые можно разделить на две большие группы: адаптивные, или экологические, и физиологические, или рабочие, ритмы. К адаптивным относят биологические ритмы, связанные с периодически повторяющимися изменениями внешней среды (фото- и термопериодичность, колебания атмосферного давления и электромагнитного поля Земли). У живых организмов, в течение долгого времени существующих в условиях ритмических изменений гелиогеофизических параметров среды, происходит синхронизация уровня и длительности биологической активности многих существенных процессов с внешними факторами. Адаптивные биоритмы – это эволюционно закрепленная форма изменения

физиологических процессов во времени, приспособленная к периодическим изменениям условий (ритмам) среды обитания. Наличие биоритмов обеспечивает опережающий характер реагирования на внешние сигналы, т. е. необходимую «подстройку» функций организма еще до того, как возникнут ожидаемые изменения окружающей среды. Другая группа колебательных процессов, происходящих в живом организме – рабочие ритмы. Рабочие ритмы отражают текущую деятельность физиологических систем организма, их оптимальную временную организацию для обеспечения нормального функционирования организма. Примером рабочего ритма является периодичность сокращений сердца, что оптимальным образом позволяет циркулирующей по сосудам крови снабжать клетки и ткани необходимыми веществами.

Существует деление биологических ритмов на классы, основанное на продолжительности периода, или частоте осцилляции (колебаний). По классификации Ф. Халберга (*F. Halberg*, p. 1919 г.) выделяют следующие основные классы периодических процессов в живых организмах:

- высокочастотные с периодом менее 0,5 часа;
- со средней частотой, которые, в свою очередь, делятся на ультрадианные с периодом 0,5–20 часов (лат. *ultra* – сверх, т. е. частота больше одного раза в сутки); циркадианные, или циркадные, с периодом около суток – от 20 до 28 часов (лат. *circa* – около, *dies* – день); инфрадианные, продолжительностью от 28 часов до 6 суток (лат. *infra* – меньше, т. е. цикл повторяется меньше одного раза в сутки);
- низкочастотные, самые гетерогенные по продолжительности периода – от 7 суток до года и более.

Высокочастотные ритмы процессов жизнедеятельности с периодом до 30 минут представлены рабочими ритмами. Эти ритмы отражают не изменения внешних условий, а организацию работы соответствующих физиологических систем. Высокочастотные рабочие ритмы обеспечивают стабильную работу сердца, дыхательных мышц и ряда других систем, дисбаланс которых представляет угрозу существованию организма.

Среди ультрадианных ритмов часть является рабочими, другие относятся к адаптивным, согласованным со временем суток. У мор-

ских животных обычно наблюдаются 12-часовые ритмы, соответствующие переходам от прилива к отливу и обратно. Человек принимает пищу несколько раз в сутки, что сопровождается периодическими изменениями активности соответствующих структур желудочно-кишечного тракта и интенсивности обмена веществ, а также согласованными колебаниями деятельности дыхания, сердечно-сосудистой и других физиологических систем. Содержание гормонов в крови, болевая чувствительность, процессы выделения и секреции в течение суток неоднократно повышаются и снижаются. С периодом в 90–100 минут меняется электрическая активность коры больших полушарий головного мозга; этим колебаниям соответствуют изменения ряда психических процессов – внимания, мотивации. Период около 90 минут характерен для ритма нейрофизиологической структуры сна.

Среди периодических процессов живых организмов центральное место занимают околосуточные ритмы, синхронизированные с вращением Земли вокруг оси, со сменой дня и ночи. Циркадианные ритмы обнаружены у всех живых организмов и на всех уровнях организации. Эти ритмы наиболее устойчивы и сохраняются в течение всей жизни организма. У человека описано около 500 функций и процессов, имеющих циркадианную периодичность: чередование сна и бодрствования, работоспособность, двигательная активность, температура тела и кожи, частота пульса и дыхания, диурез (объем мочи, образуемой за определенный промежуток времени), артериальное давление (рис. 32). Циркадианному ритму подчинена также чувствительность организма к разнообразным факторам внешней среды и функциональным нагрузкам. В суточном ритме колеблется содержание в крови, моче, поте, слюне и тканях важнейших компонентов: глюкозы, натрия, калия и других веществ.

Циркадный ритм температуры тела характеризуется акрофазой между 18 и 21 часом и батифазой в промежутке 4–6 часов; этому ритму соответствуют изменения интенсивности основного обмена, который днем выше, чем ночью (рис. 32). Четкая суточная периодичность показана для углеводного, жирового, белкового, электролитного и нуклеинового обменов. Процессы анаболизма преобладают в ночное, а катаболизма – в дневное время суток.



Установлены циркадные ритмы функциональной активности эндокринной системы, в том числе ее гипоталамо-гипофизарного звена, в соответствии с ритмами которого у человека изменяется секреторная активность остальных эндокринных желез. У человека максимальная секреция большинства тропных гормонов гипофиза происходит в ночные часы. Акрофаза для уровня в крови соответствующих гормонов устанавливается синхронно или с отставанием на 2–3 часа: для кортизола – в 6 часов утра, тестостерона – в ночные и утренние часы. Деятельность некоторых желез внутренней секреции, таких, как эндокринная часть поджелудочной железы и околощитовидные железы, не регулируется гормонами гипофиза, а зависит, в основном, от концентрации соответствующих гормонов, которые продуцируются этими железами. Существуют циркадные ритмы соотношения свободных и связанных форм гормонов, их метаболизма и выведения. Суточная периодичность присуща и чувствительности гормональных рецепторов, то есть реактивности к гормонам различных органов и тканей организма.

Циркадные изменения активности нервной системы связаны с различной активностью человека в течение суток. *Homo sapiens* со времени своего существования относился к видам с дневным типом активности, соответственно, у человека акрофазы различных форм нервно-психической деятельности выше в светлое время суток (время реакции на зрительные и слуховые раздражители, скорость и точность переработки информации, способность к обучению и др.). Циркадную периодичность имеют колебания тонуса вегетативной нервной системы: влияние симпатической вегетативной нервной системы преобладает с ранних утренних часов до полудня, при этом усиливается обмен веществ, повышается работоспособность; затем активность симпатической системы постепенно понижается и в ночное время повышен тонус парасимпатического отдела.

Слепые люди часто не адаптируются к 24-часовому дню; период многих биологических ритмов их организма растягивается до 25 часов.

Инфраниантные ритмы описаны и изучены меньше остальных; с такой периодичностью изменяется выделение с мочой некоторых гормонов.



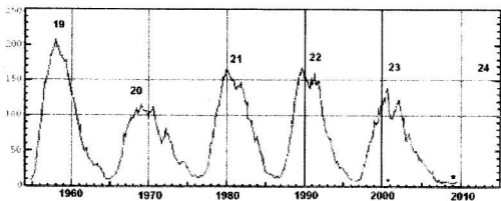
Рис. 32. Биоритмы различных физиологических параметров человека

Низкочастотные ритмы процессов жизнедеятельности, представленные в организме достаточно широко, связаны с гелиогеофизическими и социальными факторами. К ритмам, синхронизированным с социальными факторами (режим труда и отдыха), относят колебания с недельным периодом. Лунный (около 30 дней) и цирканнуальный (окологодичный) биоритмы обнаруживают у всех животных (эстральный цикл, сезонные изменения половых функций, смена волосяного покрова, или линька, и периоды покоя у некоторых видов). Наличие цирканнуального ритма базируется на сезонных изменениях погодных и температурных условий в связи с годичным периодом обращения Земли вокруг Солнца по эллиптической орбите и наклоном земной оси относительно плоскости ее орбиты. В природе времена года (сезоны) оказывают выраженное влияние на функции многих функциональных систем живых организмов. Элементы сезонного ритма определяются и у человека. Так, зимняя депрессия (САР – сезонное аффективное расстройство), по-видимому, обусловлена в основном уменьшением длительности светового дня.

К низкочастотным относятся также мегаритмы с периодом больше одного года и до нескольких десятков лет. Мегаритмы проявляются изменением численности популяций, возникновением эпиде-

мий. Биологические мегаритмы с периодом около 11 лет связаны с колебаниями солнечной активности – циклом Шваба (рис. 33). Предполагается наличие достаточно большого числа солнечных циклов – периодических изменений состояния Солнца – с разными периодами (11, 22, 35, 210, 2300, 6000 лет), но в настоящее время достоверно подтверждено существование только 11- и 22-летней периодичности.

СОЛНЕЧНАЯ АКТИВНОСТЬ



*Рис. 33.* Периодичность изменения солнечной активности, по оси ординат – число Вольфа (относительное число солнечных пятен); числа над пиками – номер цикла (систематические наблюдения и нумерация ведутся с 1749 года)

Каждый параметр организма может одновременно претерпевать изменения в рамках ритмов разной периодичности (рис. 34). Так, частота сердечных сокращений, представляя собой периодические физиологические колебания (типичный рабочий ритм), в то же время изменяется в течение суток и в разные сезоны года (адаптивный ритм). Наряду с суточными изменениями температуры тела человека имеют место ее сезонные колебания.

Для оптимального функционирования организма как единого целого активность взаимосвязанных физиологических процессов должна колебаться в одном согласованном ритме. В качестве яркого примера можно рассмотреть изменения уровня гормонов и функционального состояния половой системы, связанные с менструальным циклом у женщин (рис. 35).

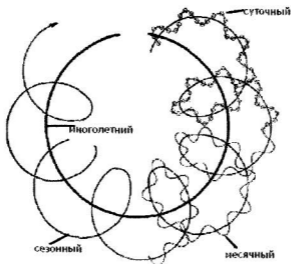


Рис. 34. Взаимоотношения суточных, месячных, сезонных и многолетних ритмов<sup>30</sup>

Совокупность биологических ритмов, протекающих в организме, одновременно включает в себя ритмы субклеточных структур, клеток, тканей, органов и организма в целом. Все эти биоритмы взаимосвязаны и согласованы друг с другом, составляя сложный ансамбль колебательных процессов, отражающих хронобиологическое состояние организма. В свою очередь существование совокупностей организмов также подчиняется определенным периодическим изменениям и закономерностям.

Оптимальное осуществление физиологических функций организма возможно при условии согласования, координации его многочисленных и разнообразных биоритмов как между собой, так и с ритмами окружающей среды. Биоритмы животных и человека генерируются группами особых клеток-пейсмекеров, или ритмоводителей (англ. *pacer* – темп, скорость; *maker* – создатель, творец), в которых возникает ритм определенной частоты, распространяющийся на другие клетки; таким образом осуществляется эндогенное управление другими клетками.

<sup>30</sup> Цит. по Шурлыгина А. В. Основы хронобиологии и хрономедицины в таблицах и схемах: метод. пособие. – Новосибирск: НГУ, 2001. – С. 8.

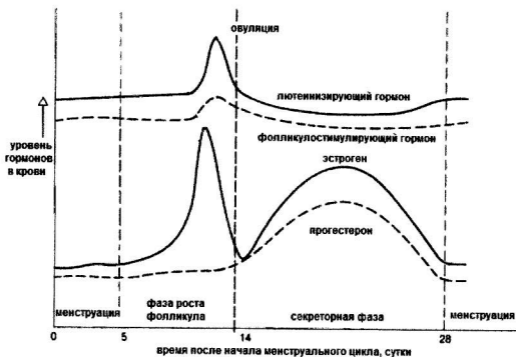


Рис. 35. Уровень гормонов в течение менструального цикла<sup>31</sup>

Существует несколько предположений о физиологических механизмах ритмогенеза. Согласно одному из них, в организме имеется множество пейсмекерных элементов, иерархически подчиняющихся единому водителю ритма, который синхронизирован с внешними периодическими процессами. Другая гипотеза предполагает генетическую обусловленность отсчета времени организмом. Важным фактором является синхронизация эндогенных ритмов с изменениями внешней среды. К природным факторам, оказывающим наибольшее влияние на состояние адаптивных биоритмов, относятся фотопериодичность и изменение температуры среды. Фотохимические реакции клеток сетчатки — один из важнейших каналов получения информации о внешнем мире для большинства организмов, особенно для человека, так что изменение естественной освещенности является основным «датчиком времени» для многих ритмических процессов жизнедеятельности. Существует прямая функци-

<sup>31</sup> Кемп П., Арлес К. Введение в биологию: пер. с англ. — М.: Мир, 1988. — С. 507.

ональная связь сетчатки глаза через ретино-гипоталамический тракт с супрахиазматическими ядрами гипоталамуса, играющими роль центрального синхронизатора ритмов, а далее с верхним шейным симпатическим ганглием и шишковидной железой – эпифизом (рис. 36). Симпатические нервы, берущие начало в верхнем шейном симпатическом ганглии, посылают сигналы клеточным осцилляторам, локализованным в различных органах и тканях. Функциональная ось «глаз – супрахиазматические ядра – эпифиз» занимает ключевое место в ритмичности, обусловленной фотопериодизмом. Максимум секреторной деятельности железы – продукции гормона мелатонина – приходится на темноту и резко падает на свету. С помощью мелатонина осуществляется синхронизация суточного периодизма функций других эндокринных желез и структур мозга.

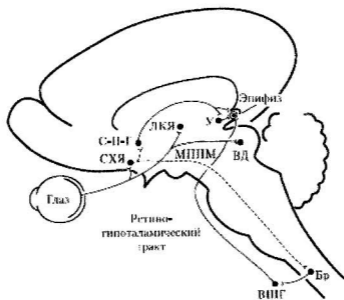


Рис. 36. Некоторые структуры и связи, ответственные за циркадианные ритмы у позвоночных<sup>32</sup>:

СХЯ – супрахиазматические ядра; С-П-Г – септалная, преоптическая и гипоталамические области; ЛКЯ – латеральные колленчатые тела; МППМ – медиальный пучок переднего мозга; У – уздечка; ВД – верхнее двуххолмие; ВШГ – верхний шейный ганглий; Бр – боковой рог спинного мозга, область расположения симпатических мотонейронов

<sup>32</sup> Шеперд Г. Нейробиология: в 2 т.: пер. с англ. – М.: Мир, 1987. – Т. 2. – С. 198.

Фотопериодичность, колебания температуры среды, геомагнитного поля Земли, влажности воздуха, барометрического давления, влияние Луны, солнечная активность оказывают синхронизирующее действие не только прямо, но и опосредованно, через изменение ритмов поведенческих и пищевых реакций. Таким образом, в основе временной организации живой материи лежит эндогенный механизм, сопряженный с экзогенными факторами. Устойчивость эндогенной компоненты биологических часов обеспечивается тесным взаимодействием нервной и гуморальной систем.

Совокупность механизмов отсчета времени разного уровня в организме называют биологическими часами. В настоящее время считают, что восприятие времени человеком оценивается с помощью ритмически протекающих процессов, информация о которых поступает в кору полушарий головного мозга, где формируется представление о временной структуре событий.

При устойчивых режимах сна и бодрствования, питания, труда, отдыха биоритмологический ансамбль физиологических функций человека имеет стабильный упорядоченный характер, обеспеченный согласованной работой всех осцилляторов и их постоянной подстройкой к колебаниям внешних факторов. Переход в другой, отличный режим жизнедеятельности (авиаперелет в другой часовой пояс, работа в ночную смену), а также многие другие внешние и внутренние факторы могут приводить к расстройству биоритмологического ансамбля – десинхронозу. К его клиническим симптомам относят нарушение сна, головную боль, сердцебиение, боли в области сердца, потерю аппетита, желудочно-кишечный дискомфорт, повышенную утомляемость, раздражительность, снижение концентрации внимания и творческого мышления, неустойчивость настроения, отсутствие бодрости, чувство разбитости после сна, а также другие, менее постоянные симптомы неблагополучия в организме.

Причиной десинхроноза является разная скорость перестройки биологических ритмов отдельных физиологических систем в связи с новыми условиями. Быстрее всего перестраиваются поведенческие ритмы (режим питания и сна/бодрствования). Нейрофизиологическая структура ночного сна восстанавливается медленнее, в течение нескольких суток. Ресинхронизация циркадных ритмов внешнего

дыхания, кровообращения и системы терморегуляции происходит через неделю, а эндокринных и метаболических процессов еще медленнее, в течение трех недель. Дезорганизацию согласованного биоритмологического ансамбля могут вызывать стресс, умственное и физическое утомление, прием алкоголя.

При перелетах в восточном направлении происходит отставание биологических часов от астрономического времени, и для приспособления должно произойти фазовое ускорение биологических часов; напротив, перемещение в западном направлении приводит к ускорению биологических часов, и для адаптации к новым условиям должна произойти их фазовая задержка. Так как известно, что организму легче осуществить фазовую задержку, чем ускорение, после перелетов в западном направлении синхронизация биоритмологического ансамбля происходит быстрее, чем при перелетах в восточном направлении.

Особенности биологических ритмов зависят от типологических характеристик конкретного человека и режима его жизнедеятельности. Существует понятие хронобиологической нормы, которое характеризует совокупность биологических ритмов организма. Хронобиологическая норма зависит от генотипа организма, от условий внешней среды и социальных факторов (временной организации труда и быта). Роль наследственных факторов прослеживается при разделении людей на «жаворонков» и «сов» на основе различных вариантов хронобиологической нормы. По усредненным данным работоспособность и активность человека увеличивается в утренние часы с 10 до 12 часов, затем в 14 часов наблюдается спад и с 16 до 18 часов – вновь нарастает; продукция мелатонина – «гормона сна», «гормона ночи» – начинает расти в сумерки, достигает максимума с 0 до 4 часов утра и с рассветом падает; пик уровня кортизола, участвующего в обмене веществ и подготавливающего организм человека к дневной активности, наблюдается в 6–8 часов утра. Люди-«жаворонки» обычно встают рано утром, и максимум их работоспособности приходится на первую половину дня. Стабильная составляющая их суточного ритма – время пробуждения. У «жаворонков» максимум кортизола наблюдается в 4–5 часов утра, а мелатонина – задолго до полуночи. Люди-«совы» просыпаются



поздно и проявляют максимум работоспособности к концу дня и в раннее ночное время; для них стабильной константой является продолжительность сна. У «сов» в отличие от «жаворонков» пик выброса кортизола происходит позже, в 7–8 часов утра, мелатонин выделяется ближе к полуночи. Полярные группы «жаворонков» и «сов» составляют небольшую часть общей популяции (по 10–20%), большинство относится к промежуточному типу, способному достаточно свободно перестраивать свою поведенческую программу во времени.

Формирование отдельных биологических ритмов и их иерархически организованного ансамбля происходит по мере взросления организма. Так, суточный ритм метаболизма кортизола формируется к третьему году жизни человека. В процессе онтогенеза наблюдается изменение параметров ритмических процессов. По мере роста и развития организма увеличивается амплитуда многих ритмов, а при старении – утрата ритмов отдельных функций.

Изучение биоритмов представляет огромный интерес для медицины – хрономедицины. Показаны ритмические изменения чувствительности клеток, тканей, органов человека ко многим фармакологическим веществам, таким образом, терапевтические воздействия должны проводиться в соответствии с ритмом временной чувствительности физиологических функций организма, что позволяет снижать дозу препарата и, следовательно, побочные осложнения. Так, после полудня повышается восприимчивость к обезболивающим препаратам и снижается чувствительность зубных нервов к боли, так что действие обезболивания в это время становится в несколько раз эффективнее. Кроме того, чтобы не нарушать присущие организму биоритмы, при назначении лекарственных средств должны учитываться биологические ритмы той системы, на которую предполагается воздействовать. Так, введение гормонов предпочтительнее проводить в акрофазу их естественного ритма.

Считается, что любое патологическое состояние сопровождается изменением структуры временной организации и координации физиологических функций: возникает рассогласование биоритмов с внешними датчиками, нарушается внутренняя синхронизация физиологических функций, меняются параметры ритмических процес-

сов. Терапия больных должна учитывать эту особенность биоритмов при различных заболеваниях. Например, подъем артериального давления у больных гипертонической болезнью начинается в 18–20 часов, поэтому для большинства гипотензивных средств наиболее эффективен прием в 15–17 часов.

Ярким примером четкого биологического ритма является ритм сон-бодрствование, связанный с гелиогеофизическим фактором – вращением Земли вокруг собственной оси. Большая часть видов деятельности человека связана с этим циклом. Существование периодически сменяющих друг друга состояний сна и бодрствования занимало человека с давних времен. Сон – естественный физиологический процесс, специфическое состояние мозга и организма в целом, характеризующееся существенным обездвиживанием, пониженной реакцией на внешние сигналы, особыми фазами электрической активности мозга и специфическими вегето-соматическими реакциями. Во время сна активность мозга последовательно проходит 5 стадий: первые 4 относятся к медленноволновому сну, по мере последовательного наступления стадий сон становится все более глубоким, в электрической активности мозга последовательно появляются тета-, сигма- и затем дельта-ритмы; 5-я стадия – парадоксальный сон, или БДГ-сон (быстрые движения глаз), или REM-сон (rapid eye movement). Все 5 стадий составляют один полный цикл сна, который продолжается примерно 90 мин. За один ночной период сна проходит 4–6 таких циклов. Состояние сна характеризуется снижением активности метаболизма, при этом меняется соотношение процессов анаболизма и катаболизма, снижаются вентиляция легких, частота пульса, температура тела, артериальное давление, мышечный тонус. На этом фоне кровотоков в мозге увеличивается. Общая продолжительность сна очень индивидуальна. Существуют данные, что в наше время продолжительность сна уменьшается; так, в начале XX в. люди спали в среднем более девяти часов в сутки, в 1960-х годах – более восьми часов, в наши дни больше половины работающих американцев и россиян спят менее восьми часов в сутки в течение всей рабочей недели.

Необходимость в периодах сна закономерно проявляется для всех высших организмов, хотя его функция в жизни особи до конца

не ясна. В 1960-х гг. были предприняты исследования физиологических функций человека в условиях продолжительной *депривации сна* (лат. *deprivatio* – потеря, лишение, психическое состояние, при котором люди испытывают недостаточное удовлетворение своих потребностей). Участники этих экспериментов поддерживали состояние бодрствования в течение 7–9 суток в условиях тщательного контроля и наблюдения в лаборатории. Обнаружено, что лишение сна первую ночь обычно не приводит к возникновению каких-либо проблем, но для сохранения состояния бодрствования на вторую ночь приходится прилагать большие усилия, при этом самым трудным периодом является время между 3 и 5 часами утра. На третий день у участников падает настроение, наблюдаются его резкие смены, нарастают безразличие и апатия. Для сохранения состояния бодрствования на третью ночь испытуемым необходима посторонняя помощь (новые занятия, развлечения, прогулки, физические упражнения). На поздних стадиях лишения сна по-прежнему самыми критическими являются ранние утренние часы; когда этот период проходит, потребность во сне ослабляется. С третьей ночи часто возникают периоды микросна продолжительностью несколько секунд. В дальнейшем возникают нарушения восприятия: иллюзии (лат. *illusio* – заблуждение, обман, искаженное восприятие реальных объектов) и истинные галлюцинации (лат. *hallucinatio* – бред, ложное восприятие несуществующих объектов). Одно из таких нарушений тактильного восприятия имеет название «феномен шляпы»: человеку кажется, что голову что-то сдавливает, как если бы у него на голове была шляпа. В дальнейшем могут появиться бредовые явления, подозрительность, потеря контактов с окружающим миром. Мировым рекордом депривации сна является непрерывное бодрствование в течение 264 часов 12 минут. Рекорд был поставлен в 1965 г. 17-летним Ренди Гарднером, при этом его состояние бодрствования поддерживалось с помощью сотрудников, участвовавших в этом эксперименте. Несмотря на выраженные трудности, которые приходилось преодолевать для того, чтобы не заснуть, особенно к концу эксперимента, в дневное время поддерживать состояние бодрствования было несколько легче. После непрерывного бодрствования в течение 11 суток 12 минут Ренди

Гарднер заснул; и после 14 часов 40 минут сна он полностью восстановил свои силы и был практически здоров.

Нормальная работа коры больших полушарий, обеспечивающих весь спектр сознательной деятельности человека, возможна только при постоянных активирующих воздействиях со стороны определенных подкорковых структур, называемых «центрами бодрствования». Они многочисленны и располагаются на всех уровнях: в продолговатом мозге, в ретикулярной формации моста, среднего и промежуточного мозга, в области синего пятна и дорзальных ядер шва, в заднем гипоталамусе и базальных ядрах переднего мозга. Медиаторами этих структур являются глутаминовая кислота, ацетилхолин, норадреналин, серотонин и гистамин. У человека нарушение деятельности любой из этих систем не компенсируется за счет других, несовместимо с сознанием и приводит к коме (греч. глубокий сон, остро развивающееся тяжелое патологическое состояние с утратой сознания, нарушением реакции на внешние раздражители, нарастающими расстройствами дыхания, кровообращения и других функций жизнеобеспечения организма). Существуют и «центры сна», расположенные для медленноволнового сна в вентролатеральном преоптическом ядре переднего гипоталамуса. Их медиатором служит гамма-аминомасляная кислота (ГАМК), основной тормозной медиатор головного мозга. Парадоксальный сон запускается из центра, расположенного в области ствола мозга – варолиева моста. Медиаторами клеток в этом случае служат ацетилхолин и глутамат. В настоящее время обнаружены нейропептиды орексины, синтезирующиеся в клетках латерального гипоталамуса, основной функцией которых является поддержание состояния бодрствования. Эндогенная нехватка орексинов приводит к нарушению циклов сна-бодрствования, в том числе может вызывать приступы нарколепсии (др.-греч. оцепенение, сон и приступ; заболевание нервной системы, характеризующееся дневными приступами непреодолимой сонливости и внезапного засыпания, полной или частичной утраты мышечного тонуса, нарушениями ночного сна, появлениями галлюцинаций).

Биологические ритмы, обнаруженные на всех уровнях организации живой природы, обеспечивают регуляцию функций организ-

ма и адаптацию к периодически меняющимся условиям внешней среды. У человека роль некоторых колебательных процессов подавляется социальными условиями жизни. В современном мире человек в проявлениях своей жизнедеятельности уже не так привязан к естественной освещенности, но сохраняет согласованность многих физиологических функций с природным фотопериодизмом, хотя это может и не отвечать потребностям его организма (так, работа в ночное время выполняется на фоне сниженной активности метаболических процессов). Возникновение новых (других) физиологических потребностей, обусловленных социальными факторами, опережает эволюционные изменения биологии человека, которые не успевают подстроиться под новые условия, что может приводить к различным сбоям в нормальном функционировании организма человека.

## Лекция 10.

# БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

В природе существует два типа размножения: половой и бесполой. Вначале возник бесполой способ и лишь позднее, около 1,2 млрд лет тому назад – половой. Однако до сих пор живые организмы используют оба способа, что свидетельствует о наличии определенных преимуществ и того, и другого типа, так как в противном случае какой-нибудь из них мог стать единственным способом размножения для всех организмов.

Эффективность размножения определяется балансом между энергетической стоимостью образования нового организма и его способностью приспособиться к среде и выжить. При бесполом типе размножения, примером которого может быть простое деление одноклеточных, почкование, вегетативное размножение растений, количество потомков обычно невелико и на образование каждого из них затрачивается относительно большое количество энергии. Несмотря на большие затраты, эта энергия используется эффективно, так как практически вся идет на формирование новой особи, готовой вести самостоятельный образ жизни. При половом типе размножения количество гамет значительно больше и энергетические расходы в пересчете на одну половую клетку несравненно меньше, однако энергия при этом расходуется гораздо менее эффективно: большое количество энергии при внутреннем оплодотворении тратится на обеспечение условий для встречи яйцеклетки и сперматозоидов (образование цветков и нектара, поиски брачных партнеров и ухаживание); огромное количество гамет гибнет, не дойдя до оплодотворения; потомство в раннем периоде онтогенеза часто несамостоятельно и в большом количестве гибнет от хищников, голода, неблагоприятных условий среды. Однако благодаря половому размножению в популяции создается высокая генетическая изменчивость. При бесполом типе размножения единственным источником изменчивости являются случайные изменения, возникающие с довольно низкой частотой в генетическом материале, так что родительский организм и его потомки практически идентичны. При половом размножении появляется еще один, гораздо более значимый источник изменчиво-

сти – перераспределение генов, которое происходит в процессе образования гамет. Таким образом, основное биологическое различие между половым и бесполом размножением состоит в том, что при половом размножении в популяции создается высокая генетическая изменчивость, которая совершенно необходима, чтобы в природе могло происходить образование новых видов, приспособленных к существованию в меняющихся условиях окружающей среды.

Существуют организмы, которые способны размножаться, используя оба способа. В стабильных, благоприятных для выживания данных организмов условиях практикуется бесполой способ и является потомство, идентичное родителям, для которых существующие условия вполне подходящие. При резком изменении условий существования организмы переходят на половой способ размножения и производят генетически отличных от них и разнообразных потомков, среди которых с большой вероятностью возможно появление новых организмов, соответствующих изменившимся условиям существования. Искусственно изменяя жизненно значимые условия среды (например, создавая дефицит пищи, тепла, света, кислорода), можно вызвать вынужденный переход таких организмов от бесполого к половому размножению.

Эволюционный успех отдельной особи оценивается по доле ее генов в генофонде последующих поколений данной популяции. Таким образом, для достижения эволюционного успеха особь должна не только успешно адаптироваться к условиям среды, чтобы выжить, но и передать свою наследственную информацию возможно большему числу потомков. Бесполое размножение требует меньших затрат энергии, чем половое, и характерно для видов, адаптированных к обитанию в широком спектре условий среды. Для специализированных видов с ограниченными ареалами более приемлемым оказывается половой способ, менее энергетически эффективный, но создающий большое генетическое разнообразие путем перетасовки родительских генов при образовании гамет и при оплодотворении, благодаря чему появляется вероятность образования у части потомства сочетания генов, которое может оказаться выгодным при новых условиях жизни.

Гаметогенез (оогенез у женских и сперматогенез у мужских организмов) – это процессы, приводящие к превращению исходных полипотентных зародышевых клеток в высокоспециализированные гаметы, способные объединяться при оплодотворении и давать начало новому организму. Гаметогенез включает в себя 4 последовательные стадии.

1-я стадия характеризуется образованием первичных половых клеток и их миграцией в гонады. Первичные половые клетки позвоночных обособляются в эмбриогенезе очень рано, на стадии первых бластомеров, обгоняя формирование гонад, которые они в конечном счете заселяют. Первичные половые клетки, попавшие не в гонады, а в какие-либо другие участки зародыша, по-видимому, гибнут. Существует предположение, что первичные половые клетки, оказавшиеся не на своем месте, иногда перерождаются в тератомы – странные опухоли, содержащие участки различных высококодифференцированных тканей (в них можно встретить волосы, зубы и т. д.).

Число первичных половых клеток увеличивается уже в процессе миграции к гонадам в результате митотической пролиферации, но основное их размножение происходит на 2-й стадии гаметогенеза в гонадах. Половые клетки (женские – оогонии и мужские – сперматогонии) являются диплоидными клетками (число хромосом –  $2n$ , у человека –  $2 \times 23$ ) и содержат по две гомологичные хромосомы каждого вида, одну отцовскую и одну материнскую. Оогонии и сперматогонии делятся митозом, образуя, соответственно ооциты и сперматоциты. В процессе митоза происходит репликация ДНК и образование из каждой хромосомы двух сестринских хроматид, соединенных между собой центромерой, с последующим расхождением к полюсам сестринских хроматид и образованием клеток с диплоидным набором хромосом, генетически идентичных друг другу и родительской клетке (рис. 37). Характер пролиферативной активности женских и мужских половых клеток различается. У женщин число половых клеток возрастает от нескольких тысяч примерно до 7 миллионов, затем митотическая активность затухает и число ооцитов резко снижается, в основном, в результате атрезии (дегенерации). Напротив, митозы сперматогониев обычно продолжаются в течение всей жизни индивида.



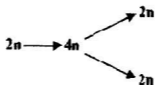


Рис. 37. Схема изменения количества хромосом и ДНК при митозе

В течение 3-й стадии осуществляется мейотическое деление половых клеток. Во время гаметогенеза происходит редукция числа хромосом – диплоидный набор хромосом соматических клеток сменяется гаплоидным набором гамет ( $n$ , у человека – 23) для сохранения присущего каждому виду постоянного числа хромосом из поколения в поколение (рис. 38). С этой точки зрения – осуществления редукции числа хромосом – мейоз протекает одинаково у мужских и женских организмов. С помощью мейотического деления решается и задача создания новых генетических комбинаций путем случайного распределения материнских и отцовских хромосом по дочерним клеткам и обмена участками гомологичных хромосом в процессе кроссинговера. Редукция генетического материала достигается за счет одной репликации ДНК, но двух последовательных делений.

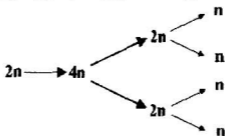


Рис. 38. Редукция количества ДНК при мейозе

Процесс мейоза протекает следующим образом (рис. 39). Ооциты и сперматоциты, как и все соматические диплоидные клетки содержат по две гомологичные хромосомы каждого вида, одну отцовскую и одну материнскую. В начале мейоза в S-фазе клеточного цикла происходит репликация ДНК, что приводит к удвоению количества ДНК и образованию двух пар сестринских хроматид из каждой хромосомы. Гомологичные хромосомы – отцовская и ма-

теринская – сближаются (конъюгация гомологичных хромосом), и между ними происходит обмен отдельными участками между материнской и отцовской парами хроматид (кроссинговер) (рис. 40).

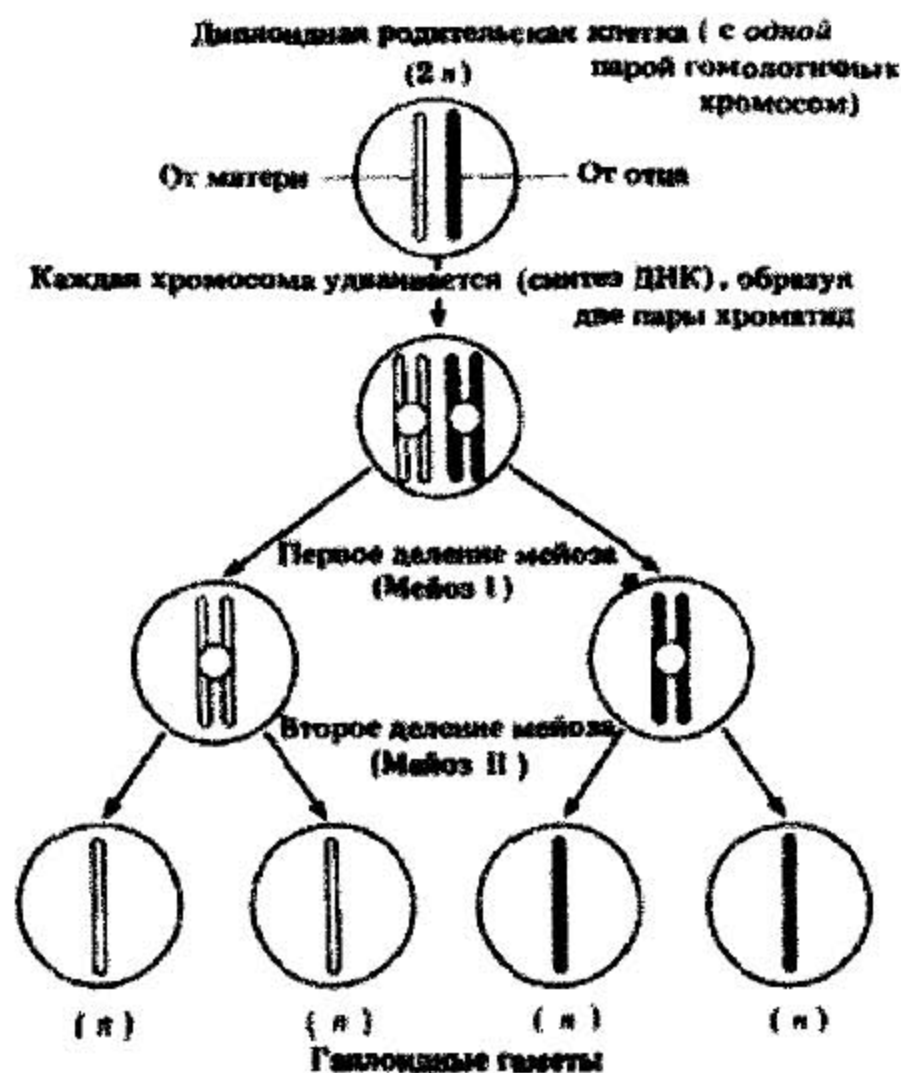


Рис. 39. Схема мейоза

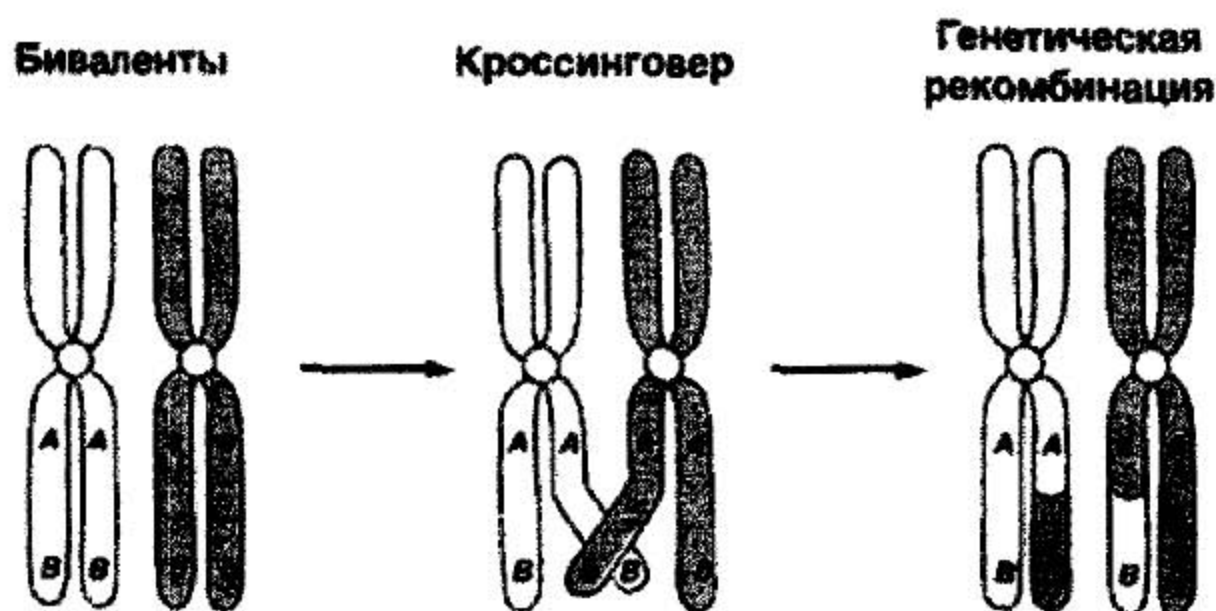


Рис. 40. Схема кроссинговера

Кроссинговер (от англ. *crossing-over* – перекрест) – это обмен гомологичными участками гомологичных хромосом (хроматид). В результате в материнских хроматидах появляются участки, содер-

жащие отцовские гены, и, соответственно, в отцовских хроматидах появляются участки, содержащие материнские гены, т. е. формируются новые сочетания генов. Затем следует деление, при котором к одному полюсу отходит материнская хромосома (две идентичные сестринские хроматиды), к другому – гомологичная отцовская хромосома (тоже две идентичные сестринские хроматиды), при этом расхождение материнских и отцовских хромосом происходит независимо в каждой паре гомологов. Таким образом, первое деление мейоза, которое называют редукционным, приводит к образованию двух генетически неидентичных дочерних клеток. Далее новой репликации ДНК не происходит и клетки переходят ко второму делению мейоза, которое протекает, как обычное митотическое деление: хромосомы выстраиваются по экваториальной пластинке и сестринские хроматиды расходятся к полюсам, образуя идентичные дочерние клетки. Таким образом, исходная половая диплоидная клетка превращается в 4 гаплоидные клетки.

Мейоз в отличие от митоза очень медленный процесс: продолжительность митоза в среднем составляет 1–2 часа, мейоза – от нескольких дней до месяцев и даже лет. У человека при оогенезе первое деление мейоза начинается у плода, а завершается самое раннее при наступлении полового созревания, самое позднее – непосредственно перед менопаузой, т. е. через 45–50 лет.

В процессе 4-й стадии завершается окончательное созревание гамет. У особей мужского пола каждые 4 гаплоидные клетки, образовавшиеся из одного сперматоцита, дифференцируются в сперматозоиды. Сперматогенез протекает примерно одинаково у всех позвоночных: занимает около двух месяцев, начинается по достижении половой зрелости и продолжается в течение всей жизни особи. Сперматозоид в процессе дифференцировки утрачивает большую часть своей цитоплазмы, имеет небольшие размеры и отличается высокой подвижностью. У особей женского пола мейоз асимметричен: во время первого и второго мейотических делений большая часть цитоплазматического материала отходит только в одну из двух вновь образующихся клеток; таким образом, из одного ооцита образуется одна жизнеспособная яйцеклетка и три мелких так называемых направительных, или полярных, тельца, по-видимому,

не имеющих определенных функций. Яйцеклетка значительно превышает по размерам соматические клетки, богата запасами источников энергии, предшественников белков, нуклеиновых кислот и других веществ, необходимых для развития зародыша, и содержит все типичные клеточные органоиды. У разных видов позвоночных течение оогенеза имеет выраженные отличия. У видов с наружным оплодотворением, происходящим в воде, число гамет, выметываемых самкой за один раз, может достигать сотен тысяч. У животных с внутренним оплодотворением обычно одновременно созревает только одна яйцеклетка (как и у человека), в редких случаях их число превышает 15. Размер яйца и наличие разнообразных оболочек являются очень переменными параметрами и зависят, в основном, от того, развивается зародыш в организме матери или вне его. Так, у человека, как и у других млекопитающих, яйцеклетки имеют относительно небольшие размеры, но все же значительно превышающие величину соматических клеток (у человека – около 100 мкм при значениях для типичной соматической клетки около 20 мкм). В отличие от низших позвоночных у млекопитающих, включая человека, число ооцитов, содержащихся в яичниках при рождении, в дальнейшем не увеличивается. В яичниках новорожденной девочки содержится около 2 млн ооцитов, остановившихся на стадии первого деления мейоза, из них примерно 400 ооцитов достигают зрелости и овулируют (лат. *ovulla* – яичко, выход яйцеклетки из яичника). Остальные развиваются до различных стадий, а затем подвергаются атрезии. У человека практически все недегенерирующие ооциты остаются на стадии первого деления мейоза до наступления половой зрелости организма, а затем продолжают развитие в течение репродуктивного периода; часть их остается на стадии первого деления мейоза до последнего репродуктивного цикла. Яйцеклетка, готовая к овуляции, завершает первое деление мейоза и овулирует; после этого она готова к оплодотворению в течение суток. Способность к оплодотворению сперматозоидов зависит от среды, в которой они находятся: в половых путях женщины – в течение 1–2 дней; в придатке семенника и семявыносящем протоке – в течение многих дней. У некоторых видов это время гораздо больше: у некоторых летучих мышей осеменение происходит осенью, на протяжении зимней спячки животных

сперматозоиды находятся в покое и только на следующую весну, т. е. через несколько месяцев, происходят овуляция и оплодотворение; у кур сперматозоиды хранятся в крипах стенок яйцевода на протяжении трех недель после осеменения. В настоящее время для продления жизнеспособности сперматозоидов в искусственных условиях используется глубокое замораживание.

Одним из важных эволюционных приспособлений, необходимых на суше, было сохранение вокруг зародыша влажной среды благодаря наличию защитной скорлупы и ряда клеточных оболочек. Млекопитающие, у которых зародыши развиваются в матке, лишились скорлупы, но сохранили внезародышевые оболочки 4-х типов: амнион, желточный мешок, аллантаис и хорион (лекция 6).

Половой тип размножения базируется на существовании у одного вида представителей двух разных полов. Пол – это совокупность взаимно контрастирующих генеративных (лат. *genero* – рождаю, произвожу) и связанных с ними признаков особей одного вида. Процесс формирования пола занимает длительное время и определяется несколькими факторами. Выделяют хромосомный, гонадный, соматический, в том числе связанный с дифференциацией мозга, и социальный пол.

Хромосомный пол формируется при оплодотворении. Хромосомы, определяющие различие кариотипов особей разных полов у раздельнополых организмов, называются половыми. У большинства организмов, включая млекопитающих, в том числе человека, женский кариотип гомогаметен (XX), а мужской гетерогаметен (XY). Женский генотип XX обуславливает наличие во всех яйцеклетках половой X-хромосомы; мужской генотип XY – присутствие в сперматозоидах с равной вероятностью X- или Y-хромосомы (рис. 41). При нарушениях гаметогенеза могут возникать ситуации, когда зигота будет иметь другое число половых хромосом:

- YO – особь нежизнеспособна,
- XO – женская особь, но со слабо развитыми наружными и внутренними половыми органами и различными соматическими нарушениями – синдром Шерешевского–Тернера;
- полисомия по X-хромосоме у женских организмов XXX, XXXX или XXXXX – женская особь с незначительным снижением

интеллекта, повышенной вероятностью развития психических нарушений с неблагоприятным типом течения;

- полисомия по X-хромосомам у мужских организмов ХХУ – особь евнухоидного типа сложения, со слабым ростом волос на лице, в подмышечных впадинах и на лобке, половым инфантилизмом, бесплодием; часто с отставанием умственного развития – синдром Клайнфельтера; описаны варианты синдрома Клайнфельтера с тремя и четырьмя X-хромосомами (ХХХУ; ХХХХУ); чем больше X-хромосом в кариотипе больных, тем больше выражены фенотипические признаки заболевания и степень дебилности;

- полисомия по Y-хромосоме ХУУ – мужская особь, в большинстве случаев без выраженных аномалий строения и функционирования наружных и внутренних половых органов, с нормальной фертильностью; отличается высоким ростом, значительно развитой нижней челюстью, эмоциональной неустойчивостью, агрессивностью, склонностью к антисоциальному поведению, снижением интеллекта.

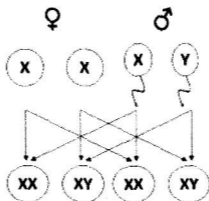


Рис. 41. Схема определения хромосомного пола

Гонадный пол определяется по типу гонад – женских или мужских. Первичные гонады не дифференцированы по полу. Под влиянием специфических факторов, свойственных мужскому организму, зачаточные половые железы превращаются в семенники, в отсутствие этого фактора – в яичники.

Соматический пол, включая половую дифференцировку головного мозга, формируется под влиянием половых гормонов и проявляется выраженным половым диморфизмом (см. лекцию 5). Под влиянием андрогенов и эстрогенов дифференцировка центральной нервной системы, в частности, гипоталамуса, происходит по мужскому или по женскому типу. Особенности строения головного мозга мужской и женской особи приводят к секреции гонадолиберина по женскому или мужскому типу и формированию соответствующего полового поведения.

Социальный пол формируется под влиянием социальных факторов, которые действуют на мозг, уже дифференцированный по женскому или мужскому типу. Выделяют биологический пол (*sex*) как системную совокупность биологических свойств, отличающих мужчину от женщины, и гендер (*gender*) – социальный пол, социально детерминированную роль, идентичность и сферу деятельности мужчины и женщины. Осознание своей половой принадлежности у человека происходит к полутора годам. С возрастом содержание половой идентичности углубляется, включая широкий набор мужских и женских качеств.

На всех уровнях определения пола, кроме хромосомного, развитие организма по умолчанию идет по женскому типу; для дифференцировки тканей и органов тела по мужскому типу необходимо влияние андрогенов и других факторов, секретируемых клетками с мужским кариотипом. В экспериментах на животных показано, что удаление у эмбриона половых желез приводит к практическому отсутствию в организме половых гормонов и развитию женской особи независимо от кариотипа. Если у человека под влиянием каких-либо внешних факторов (стресс матери, прием ею фармакологических препаратов и другие воздействия) содержание андрогенов в крови плода резко уменьшится, то формирование гениталий и развитие организма будет идти по женскому типу, несмотря на мужской генотип XY.

Ошибки дифференцировки могут приводить к *гермафродитизму* – сочетанию у одного организма признаков того и другого пола.

Процессы, связанные с размножением позвоночных, носят циклический характер, гораздо ярче выраженный у женских особей.

Самцы приматов обычно способны к половой активности после достижения половой зрелости на протяжении всей жизни. У женских особей репродуктивный период заканчивается наступлением менопаузы – полной остановкой циклической активности половых желез в результате прекращения функции яичников, связанной с возрастным истощением запаса фолликулов в яичниках; у женщин обычно наступает в возрасте от 45 до 55 лет. Периодически повторяющийся ряд изменений половой активности у самок млекопитающих называется эстральным или половым циклом. Эстральный цикл складывается из следующих стадий:

- 1 – короткий период полной готовности к размножению, сопровождающийся половым влечением (эструс);
- 2 – период, во время которого оказавшиеся напрасными приготовления к размножению подвергаются регрессии (метэструс);
- 3 – период покоя (диэструс);
- 4 – период активных подготовительных изменений к размножению (проэструс).

Продолжительность и сроки полового цикла у разных животных сильно варьируют – от моноэстральных видов с одним циклом размножения в год до полиэстральных с несколькими циклами в год. Для млекопитающих более типичен полиэстральный ритм, хотя многие факторы могут изменять его: наступление беременности, голодание, экстремальные условия внешней среды, заболевания. Многие животные, у которых в естественных условиях бывает лишь по одному сезону размножения в год, в искусственных условиях переходят на полиэстральный ритм. У млекопитающих решающим фактором, запускающим эстральный цикл, вероятнее всего является свет. После того как продолжительность светлого времени суток достигает необходимого порога, нейро-эндокринная система начинает вырабатывать достаточное количество гормонов, которые запускают цикл размножения.

У человека половой цикл женщин называют менструальным и разделяют на три главные фазы:

- 1 – собственно менструация, т. е. выделение из матки крови, слизи и клеточного детрита, наступает примерно 1 раз в 28 дней;



обычно начинается в возрасте 12–14 лет и продолжается до менопаузы (окончания репродуктивного периода);

2 – пролиферативная (фолликулярная) фаза, характеризующаяся восстановительными и ростовыми процессами слизистой оболочки матки и заканчивающаяся овуляцией яйцеклетки;

3 – секреторная фаза, при которой матка становится готовой к имплантации зародыша и обеспечению его питанием.

Если беременность не наступила, цикл повторяется. Физиологическая активность всех структур репродуктивной системы взаимосвязана и координируется соответствующими гормонами гипоталамуса, гипофиза и собственно половых желез (эстрогенов и прогестерона у женщин и андрогенов, в основном тестостерона, у мужчин) (лекция 9).

Существуют разные системы полового размножения и, соответственно, эволюционных половых стратегий особей женского и мужского пола.

**Полигамия.** Существуют два типа полигамии: полигиния, при которой один самец спаривается со многими самками, и полиандрия, при которой одна самка спаривается не с одним, а с несколькими самцами. Полигиния возникает в случаях, когда самка получает больше какого-либо лимитирующего ресурса (пищи при ее ограниченном количестве; защиты от хищников; помощи в выращивании потомства), если она присоединяется к самцу и его гарему, чем в случае образования пары с одиноким самцом. При полигинной структуре сообщества образуется группа из нескольких самок и одного или нескольких самцов, при этом спаривается с самками только доминантный самец. Например, в гаремах морских слонов в 88% копуляций участвует всего 4% самцов. Но полигиния возможна только в том случае, если забота о потомстве может быть обеспечена только самкой без участия самца. Полиандрия встречается гораздо реже, чем полигиния (разные группы птиц, как якана, самки которой откладывают яйца и оставляют их насиживать брачным партнерам; некоторые виды млекопитающих).

**Моногамия.** Моногамные союзы возникают, когда для выращивания потомства необходимо участие обоих родителей. У моногамных видов животных самец в течение более или менее продолжи-

тельного срока спаривается с одной определенной самкой и обычно принимает участие в заботе о потомстве. Моногамия наблюдается у многих птиц (лебеди, аисты, орлы, грифы, гуси), которые соединяются в пары на всю жизнь, на несколько лет или только на один сезон. Среди млекопитающих к моногамным относят волков, песцов, лисиц, барсуков, горностаев, бобров.

Экология вида также играет важную роль в определении его системы спаривания. Такие экологические факторы, как пища, вода, наличие необходимых территориальных условий, обуславливают распределение особей и их социальное поведение.

При половом типе размножения женская и мужская особи выполняют разные функции. Самки позвоночных являются лимитирующим фактором при половом размножении, т. к. яйцеклеток образуется гораздо меньше, чем мужских гамет – сперматозоидов. Половой диморфизм, связанный с разделением функций, проявляется уже на уровне гамет – подвижные мелкие мужские сперматозоиды с упрощенным строением отвечают за встречу гамет и образование зиготы, крупные малоподвижные женские яйцеклетки с достаточным количеством цитоплазмы, запасных питательных веществ и комплексом всех необходимых клеточных органелл обеспечивают развитие зиготы (лекция 5). У млекопитающих помимо образования яйцеклеток, требующего бóльшего вклада энергетических ресурсов, женские особи должны нести затраты на развитие потомства от стадии зиготы до рождения и затем выкармливать детенышей молоком и заботиться о них до достижения определенной самостоятельности, на что тратится большое количество энергии. Эволюционный успех самки определяется числом яйцеклеток, которые развились в полноценную взрослую особь, способную в свою очередь участвовать в репродуктивных процессах; таким образом, от самки требуется выбор партнера, который обеспечит потомство «хорошим» набором генов. Мужские гаметы производятся в большом количестве на протяжении всего репродуктивного периода самца, таким образом, эволюционный успех самца не лимитирован их количеством, но определяется оплодотворением как можно большего числа яйцеклеток. Эта общая закономерность может варьировать в зависимости от используемой видом системы спаривания и экологических факторов

(распределение пищи, распространение хищников и другие). Разница в репродуктивных затратах женских и мужских особей особенно велика у полигамных видов, т. к. в этом случае представители разных полов несут и разные затраты на выращивание потомства; таким образом, у полигамных видов особи того пола, который должен вкладывать больше энергетических ресурсов, более разборчив в выборе брачного партнера. Так как значимость выбора полового партнера неодинакова при полигамной системе спаривания, у видов, практикующих эту систему, более выражен половой диморфизм и особи того пола, который выбирают, должны демонстрировать свою привлекательность: самки при полиандрии и самцы при полигинии (лекция 5). У моногамных видов, хотя затраты самки на образование гамет остаются по-прежнему большими, оба пола вкладывают много энергетических ресурсов на выращивание потомства, так что и самки, и самцы должны проявлять разборчивость в выборе брачных партнеров; в этом случае поведение особей того и другого пола у этих видов и их роли в размножении более сходны и половой диморфизм не выражен.

Согласно предположению В. А. Геодакяна, дифференциация полов – это экономная форма информационного контакта со средой, специализация по двум главным пунктам эволюционного процесса – консервативному и оперативному, при этом женские особи обеспечивают первый путь, сохраняя удачные приобретения, а мужские, тестирующие новые признаки, представляют собой авангард эволюции<sup>33</sup>.

Современный *Homo sapiens* предположительно возник от полигинного предка, но является преимущественно моногамным видом. Моногамия была, вероятно, следствием возникновения в процессе эволюции человека изменений в онтогенезе, а именно рождения совершенно самостоятельного детеныша и удлинения периода его взросления, что требовало очень много энергии и времени и могло осуществляться только усилиями обоих родителей. Возможно, возникновению моногамии у первобытных людей способствовал и новый фактор, появляющийся только у человека – обладание соб-

---

<sup>33</sup> Геодакян В. А. Эволюционная теория пола // Природа. – 1991. – № 8. – С. 60–69.

ственностью, которую можно было передать своим потомкам. Получение в наследство каких-то ресурсов (одежда, орудия, жилище) должно было давать существенное преимущество для выживания и развития потомства. Моногамный брак давал уверенность, что эти ресурсы достаются детям, которые несут гены своих родителей.

Равная вероятность образования пар любого индивида одного пола с любым индивидом противоположного пола в этой же популяции называется панмиксией. Влияние подбора пар на распределение генов в той или иной популяции играет основополагающую роль в генетике популяций. С учетом некоторых допущений при панмиксии частоты генов при смене поколений остаются прежними. Отклонения от панмиксии могут происходить в двух основных направлениях: особи, состоящие между собой в родстве, могут образовывать пары чаще (инбридинг) или реже (аутбридинг), чем при случайном подборе пар. Самый тесный инбридинг в природе – самоопыление растений. Продолжительный инбридинг у животных часто ведет к снижению жизнеспособности и плодовитости, т. к. сопровождается увеличением гомозиготности. Гетерозиготы, которые обладают разными аллельными вариантами гена, могут проявлять большую пластичность при адаптивных процессах. Кроме того, переход рецессивных генов, кодирующих неблагоприятные для жизни признаки, в гомозиготное состояние позволяет проявляться ранее скрытым «вредным» признакам. Примером инбридинга у человека являются браки брат-сестра или родитель-потомок, которые в человеческом обществе допускались в очень редких случаях (в династии Птолемеев, в государстве инков), а также браки между племянницей и дядей (племянником и теткой) или между двоюродными братом и сестрой, которые разрешены в некоторых государствах. Близкородственные браки раньше имели место в небольших и изолированных островных популяциях, некоторых религиозных сектах, сельских районах на севере Швеции, в высокогорных альпийских деревнях Швейцарии, в еврейских общинах многих городов Германии; они приводили к возрастанию уровня гомозиготности генов, что выражалось в увеличении коэффициента инбридинга и могло иметь значение с медицинской точки зрения. Так, риск появления врожденных уродств у детей, рожденных в браках между кузенами, увеличи-

вается по сравнению с фоновым на 1,7–2%; смертность среди детей в таких браках больше на 4,4% по сравнению с фоновой. Однако в современном мире в связи с его большей открытостью и усилением миграционных процессов ситуация быстро меняется и замкнутость изолятов повсеместно и необратимо разрушается. Считается, что это является одной из возможных причин акселерации (см. лекцию 6).

Существуют аналогичные инбридингу и аутбридингу системы положительного и отрицательного ассортативного скрещивания: особи, имеющие фенотипическое сходство и, следовательно, тенденцию к генетическому сходству, образуют пары чаще или, соответственно, реже, чем по закону случая. В отличие от аутбридинга и инбридинга, затрагивающих весь геном, ассортативные скрещивания имеют отношение только к отдельным генам, отвечающим за экспрессию того фенотипически проявляющегося признака, в отношении которого проявляется предпочтение или отталкивание. Применительно к человеку положительная ассортативность по биологическим признакам отмечается в отношении роста и умственного развития; последнее более выражено в области высоких и низких значений интеллекта, при средних значениях IQ корреляция слабее. Описана положительная ассортативность браков по шизофрении и другим психическим заболеваниям. Отрицательное ассортативное скрещивание наблюдается при образовании брачных пар между рыжеволосыми людьми.

У человека большее значение в качестве факторов, препятствующих чисто случайному заключению браков, имеют индивидуальные предпочтения в выборе и социальные факторы (образование, расовая и национальная принадлежность, религия, социальное положение). Заключение браков обросло всевозможными правилами и обычаями. Брак, или брачный союз, – это регулируемая обществом семейная связь между людьми. Как правило, брак подразумевает ведение супругами совместного хозяйства и наличие общего имущества, передаваемого по наследству, а также воспитание ими детей. В человеческом обществе в разные периоды были приняты разные брачные союзы. Промискуитет (лат. *prōmiscuus* – смешанный, общий) – неупорядоченные, ничем и никем не ограниченные половые связи со многими партнерами, был характерен, как предполагается,

в первобытном человеческом обществе на стадии, которая предшествовала возникновению семьи и брака. Групповой брак – брачное сожителство нескольких женщин с несколькими мужчинами, считался древнейшей формой брака и постулировался как этап развития брачно-семейных отношений, в дальнейшем сменившимся парным браком, однако этнографически не был засвидетельствован и в настоящее время его существование считается недоказанным. Полигиния – одновременное состояние мужчины в браке с несколькими женщинами, является одной из исторических форм брака. Наиболее часто полигиния реализовывалась в форме семьи гаремного типа. В настоящее время в большинстве стран мира полигиния запрещена, но существует в мусульманских странах, хотя и с ограничениями (в шариате – единой системе законов и предписаний в исламе, регулирующих жизнь мусульманина – есть ограничение на количество жен – не более четырех). Полиандрия – одновременное состояние женщины в браке с несколькими мужчинами, более редкое явление и в человеческом обществе, и в природе, в XIX в. встречалась у алеутов и некоторых групп эскимосов; позднее сохранилась у некоторых этнографических групп в Южной Индии, у народов Тибета и Гавайских островов. Моногамия – форма брака, при которой в брачном союзе находятся два представителя противоположных полов, в настоящее время имеет несколько вариантов и является наиболее распространенной и общепринятой формой полового союза.

Необходимо отметить, что в природе для всех животных тип полового союза – это строго видовой признак, характерный для всех особей одного вида. *Homo sapiens* – единственный вид, представители которого практикуют несколько разных типов половых союзов.

## Лекция 11.

# ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ И ЕЕ РЕГУЛЯЦИЯ

В биологии под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство. Популяция в определенной степени изолирована от соседних таких же совокупностей особей данного вида, внутри же заметные изоляционные барьеры отсутствуют, что позволяет практически осуществляться той или иной степени панмиксии (см. лекцию 4).

Популяции являются важнейшими экологическими единицами; их существование определяется наличием подходящих условий (климата, питательных веществ, пространства и др.). Для каждой популяции характерна своя особая экологическая ниша (функциональная роль популяции в данной экосистеме), определенные генфонд, плотность, тип распространения и возрастная структура. Основными факторами, определяющими численность популяции, являются репродуктивный потенциал организмов и сопротивление среды. Репродуктивный потенциал – видоспецифичный показатель скорости, с которой численность популяции могла бы расти при наличии неограниченных ресурсов и при полном отсутствии любых факторов, препятствующих росту и размножению составляющих ее членов. В этих условиях число организмов должно увеличиваться экспоненциально, т. е. в геометрической прогрессии (рис. 42). Репродуктивный потенциал определяется биологическими особенностями, свойственными каждому виду, а также зависит от возрастной структуры популяции и в случае полового размножения от соотношения в ней особей женского и мужского пола. Сопротивление среды соответствует всей совокупности лимитирующих биотических и абиотических факторов, которые препятствуют реализации репродуктивного потенциала. Максимальное число особей какого-либо вида, которое данная среда может обеспечивать всем необходимым в течение неопределенно долгого времени, называется поддерживающей емкостью среды для этой популяции. Величина популяции может превысить емкость среды, но не сможет удержаться на этом уровне в течение длительного времени.

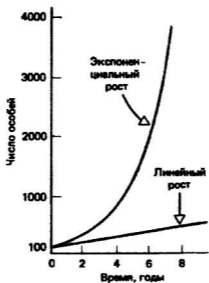


Рис. 42. Различные типы роста численности популяций<sup>34</sup>

Экспоненциальный тип роста характерен для природных популяций, заселяющих новые благоприятные для их жизнедеятельности местообитания, где они не имеют конкурентов и врагов и где смертность их самих и их потомков до достижения половозрелого состояния незначительна. Так, подобные взрывы численности наблюдаются при заселении бактериями пищеварительного тракта новорожденного животного. Другим примером может быть заселение кроликами Австралии, история которой богата неудачными интродукциями живых организмов. В 1859 г. в Австралию было завезено около 20 кроликов, которые раньше здесь не водились. Благоприятные условия жизни и отсутствие естественных врагов способствовали быстрому размножению кроликов, которые отличаются большой плодовитостью: одна самка за год рождает до 40 крольчат. В результате к 1900 г. численность кроликов достигла примерно 20 млн особей. Такое количество стало представлять большую проблему: кролики буквально уничтожали всю растительность, опустошая посеы и пастбища; многие аборигенные виды растений и животных Австралии оказались на грани исчезновения, а почвы, лишённые естественного растительного покрова, стали подвергаться сильней-

<sup>34</sup> Кемп П., Армс К. Введение в биологию: пер. с англ. — М.: Мир, 1988. — С. 156.



шей эрозии. Несмотря на вынужденные активные действия людей по уничтожению кроликов (их отстреливали, травили, ставили на них капканы, строили заграждения; для борьбы с кроликами привезли и акклиматизировали кактус опунцию, планируя использовать ее в качестве живой колючей изгороди – но опунция сама превратилась в злостный сорняк, с зарослями которой быстро перестали справляться), число кроликов продолжало расти и к 1950 г. превысило 600 миллионов. Тогда австралийцы применили против кроликов «биологическое оружие» – интродуцировали ДНК-содержащий вирус миксоматоза, который за два года уничтожил огромное количество кроликов – около 500 миллионов особей. Однако зверьки выработали к вирусу иммунитет, и оставшиеся в живых вновь стали активно плодиться, так что к 1990-м гг. их число достигло 300 миллионов. В 1995 г. вновь пришлось прибегнуть к «помощи» инфекционных агентов – на этот раз был использован РНК-содержащий вирус, вызывающий высоко контагиозную вирусную геморрагическую болезнь кроликов, которая характеризуется множественными кровоизлияниями во всех органах. Болезнь поражает только кроликов, вызывая их быструю гибель через 2 суток после заражения. Хотя во многих районах Австралии этот вирус погубил более 85% особей, проблема кроликов до сих пор остро стоит в Австралии.

Экспоненциальный рост приводит к тому, что конце концов какой-нибудь из необходимых ресурсов оказывается использованным, что ограничивает дальнейшее увеличение численности популяции и стабилизирует ее размер на уровне, соответствующем поддерживающей емкости среды, с небольшими флуктуациями около этого значения. Такой тип роста называют логистическим (рис. 43).

В природных условиях динамика роста конкретной популяции зависит от множества факторов и всегда имеет более сложный характер. Начальный экспоненциальный рост может быстро сменяться остановкой, а затем резким сокращением численности популяции, когда гибель особей превышает их рождаемость. Через определенный промежуток времени численность небольшого количества выживших особей опять может начать быстро возрастать с последующим падением. Процесс повторяется, пока размер популяции не стабилизируется около приемлемого уровня, при этом рождаемость и смертность примерно уравновешивают друг друга (рис. 44).

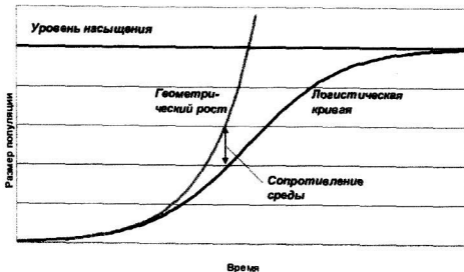


Рис. 43. Логистический тип динамики численности популяции<sup>35</sup>

Участие отдельной особи в определении численности популяции определяется тремя основными параметрами:

- числом потомков при каждом размножении;
- продолжительностью репродуктивного периода, а тем самым количеством актов размножения;
- сдвигом размножения на более ранний или поздний периоды жизни (рис. 45).

В стабильных условиях колебания численности природных популяций обычно не велики, что свидетельствует о наличии мощных регулирующих механизмов. Регулирующие факторы должны зависеть от плотности популяции, т. е. обуславливать гибель большей доли ее особей при более высокой плотности. К таким факторам относятся хищничество, паразитизм, инфекционные заболевания, а также так называемые факторы саморегуляции. В качестве последних выступают следующие процессы. Чрезмерная плотность популяции усиливает стресс, повышая частоту агрессивных контактов между особями. При перенаселенности родители ослабляют

<sup>35</sup> Иванов И. Ф. Использование логистической кривой для оценки стоимости компании на развивающемся рынке // Корпоративные финансы. – 2008. – №1 (5). – С. 47–62.

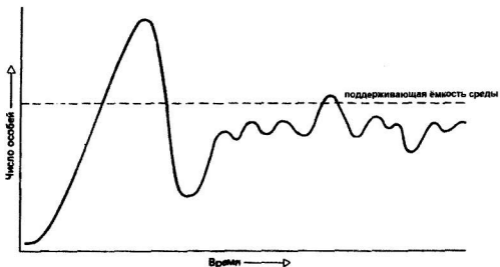


Рис. 44. Изменения численности небольшой популяции при интродукции в новую благоприятную среду<sup>36</sup>

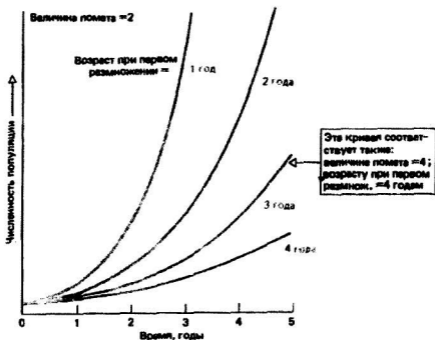


Рис. 45. Зависимость скорости роста популяции от времени начала размножения<sup>37</sup>

<sup>36</sup> Кемп П., Армс К. Введение в биологию: пер. с англ. – М.: Мир, 1988. – С. 160.

<sup>37</sup> Там же. С. 157

заботу о потомстве. Так, у тупай (*Tupaia glis*) при перенаселенности увеличивается содержание мочевины в крови, в результате чего происходит замедление развития или гибель потомства. Кроме того, при возрастании плотности популяции выше критической самки перестают метить своих детенышей специальным секретом, в результате чего они становятся добычей других тупай. У леммингов в полевых условиях также повышается концентрация мочевины в крови, когда плотность популяции достигает своего пика.

Численность популяции зависит от конкуренции за ресурсы между представителями одного вида и между представителями разных видов, если их ниши перекрываются.

Факторы, не зависящие от плотности (воздействия экстремальных климатических условий, природные катаклизмы, случайные неблагоприятные события), вызывают гибель части популяции, какой бы ни была ее плотность. Однако во многих случаях факторы внешней среды (наводнения, голод) могут действовать как зависящие от плотности: при неблагоприятных условиях особи в рассеянной популяции имеют больше шансов найти убежище или пищу.

Динамику численности популяции описывают дифференциальными уравнениями, параметрами которых служат константные характеристики  $r$  – врожденная скорость роста численности популяции и  $K$  – поддерживающая емкость среды. Виды, которые быстро размножаются, имеют высокое значение  $r$  и называются  $r$ -видами; виды с относительно низкими значениями  $r$  называют  $K$ -видами.  $K$ - и  $r$ -виды используют разные стратегии для выживания, соответственно,  $K$ - и  $r$ -стратегии.

Для популяций, придерживающихся  $r$ -стратегии, характерен быстрый экспоненциальный рост, приводящий к превышению поддерживающей емкости среды, за которым следует резкое падение численности популяции. Скорость роста таких популяций не тормозится при возрастании плотности, размеры популяции не стабильны.  $R$ -виды не всегда устойчивы на занимаемой территории, являются слабыми конкурентами и не становятся доминантным; они менее специализированы и поэтому лучше приспособлены к изменениям окружающей среды, что объясняет их широкое расселение в другие области. Представители  $r$ -видов имеют небольшие размеры, малую

продолжительность жизни, высокую плодовитость и короткое время генерации.

K-виды размножаются медленно и стабилизируют свою численность в зависимости от поддерживающей емкости среды, скорость их роста зависит от плотности популяции, размеры популяции достаточно постоянны. K-виды устойчивы на заселяемой территории, являются сильными конкурентами и могут становиться доминантными; они высоко специализированны и, как следствие, менее устойчивы к изменениям окружающей среды; расселяются медленно. Представителей K-видов отличают крупные размеры, большая продолжительность жизни, низкая плодовитость, продолжительное время генерации.

Примерами r-стратегов являются бактерии, многие насекомые и однолетние растения; K-стратегии используют деревья, крупные хищные птицы, многие позвоночные, в том числе и человек. Считается, что в процессе эволюции вид может менять стратегии, при этом смена условий окружающей среды способствует переходу к r-стратегии, стабильные условия благоприятствуют отбору K-стратегий. K- и r-видам соответствует и разное отношение к потомству. K-виды имеют немногочисленное потомство, о котором проявляют большую заботу; r-виды слабо заботятся о многочисленном потомстве. Многие организмы занимают промежуточное положение.

Численность популяции определяется соотношением трех факторов: плодовитости (рождаемости), смертности и миграции.

Считается, что в среднем вид живет менее 10 млн лет и что из всех видов, когда-либо существовавших на Земле, 99% вымерли. В настоящее время описано около 1,9 млн видов, проживающих на планете.

На основании расчетов показано, что за всю историю вида *Homo sapiens* существовало около 100 млрд людей и с течением времени темпы роста неуклонно возрастали (рис. 46). Как предполагается, к 8-му тысячелетию до н. э. численность людей на всей планете составляла не более 10 млн человек. Суровые естественные условия и еще несовершенные, малопродуктивные способы хозяйствования, основу которых составляли охота и собирательство, ограничивали

рост популяций *Homo sapiens*. Одомашнивание животных и возникновение земледелия сопровождалось увеличением скорости прироста населения. К началу нашей эры на планете проживало уже примерно 300 млн. человек, и численность населения продолжала медленно, но неуклонно увеличиваться, хотя рост часто тормозился различными катаклизмами: войнами, эпидемиями, голодом. К 1500 г. население Земли удвоилось и составило примерно 600 млн. Скорость роста нарастала, и численность людей достигла в 1800 г. 1 млрд, в 1900 г. – 1,6 млрд. В 1950 г. население Земли составляло 2,5 млрд человек. Отметка в 3 млрд была пройдена в 1960 г., 4 млрд – в 1974, 5 млрд – в 1987 г., 6 млрд – в 1999 г. В настоящий момент (2010 год) численность населения планеты составляет более 6,8 млрд человек.

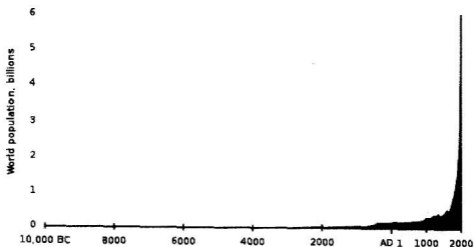
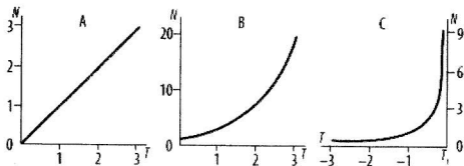


Рис. 46. Динамика численности населения планеты

До 60-х – 70-х годов XX в. численность населения мира росла с большим ускорением, возможно, по гиперболическому закону (рис. 46 и 47). Это объясняется снижением смертности за счет улучшения санитарно-гигиенических условий и, особенно в XX в., успехами медицины (см. лекцию 5). Темпы роста были различными в разных странах. С середины XX в. рост численности переместился в развивающиеся страны.



$$\frac{dN}{dT} = A, N = AT \quad \frac{dN}{dT} = \frac{N}{T_c}, N = N_0 \exp \frac{T}{T_c}, \quad \frac{dN}{dT} = \frac{N^2}{C}, N = \frac{C}{T_1 - T}$$

Рис. 47. Графики роста популяций А – линейный, В – экспоненциальный, С – гиперболический<sup>38</sup>

Быстрый рост населения земного шара часто называют «демографическим взрывом» (греч. *demos* – народ и *grapho* – пишу). Рост населения планеты похож на увеличение численности популяции бактерий или кроликов, только что попавших в благоприятную для жизни среду. Подобно всем взрывам численности, рост должен прекратиться, когда возникнет лимит ресурсов. Одним из жизненно необходимых ресурсов является пища, и население некоторых развивающихся стран испытывает нехватку продовольствия. Недостаточное, и особенно неполноценное, питание к тому же ослабляет защитные силы организма и делает его уязвимым ко многим заболеваниям. Особенно чувствительны к недостатку полноценных питательных веществ дети. Так, в бедных странах встречается заболевание квашиоркор – вид тяжелой дистрофии, связанной, в основном, с белковой недостаточностью. Впервые это состояние описала в 1935 г. С. Уильямс (*C. D. Williams*). Квашиоркор обычно возникает у детей от года до 4-х лет, хотя встречается и в более старшем возрасте, а также у взрослых. Недостаточность белка, часто сочетающаяся с дефицитом витаминов и микроэлементов, нарушает разви-

<sup>38</sup> *Катица С. П.* Парадоксы роста. Законы развития человечества. – М.: Альпина нон-фикшн, 2010. – 192 с.

тие ребенка, вызывает дистрофические изменения органов и тканей. Наблюдаются задержка роста, дистрофия мышц, отеки, поражения кожи, нарушение функции печени и центральной нервной системы, снижение иммунитета и вызванное этим тяжелое течение инфекционных болезней.

Предположение, что быстрый неконтролируемый рост народонаселения должен привести к голоду на Земле, было высказано Томасом Робертом Мальтусом (*Th. R. Malthus*; 1766–1834) в работе «Опыт о законе народонаселения» (*«Essay on the Principle of Population»*). Теория народонаселения Т. Р. Мальтуса опиралась на положение, что численность народонаселения Земли растёт в геометрической прогрессии, тогда как производство продовольствия и других необходимых ресурсов – значительно медленнее, в арифметической прогрессии, так что рано или поздно человечество должно столкнуться с перенаселением планеты. Т. Р. Мальтус считал, что рост будет продолжаться до тех пор, пока не будут исчерпаны все имеющиеся ресурсы, а затем он будет ограничен катастрофами, такими, как голод, эпидемии, взрывы насилия. Теория приводила к заключению о необходимости ограничения рождаемости.

В последующем наряду со снижением смертности стала падать рождаемость, особенно в развитых странах, что привело к замедлению темпов роста и изменению динамики численности населения, которая стала приближаться к логистической закономерности. В начале XIX в. сознательного ограничения числа детей в семье придерживалось около 1% семейных пар, со временем их число росло и составило к началу XX в. 8%, к середине XX в. – 25% и к 80-м гг. – более 40%.

Замедление темпов роста сопровождается изменением возрастной структуры населения. Наглядно структуру популяции можно представить в виде гистограммы возрастного распределения, оценивая число женщин и мужчин разных возрастных групп и отображая это в виде графика (рис. 48).

Широкое основание пирамиды и узкая вершина свидетельствуют о высокой рождаемости и небольшой средней продолжительности жизни, тогда как узкое основание и более равномерное распределение по возрастным группам говорит о противоположных тенденциях: высокой продолжительности жизни и низкой смертности.



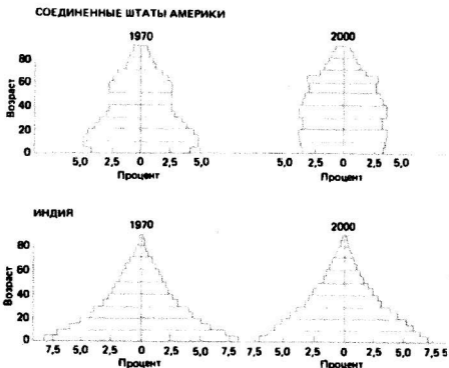


Рис. 48. Гистограммы возрастного распределения в разных странах<sup>39</sup>

В настоящее время согласно оперативной информации, поступающей из 227 международных статистических организаций, каждые 10 секунд на планете рождается 41 человек, но 18 умирает.

По последним данным, в последние десятилетия рост населения планеты происходит за счет менее развитых регионов (табл. 9). Самыми высокими темпами увеличивается число жителей Африки. Распределение людей по континентам представлено на рис. 49. Ежедневно в мире рождается 365 тысяч детей (рис. 50).

Рост населения планеты остро поставил вопрос о доступности ресурсов. Сегодня население Северной Америки, Западной Европы и Японии потребляет 80% ресурсов планеты. 31 страна с общей численностью населения более 1 млрд человек не имеет регулярного доступа к чистой воде. За последние 50 лет источники воды в странах Африки сократились на  $\frac{3}{4}$ , а в Азии — на  $\frac{2}{3}$ .

<sup>39</sup> Кемп П., Армс К. Введение в биологию: пер. с англ. — М.: Мир, 1988. — С. 173.

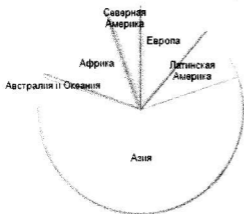


Рис. 49. Относительная численность населения планеты

Рис. 50. Относительное число ежегодно рождающихся детей

Таблица 9

Страны с наибольшей численностью населения (Олейник А. П., 2010)

№ п/п	Страна	Численность населения, млн чел.
1	Китай	1339
2	Индия	1184
3	США	309,6
4	Индонезия	243,0
5	Бразилия	196,8
6	Пакистан	185,5
7	Бангладеш	156,1
8	Нигерия	152,2
9	Россия	141,0
10	Япония	126,8

Сегодня снижение рождаемости в развитых странах является общемировым процессом (табл. 10 и 11). Известно, что суммарный коэффициент рождаемости для простого воспроизводства населения должен составлять 2,15 ребенка на семью, при более низком значе-

нии коэффициента численность населения снижается и нация начинает «стареть». Во Франции, несмотря на экономическое стимулирование рождаемости в течение многих лет, его значение составляет 1,9; в Германии – 1,3; в целом по ЕС 1,5. В России в настоящее время значение коэффициента составляет 1,3 (данные 2008 года). Изменить эту ситуацию в небольшие сроки невозможно, так как демографические процессы носят инерционный характер.

Таблица 10

Страны с наибольшей относительной долей детей (Олейник А. П., 2010)

№ п/п	Страна	Доля детей, %
1	Уганда	50,0
2	Нигер	49,6
3	Мали	48,3
4	Конго (Киншаса)	46,9
5	Сан-Томе и Принсипи	46,9
6	Чад	46,7
7	Буркина-Фасо	46,2
8	Бурунди	46,2
9	Йемен	46,2
10	Эфиопия	46,1

Таблица 11

Страны с наименьшей относительной долей детей (Олейник А. П., 2010)

№ п/п	Страна	Доля детей, %
1	Латвия	13,3
2	Италия	13,5
3	Словения	13,5
4	Япония	13,5
5	Чехия	13,6
6	Германия	13,7
7	Болгария	13,8
8	Украина	13,8
9	Литва	14,2
10	Белоруссия	14,3

Прогнозирование динамики численности человека не может основываться только на биологических закономерностях. Число людей и одомашненных животных уже сейчас не вписывается в общие правила (рис. 51).

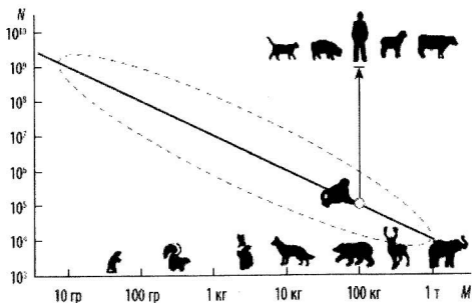


Рис. 51. Численность животных разных видов на Земле в зависимости от их массы<sup>40</sup>

По расчетам, к 2050 г. на Земле будет жить более 9 млрд человек (рис. 52). Дальнейшее развитие событий будет, в основном, зависеть от среднего уровня рождаемости на планете. Предполагается, что к 2050 г. прирост численности достигнет своего пика, после чего начнет снижаться, так что человечество, по-видимому, остановится перед 10-миллиардным рубежом.

<sup>40</sup> Катица С. П. Парадоксы роста. Законы развития человечества. – М.: Альпина нон-фикшн, 2010. – 192 с.

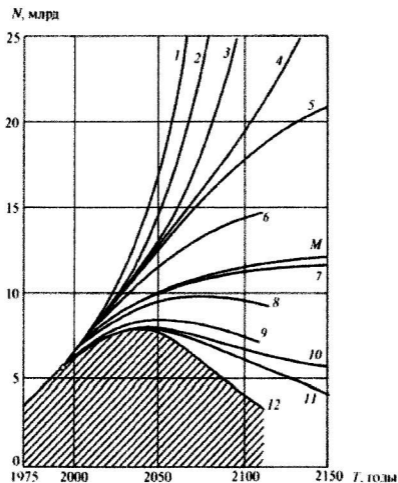


Рис. 52. Динамика прогнозируемого роста численности человечества при разных показателях рождаемости от постоянной рождаемости (1) через постепенное ее снижение до быстрого спада (12)<sup>41</sup>

<sup>41</sup> Капица С. П. Феноменологическая теория роста населения Земли // Успехи физических наук. — 1996. — Т. 166. — №1. — С. 71.

## Лекция 12. ГОМЕОСТАЗ

Гомеостаз (греч. *homoios* – подобный, сходный и *stasis* – стояние, неподвижность) – это способность биологической системы противостоять возможным изменениям и сохранять относительное постоянство структуры и свойств. Гомеостаз существует на различных уровнях биологической организации – от молекулярного до популяционного – и обеспечивается сложным комплексом регуляторных механизмов.

Впервые идея о существовании процессов, обеспечивающих постоянство внутренней среды сложного многоклеточного организма, была выдвинута в середине XIX в. Клодом Бернаром (*C. Bernard*, 1813–1878). На основе наблюдений он пришел к заключению, что все проявления жизни обусловлены конфликтом между силами, которые имеет в своем распоряжении организм, и окружающей средой. Жизненный конфликт в организме проявляется метаболическими процессами двух противоположных типов: синтезом (анаболизмом) и распадом (катаболизмом). Результатирующей их взаимодействия является приспособление организма к условиям внешней среды.

К. Бернар выделял три различные формы жизни: латентную, осциллирующую и постоянную, или свободную, жизнь.

Латентная жизнь представляет собой состояние, при котором происходит полное подавление метаболизма и жизнь внешне не проявляется. Латентная жизнь встречается и в растительном, и в животном мире (семена растений, цисты низших животных); она наблюдается даже у организмов с такими высокоспециализированными тканями, как мышечная, железистая, нервная. Латентная жизнь имеет место в качестве стадии онтогенетического развития или при неблагоприятных обстоятельствах, она может продолжаться довольно долго, но не является беспредельной.

К осциллирующей относится жизнь, проявления которой зависят от внешней среды. Она характеризуется сменой периодов активности и резкого подавления жизнедеятельности. Если наступление латентной жизни часто вызывается недостатком влаги, то для осциллирующей жизни очень важным фактором является также тем-

пература окружающей среды. Примером могут служить беспозвоночные, уровень жизнедеятельности которых полностью зависит от условий окружающей среды, а также позвоночные с периодами покоя в онтогенезе: диапаузой, эстивацией и гибернацией (см. лекцию 6). При гибернации понижение внешней температуры сопровождается снижением температуры тела и вызывает торможение функций центральной нервной системы, замедление скорости обмена, уменьшение потребления кислорода, резкое снижение частоты дыхания и пульса. В этом состоянии организм становится менее чувствительным к различным травмирующим воздействиям, что используется в настоящее время в медицинской практике (метод гипотермии при сложных хирургических операциях).

Явления латентной и осциллирующей жизни, по К. Бернару, позволяют животным переносить крайне неблагоприятные жизненные условия.

Постоянная, или свободная, жизнь характерна для животных с наиболее высокой организацией, которые остаются активными при любых изменениях окружающей среды. Для объяснения феномена стабильного функционирования органов и тканей при меняющихся внешних условиях К. Бернар ввел термин «внутренняя среда организма», к которой он отнес всю жидкую среду организма, омывающую клетки и ткани: плазму крови, лимфу, межтканевую жидкость, — и постулировал, что для каждого высокоорганизованного организма существует две среды: внешняя, в которой находится организм, и внутренняя, в которой живут клетки и ткани. Если организм способен поддерживать на относительно постоянном уровне основные параметры внутренней среды, то клетки и ткани существуют в стабильных условиях, независимо от состояния внешней среды, в которой живет сам организм. В результате организм создает для компонентов своего тела, т. е. для себя, своеобразные «оранжерейные» условия и становится свободным от среды. К. Бернар сформулировал заключение, ставшее классическим: «Постоянство внутренней среды является условием свободной и независимой жизни»<sup>42</sup>.

---

<sup>42</sup> Цит. по *Горизонтов П. Д.* Гомеостаз, его механизмы и значение // *Гомеостаз* / под ред. П. Д. Горизонтова. — М.: Медицина, 1976. — С. 7.

Эта свободная жизнь является результатом тесных взаимоотношений между внутренней средой и внешними факторами.

К основным необходимым для жизни компонентам К. Бернар относил воду, кислород, соответствующую температуру и питательные вещества, необходимые для построения элементов организма и создания резервов. При изменениях внешних условий постоянство этих компонентов внутри организма поддерживается физиологическими механизмами под контролем нервной системы.

В дальнейшем У. Кэннон (*W. Cannon*, 1871–1945), анализируя способность организма поддерживать устойчивое физиологически нормальное состояние в течение длительного времени на фоне многочисленных неблагоприятных воздействий, пришел к аналогичному заключению о значимости постоянства внутренней среды организма. В своей работе «Мудрость тела» (*«The wisdom of the body»*) он ввел термин «гомеостаз» для обозначения процессов координации физиологических процессов, обеспечивающих устойчивое состояние целостного организма.

У. Кэннон расширил список параметров внутренней среды, которые должны поддерживаться в достаточно узких границах, и разделил их на материалы, обеспечивающие клеточные потребности (вещества для образования энергии, роста и восстановления – глюкоза, белки, жиры; вода; хлорид натрия, кальций и другие неорганические вещества; кислород; регуляторные соединения), и факторы, влияющие на клеточную активность (осмотическое давление; температура; концентрация водородных ионов – pH среды). Современные исследования привели к необходимости выделить еще механизмы, обеспечивающие структурное и функциональное единство организма: наследственность; регенерацию и репарацию; иммунобиологическую реактивность.

Процесс поддержания в постоянных границах значений важнейших параметров внутренней среды организма базируется на их регуляции по принципу отрицательной обратной связи.

Обратная связь (англ. *feedback*) в расширенном смысле означает ответную реакцию на какое-либо действие или событие. Возможны два типа обратной связи: положительная и отрицательная. Основой отрицательной обратной связи является принцип Ле Шателье – Бра-



уна (Анри Луи Ле Шателье, фр. *H. L. Le Chatelier*, 1850–1936; Карл Фердинанд Браун, нем. *K. F. Braun*, 1850–1918), называемый также принципом смещения равновесия: если находящаяся в химическом равновесии система подвергается внешнему воздействию, в ней возникают процессы, стремящиеся ослабить эффект этого воздействия. Отрицательная обратная связь широко используется живыми системами самых разных уровней организации для поддержания гомеостаза. По принципу отрицательной обратной связи происходит регуляция клеточных механизмов (активность генов; ингибирование ферментов конечным продуктом метаболического пути), физиологических функций (терморегуляция; поддержание постоянной концентрации  $\text{CO}_2$  и глюкозы в крови; гипоталамо-гипофизарная регуляция уровня гормонов), популяционных параметров (численность популяции, см. лекцию 11).

При положительной обратной связи изменения какого-либо параметра или состояния способствуют дальнейшему отклонению от первоначального значения в том же направлении. Положительная обратная связь усиливает реакцию в ответ на изменение внешних параметров и таким образом оказывает дестабилизирующий эффект. Хотя она реже встречается в живой природе, но в определенных случаях также необходима организму, например при генерации потенциала действия в нейронах; в процессе свертывания крови. В эволюционном аспекте если отрицательная обратная связь поддерживает прежние устоявшиеся параметры, то положительная обратная связь способствует переходу к совершенно новому состоянию.

Для функционирования сложного многоклеточного организма в постоянно меняющихся условиях окружающей среды необходима высокая степень внутренней координации и регуляции. Существует определенная иерархия управления процессами гомеостаза. Низшие уровни отличаются достаточной автономностью – саморегуляцией, на высших уровнях эту функцию у животных выполняют две взаимосвязанные системы: нервная и эндокринная, – которые возникли и развивались параллельно по мере усложнения межклеточных связей вместе с увеличением размеров и сложности организма. Благодаря координированной деятельности нервной и эндокринной систем обеспечивается постоянство внутренней среды организма и приспособление к непрерывно меняющимся внешним воздействиям.

Информация, необходимая организму для жизнедеятельности, поступает в центральную нервную систему от многочисленных рецепторов, различающихся по строению и функции: механорецепторов, терморецепторов, хеморецепторов и фоторецепторов. Кроме того, у некоторых видов существуют структуры, способные воспринимать инфракрасное излучение (некоторые змеи), поляризованный свет (водные животные, некоторые насекомые), электрические поля (рыбы), магнитные поля (бактерии; в слабой степени, возможно, птицы и млекопитающие).

У одноклеточных организмов способность воспринимать стимул и отвечать на него присуща одной и той же клетке. У многоклеточных организмов возникает пространственное разобщение между стимулом и реакцией, и роли рецепторной структуры и эффектора выполняют разные клетки. Наиболее простой формой организации нервной системы является диффузная нервная сеть низших беспозвоночных животных (губок, гидр, актиний и медуз). Возбуждение в такой нервной сети распространяется по многочисленным взаимным связям нервных клеток по всем направлениям, диффузно. Более сложной формой является сегментарная организация нервной системы высших беспозвоночных животных (червей, насекомых). У этих животных иннервация имеющих одинаковое строение участков тела (сегментов) осуществляется нервными клетками, которые находятся в этих же сегментах и объединены в брюшную нервную цепочку.

У позвоночных животных происходит дальнейшее усложнение нервной системы. На головном конце образуются нервные центры – группы нервных клеток, к которым постепенно переходит управление основными функциями организма (процесс энцефализации; от *encephalon* – головной мозг). Дальнейшая эволюция приводит к формированию коры больших полушарий и все большему подчинению всех других отделов нервной системы этой новой структуре (процесс кортикализации).

Головной и спинной мозг составляют центральную нервную систему, основной функцией которой являются интегральная регуляция деятельности всех физиологических систем организма для обеспечения процессов его жизнедеятельности и приспособления к условиям внешней среды. У высших животных и человека веду-

щим отделом центральной нервной системы становится кора больших полушарий, которая отвечает также за психические процессы (сознание, мышление, память).

Среди функций организма выделяют вегетативные (лат. *vegetativus* – растительный), связанные с деятельностью внутренних органов. К ним относят процессы дыхания, кровообращения, пищеварения, выделения, обмена веществ, роста и размножения. Регуляция деятельности внутренних органов осуществляется через специальный эфферентный отдел нервной системы – вегетативную нервную систему, представляющую собой совокупность эфферентных нервных клеток спинного и головного мозга, а также клеток нервных узлов (ганглиев), иннервирующих внутренние органы. Важнейшей функцией вегетативной нервной системы является поддержание постоянства внутренней среды организма. Контролируя деятельность внутренних органов, вегетативная нервная система тем самым способствует и активной приспособительной деятельности организма во внешней среде, управляемой другими отделами нервной системы. Так, улучшение кровоснабжения скелетных мышц, повышение обмена веществ и функционального состояния нервных центров способствует двигательной активности, направленной на защиту организма или поиски пищи. Особенно значимо участие вегетативной нервной системы при экстремальных состояниях.

Вегетативная нервная система подразделяется на симпатическую и парасимпатическую. Различия между этими отделами заключаются, кроме анатомического расположения соответствующих нейронов центральной нервной системы и ганглиев, в использовании разных медиаторов при передаче сигнала на иннервируемые органы (для симпатической нервной системы – адреналина, для парасимпатической – ацетилхолина) и в характере влияния на деятельность внутренних органов.

Симпатическая нервная система участвует в протекании рефлекторных процессов, связанных с активной деятельностью организма, включая двигательные реакции: расширяет бронхи, учащает и усиливает сердечные сокращения, обеспечивает перераспределение крови, одновременно расширяя сосуды сердца и легких и сужая сосуды кожи и органов брюшной полости, стимулирует выброс де-

понированной крови из печени и селезенки, мобилизует углеводные источники энергии, активируя расщепление гликогена до глюкозы в печени, усиливает деятельность потовых желез. Деятельность ряда других систем угнетается под влиянием симпатического отдела: уменьшаются процессы мочеобразования, угнетается секреторная и моторная деятельность органов желудочно-кишечного тракта.

Парасимпатический отдел вегетативной нервной системы регулирует восстановительные процессы физиологических систем и во многих случаях вызывает противоположные эффекты: замедляет и ослабляет сердечные сокращения, сужает сосуды сердца, способствует образованию энергетических ресурсов, стимулируя синтез гликогена в печени и процессы пищеварения, усиливает процессы мочеобразования в почках.

Другой важной регулирующей системой является эндокринная система – система желез внутренней секреции. Эндокринная система принимает участие в обеспечении координации и интеграции основных процессов жизнедеятельности организма: роста, развития, размножения, адаптации, поведения, а также регуляции внутренней среды организма. Влияние эндокринной системы реализуется через гормоны, которые представлены разными классами веществ и для которых характерны высокая биологическая активность и дистантность действия. Центральным звеном эндокринной системы является гипоталамо-гипофизарный комплекс. Под влиянием нервных импульсов и соответствующих медиаторов гипоталамус образует активные вещества, регулирующие образование специфических гормонов гипофиза, которые, в свою очередь, влияют на продукцию гормонов в определенных эндокринных железах. Регуляция эндокринной системы осуществляется, как правило, по принципу отрицательной обратной связи и кроме того контролируется нервной системой.

Нарушение гормональной регуляции приводит к гипер-, гипо- или дисфункции желез внутренней секреции и развитию различных патологических состояний. К наиболее распространенным эндокринным заболеваниям относятся сахарный диабет, тиреотоксикоз и гипотиреоз, нарушения функций половых желез.

Нервная система действует быстро, ее эффекты четко локализованы; эндокринная система действует более медленно, эффекты носят генерализованный характер. В основе деятельности нервной системы лежит электрическая и химическая передача, а эндокринной – передача химического сигнала через систему кровообращения. При нервной регуляции реакция наступает немедленно, но длится обычно недолго; реакция на эндокринную регуляцию развивается медленней и длится дольше.

Одной из систем, участвующих в сохранении гомеостаза организма, является иммунная система. Роль иммунной системы – сохранение биологической индивидуальности организма. Все многоклеточные организмы на нашей планете, возникшие в результате полового размножения, являются уникальными биологическими объектами. Благодаря перераспределению генетического материала в процессе мейоза, даже потомки одних родителей имеют уникальный генетический набор, который является основой биологической индивидуальности любого живого организма, в том числе и человека. Эволюция способствует отбору определенных комбинаций генов, объединенных в одном организме, т. е. дает «зеленый свет» наиболее удачным комбинациям генов, тогда как неудачные варианты сходят со сцены. Иммунная система, контролируя биологическую индивидуальность организма, сохраняет это сочетание генов на протяжении его онтогенеза.

Осуществление этой функции реализуется на основе способности клеток иммунной системы – лимфоцитов узнавать свое и элиминировать чужое, не свое, чем бы оно не являлось – опасным инфекционным агентом, собственной клеткой с измененным вследствие мутационного процесса генотипом или трансплантируемым, жизненно необходимым, но чужеродным органом.

Во время процессов дифференцировки лимфоциты приобретают способность реагировать с разнообразными молекулами, за исключением собственных компонентов своего организма. Однако некоторые ткани изолированы от клеток иммунной системы гистогематическими барьерами на всех стадиях онтогенеза. Если в процессе онтогенеза в силу каких-либо нарушений лимфоциты получают возможность контактировать с клетками этих тканей, они реаги-

руют на них как на чужеродные вещества с вытекающими из этого последствиями. Кроме того, при нарушении нормального функционирования иммунной системы лимфоциты могут принимать за «чужие» компоненты собственного организма, что также приводит к развитию аутоиммунных заболеваний. Примером таких нарушений являются тиреоидит Хасимото (аутоиммунное поражение щитовидной железы) или инсулин-зависимый сахарный диабет (аутоиммунное поражение клеток поджелудочной железы, которые вырабатывают гормон инсулин). При этом нарушается выработка соответствующих гормонов, что приводит к появлению клинических признаков заболевания, обусловленного недостатком гормона. Если в качестве «чужих» компонентов иммунная система начинает воспринимать какие-либо вещества, широко представленные во многих или во всех тканях и клетках организма, возникает системное аутоиммунное заболевание. Примером может являться системная красная волчанка, при которой мишенью иммунных реакций становятся компоненты клеточного ядра; при этом поражаются многие органы и ткани, особенно почки, суставы, кожа. Неадекватное проявление иммунных реакций приводит к другому патологическому состоянию – гиперчувствительности, чрезмерной реакции, которая может возникать и на совершенно безобидные для организма вещества, такие, как шерсть домашних животных, пыльца различных растений, какой-либо пищевой продукт (коровье молоко, рыба, яичный белок, клубника, цитрусовые, шоколад, орехи) или лекарственные препараты. Формирование гиперчувствительности сопровождается развитием воспаления и повреждения тканей.

Взаимодействие с антигеном приводит к возникновению иммунной памяти – замечательной способности иммунной системы отвечать на повторный контакт с тем же антигеном более быстрой, сильной и эффективной реакцией. Это свойство лежит в основе самого успешного практического применения результатов иммунологических исследований – вакцинации, главного средства предупреждения инфекционных заболеваний.

В настоящее время существует более ста различных вакцин, которые защищают человека от сорока с лишним инфекций, вызываемых бактериями, вирусами, простейшими.

Явление гомеостаза представляет собой эволюционно выработанное свойство организма адаптироваться к внешним условиям. Адаптация (лат. *adapto* – приспособляю) – неотъемлемое свойство всего живого, процесс приспособления организма к изменяющимся условиям окружающей среды, параметры которой могут далеко отклоняться от привычного для организма уровня. Различают сохранение индивидуальной жизни в течение более или менее длительного промежутка времени (неполная адаптация) и возможность жизнедеятельности с поддержанием широкого диапазона реакций, включая продолжение рода (полная адаптация). В развитии адаптации выделяют два этапа: начальный этап – «срочная» несовершенная адаптация и последующий этап – совершенная долговременная адаптация. «Срочная» адаптация возникает непосредственно после воздействия и реализуется на основе уже готовых, ранее сформированных физиологических механизмов, часто на пределе физиологических возможностей организма. Долговременная адаптация формируется постепенно, в результате длительного или многократного воздействия на организм какого-либо внешнего фактора и приводит к качественно новому функционированию организма. Высокая степень адаптации к какому-либо фактору может сопровождаться снижением способности приспосабливаться к другим, отличным от первого факторам, т. е. чем более организм адаптирован, тем менее он адаптивен.

Ярким примером согласованной деятельности всех физиологических систем организма в процессе адаптивного ответа является реакция, направленная на сохранение гомеостаза организма в чрезвычайных условиях, – стресс.

Стресс (анг. *stress* – давление, напряжение) – неспецифическая общая реакция организма на воздействие, нарушающее его гомеостаз. Впервые этот термин использовал У. Кэннон при исследовании универсальной реакции организмов «бороться или бежать» (*fight-or-flight response*). Ганс Селье (*H. Selye*, 1907–1982) использовал термин «стресс» для описания синдрома общего адаптационного напряжения.

Еще во время обучения в Пражском университете Г. Селье обратил внимание на то, что начало любого инфекционного заболевания проявляется одинаковыми симптомами: повышением темпера-

туры, слабостью, потерей аппетита. Хотя для установления верного диагноза и назначения адекватной терапии требуется выявление специфических признаков болезни, и поэтому именно на них направлено внимание врачей, Г. Селье смог увидеть в сходных для разных инфекций признаках болезни универсальность ответной реакции организма. Впоследствии, исследуя реакции экспериментальных животных на различные повреждающие воздействия, он обнаружил неспецифичность некоторых параметров ответа на любое повреждение, аналогично заключениям своих студенческих наблюдений.

«Стресс есть неспецифический ответ организма на любое предъявление ему требования; ...кроме специфического эффекта, все воздействующие на нас агенты вызывают также и неспецифическую потребность осуществить приспособительные функции и тем самым восстановить нормальное состояние. Эти функции независимы от специфического воздействия. Неспецифические требования, предъявляемые воздействием как таковым, – это и есть сущность стресса»<sup>43</sup>.

Факторы, вызывающие стресс, называют стрессорами. Они могут быть самой разной природы, но сила их действия должна быть значима для организма. Стресс может вызываться резким повышением или понижением температуры, опасностью, сильной болью, тяжелым заболеванием, токсическим воздействием, травмой. Для человека, кроме того, характерны специфические виды стресса, например обусловленные информационной перегрузкой. При этом ответная реакция организма на любое экстремальное воздействие всегда имеет кроме специфических и общие неспецифические черты.

Стресс, являясь реакцией организма на стимулы, угрожающие сохранению гомеостаза, мобилизует адаптивные резервы организма. Проявления стресса опосредованы активацией симпатической вегетативной нервной системы, выбросом катехоламинов (адреналина и норадреналина) из мозгового вещества надпочечников и возрастанием в крови уровня кортикостероидов, гормонов коры надпочечников (рис. 53). В результате в организме возникают изменения, обеспечивающие сопротивление повреждающим воздействиям.

---

<sup>43</sup> Селье Г. Концепция стресса как мы её представляем в 1976 г. // Новое о гормонах и механизме их действия. – Киев: Наукова думка, 1977. – С. 27–51.



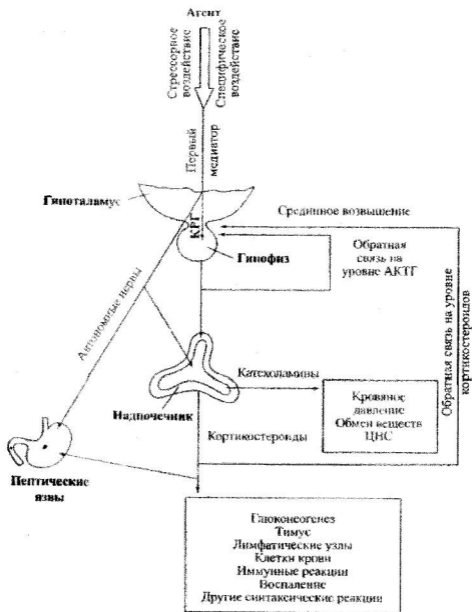


Рис. 53. Основные пути реализации ответа на стрессор<sup>44</sup>

Г. Селье выделил 3 стадии стресса (рис. 54):

1) реакция тревоги, при которой происходит мобилизация адаптационных возможностей организма: увеличивается частота и сила

<sup>44</sup> Селье Г. Концепция стресса как мы её представляем в 1976 г. // Новое о гормонах и механизме их действия. – Киев: Наукова думка, 1977. – С. 27–51.

сердечных сокращений, усиливается кровоснабжение мышц и мозга, повышается интенсивность дыхания, возрастает уровень глюкозы благодаря расщеплению гликогена до глюкозы в печени, стимулируется потоотделение;

2) стадия резистентности, когда организму удается ценой напряжения сохранять свои основные параметры; на этой стадии удерживаются на высоком уровне концентрация глюкозы, кровяное давление и преобладают процессы катаболизма, идет перераспределение ресурсов в пользу тех тканей, которые обеспечивают сопротивление организма, деятельность остальных (пищеварительная, репродуктивная, иммунная системы) подавлена;

3) стадия истощения, которая наступает при исчерпании защитных ресурсов; жизненно важные функции и сопротивляемость снижаются, восстановительные процессы подавлены, развивается гипотония, снижается уровень глюкозы, возможен фатальный исход.

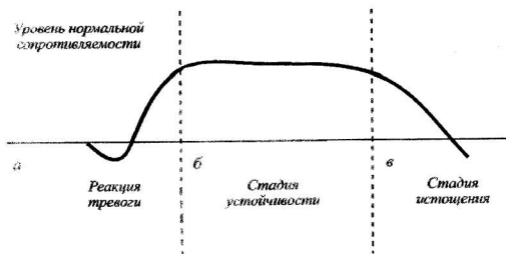


Рис. 54. Стадии стресса<sup>45</sup>

Стресс проявляется универсальной «триадой» – инволюцией тимуса и других лимфоидных структур, гипертрофией коры надпочечников и появлением кровоизлияний в слизистой желудочно-кишечного тракта.

<sup>45</sup> Селье Г. Концепция стресса как мы её представляем в 1976 г. // Новое о гормонах и механизме их действия. – Киев: Наукова думка, 1977. – С. 27–51.

Стресс может становиться неспецифической основой многих заболеваний (гипертоническая болезнь, ишемическая болезнь сердца, язвенная болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки, язвенный колит, кожные заболевания, иммунные нарушения, пограничные психические расстройства). Особенностью человека является большая частота возникновения психологических стрессов, что зависит от неадекватной интерпретации сигналов. Психологический стресс подчиняется общим закономерностям протекания реакции, но отличается резким подъемом уровня циркулирующего адреналина на фоне менее выраженного увеличения концентраций других гормонов стресса – норадреналина и кортизола.

Мобилизация всех доступных организму ресурсов позволяет в природных условиях сохранить основные параметры жизнедеятельности в критических ситуациях. Однако такая мощная ответная реакция чаще всего оказывается чрезмерной для человека, который находит другие, не биологические возможности выхода из экстремальных ситуаций. Таким образом, вызванные стрессом изменения в организме человека часто оказываются неадекватными и не находят реализации, что усугубляет дестабилизацию состояния организма.

# СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

## *Основная литература*

1. *Ярыгин В. Н., Васильева В. И., Волков И. Н., Синельщикова В. В.* Биология: учебник для мед. спец. вузов / под ред. В. Н. Ярыгина. – 8-е изд. – М.: Высшая школа, 2007. – Кн. 1. – 431 с.
2. *Ярыгин В. Н., Васильева В. И., Волков И. Н., Синельщикова В. В.* Биология: учебник для мед. спец. вузов / под ред. В. Н. Ярыгина. – 8-е изд. – М.: Высшая школа, 2007. – Кн. 2. – 334 с.
3. *Хомутов А. Е., Кульба С. Н.* Антропология: учеб. пособие. – Ростов-н/Д.: Феникс, 2007. – 378 с.

## *Дополнительная литература*

1. Биология человека: пер. с англ. / под ред. Дж. Харрисона. – М.: Мир, 1979. – 612 с.
2. *Бутовская М. Л.* Тайны пола. Мужчина и женщина в зеркале эволюции. – Фрязино: Век 2, 2004. – 368 с.
3. *Вишняцкий Л. Б.* Человек в лабиринте эволюции. – М.: Весь Мир, 2004. – 156 с.
4. *Дерягина М. А.* Эволюционная антропология. Биологические и культурные аспекты. – М.: Из-во УРАО, 1999. – 208 с.
5. *Дольник В. Р.* Непослушное дитя биосферы. – СПб.: ЧеРо-на-Неве, Паритет, 2003. – 320 с.
6. *Кемп П., Армс К.* Введение в биологию. – М.: Мир, 1988. – 671 с.
7. *Козлов А. И.* Пища людей. – Фрязино: Век 2, 2005. – 272 с.
8. *Крюи де П.* Охотники за микробами: Борьба за жизнь. – СПб.: Амфора, 2006. – 359 с.
9. *Курчанов Н. А.* Генетика человека с основами общей генетики: учеб. пособие. – СПб.: СпецЛит, 2006. – 175 с.
10. *Ламберт Д.* Доисторический человек. – Л.: Недра, 1991. – 256 с.
11. *МакКонки Э.* Геном человека: пер. с англ. – М.: Техносфера, 2008. – 288 с.
12. *Миллс С.* Теория эволюции: пер. с англ. – М.: Эксмо, 2008. – 208 с.

13. *Моррис Д.* Голая обезьяна. Человек с точки зрения зоолога. – СПб.: Амфора, 2001. – 269 с.
14. *Моррис Д.* Людской зверинец. Человек с точки зрения зоолога. – СПб.: Амфора, 2004. – 288 с.
15. *Ромер А., Парсонс Т.* Анатомия позвоночных: в 2 т. – М.: Мир, 1992. – 358 с., 406 с.
16. *Саган К.* Драконы Эдема. Рассуждения об эволюции человеческого разума: пер. с англ. – СПб.: Амфора, 2005. – 265 с.
17. *Смит К.* Биология сенсорных систем. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2009. – 584 с.
18. *Тегако Л., Кметинский Е.* Антропология. – М.: Новое знание, 2004. – 400 с.
19. *Тейлор Д., Грин Н., Стаут У.* Биология: в 3 т.: пер. с англ. / под ред. Р. Сопера. – 3-е изд. – М.: Мир, 2004. – 454 с., 436 с., 451 с.
20. *Тодоров И. Н., Тодоров Г. И.* Стресс и старение и их биохимическая коррекция. – М.: Наука, 2003. – 480 с.
21. *Травин А. А.* Вопросы крови: история с географией // Химия и жизнь. – 2003. – №1. – С. 36–40.
22. Физиология человека: в 3 т.: пер. с англ. / под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса. – М.: Мир, 1996. – 323 с., 313 с., 198 с.
23. Физиология человека: в 2 т. / В. М. Покровский, Г. Ф. Коротко, Ю. В. Наточин и др. / под ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротко. – М.: Медицина, 1998. – 368 с.
24. *Хрисанфова Е. Н., Перевозчиков И. В.* Антропология. – М.: Изд-во МГУ; Высшая школа, 2002. – 400 с.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Лекция 1.</i> Человек как биосоциальное существо .....	3
<i>Лекция 2.</i> Положение человека на эволюционном древе живых существ .....	16
<i>Лекция 3.</i> Происхождение и эволюция человека .....	31
<i>Лекция 4.</i> Биологическая изменчивость в популяциях современного человека .....	54
<i>Лекция 5.</i> Конституциональные типы человека .....	72
<i>Лекция 6.</i> Онтогенез человека.....	87
<i>Лекция 7.</i> Старение и продолжительность жизни.....	101
<i>Лекция 8.</i> Питание.....	119
<i>Лекция 9.</i> Временная организация биологических процессов ...	132
<i>Лекция 10.</i> Биология размножения.....	149
<i>Лекция 11.</i> Численность популяций и ее регуляция .....	166
<i>Лекция 12.</i> Гомеостаз .....	181
Список рекомендуемой литературы.....	195

Учебное издание

Кудаева Ольга Тимофеевна

# **ВВЕДЕНИЕ В БИОЛОГИЮ ЧЕЛОВЕКА**

Курс лекций

Редактор – *О. А. Разумова*  
Компьютерная вёрстка – *И. С. Сидоренко*

---

Подписано в печать 28.02.2011. Формат бумаги 60x84 1/16  
Печать RISO. Уч.-изд. л. 12,4. Усл. печ. л. 11,5  
Тираж 300 экз. Заказ № *30*.

---

НГПУ, 630126, г. Новосибирск, ул.Вилюйская, 28

