Реферат

**«Основные закономерности передачи наследственных свойств»**

**1. Дигибридное и полигибридное скрещивание**

Моногибридное скрещивание легко может быть получено в опыте. Однако в природных условиях скрещивание обычно происходит между особями, различающимися по многим признакам. Каковы же в этих более сложных случаях закономерности наследования? Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим дигибридное скрещивание, т. е. наследование двух пар признаков. В качестве примера обратимся вновь к разным сортам гороха, изученным Менделем. Исходными формами для скрещивания взяты, с одной стороны, сорт гороха с желтыми и гладкими семенами, с другой— с зелеными и морщинистыми. В этом скрещивании мы имеем дело с двумя аллелями. Одна аллель включает гены окраски семян (желтая, зеленая), вторая — формы семян (гладкая, морщинистая). Если для скрещивания взяты гомозиготные формы, то все потомство в первом поколении гибридов будет обладать желтыми гладкими семенами. Следовательно, в первой аллели доминантной (как это уже известно, нам из анализа моногибридного скрещивания) окажется желтая окраска, рецессивной — зеленая (аллель *А*—а). Во второй аллели (обозначим ее *B*—b*)* гладкая форма семян доминирует над морщинистой. При самоопылении или скрещивании между собой гибридов первого поколения произойдет расщепление. По фенотипу получится четыре группы особей в различных численных отношениях: на девять желтых гладких *(АВ)* будет приходиться три желтые морщинистые (Ab), три зеленые гладкие *(аВ)* и одна зеленая морщинистая *(ab).* В кратком виде это расщепление можно представить следующей формулой: *9АВ:ЗAb:ЗаВ:1ab*

Рассмотрим более подробно ход скрещивания и расщепления. Пользуясь принятыми символами, генотипы исходных гомозиготных родительских форм следует обозначить как *ААВВ* и *aabb.* Очевидно, исходя из гипотезы чистоты гамет, их половые клетки должны нести по одному гену от каждой аллели, т. е. гаметы будут у одной родительской формы *АВ,* а у второй — *ab.* В результате оплодотворения получится гибрид наследственного состава *АаВb.* Этот гибрид гетерозиготен по двум аллелям, но так как у него присутствуют гены *А* и *В,* то по фенотипу он сходен с одним из родителей. Результаты расщепления во втором поколении можно предсказать, если знать, какие гаметы получаются у дважды (по обеим аллелям) гетерозиготных гибридов первого поколения. Так как в гамете из каждой аллели может присутствовать только один ген (гипотеза чистоты гамет), то, очевидно, у двойных гетерозигот должны быть четыре сорта гамет, а именно: *АВ, АЬ, аВ* и *ab.* Встреча между любыми двумя из этих гамет, принадлежащих различным родителям, одинаково вероятна. Из четырех по два может быть 16 различных комбинаций. Все они представлены на таблице, где выписаны также все 16 образующихся при этом генотипов. Во всех 16 квадратах нарисованы также фенотипы соответствующих особей. Легко подсчитать окончательный результат расщепления *F2,* который уже приведен выше.

Когда скрещиваются организмы, различающиеся по признакам, в отношении которых наблюдается полное доминирование, то число возникающих во втором поколении гибридов различных генотипов значительно больше, чем число разных фенотипов. Как было показано, при дигибридном расщеплении наблюдается четыре разных фенотипа. Большинство их слагается из нескольких генотипов. Среди растений гороха, обладающих желтыми и гладкими семенами (фенотип *АВ),* как бы скрывается четыре разных генотипа, а именно; формы гомозиготные *(ААВВ),* гетерозиготы по признаку окраски семян *(АаВВ),* гетерозиготы по признаку формы семян *(ААВb)* и, наконец, формы гетерозиготные по обеим аллелям *(АаВb).* Таким образом, этот фенотип включает четыре разных генотипа. Растения с желтыми морщинистыми семенами (фенотип *Аb)* представлены двумя генотипами: гомозиготами *ААbb* и гетерозиготами *Aabb.* Два генотипа скрываются и за фенотипом с зелеными гладкими семенами *(аВ),* а именно *ааВВ* и *ааВb.* Что касается рецессивных форм сморщинистыми зелеными семенами, то они всегда гомозиготны и представлены одним генотипом *aabb.* Таким образом, число различных генотипических комбинаций у второго поколения гибридов *(F2)* оказывается равным девяти.

Рассмотренные количественные отношения между числом различных фенотипов и генотипов в *F2* при дигибридном скрещивании справедливы для аллелей сполным доминированием. Ясно, что в случаях промежуточного характера наследования число фенотипически различных форм будет больше. Если по 6 обоим признакам наследование промежуточное, то количество фенотически различных групп равняется числу генотипически различных групп.

Рис. 1. Скрещивание и ход расщепления в двух поколениях двух пород морских свинок, различающихся по двум аллелям – окраске и форме шерсти (дигибридное скрещивание).

Ход дигибридного скрещивания можно показать и на примере животных. На рисунке 1 изображено дигибридное скрещивание двух пород морских свинок: черных гладких с белыми мохнатыми. В данном случае черная окраска доминирует над белой, мохнатая шерсть — над гладкой. Из рисунка без дальнейших пояснений ясен ход скрещивания, который совершенно аналогичен рассмотренному дигибридному скрещиванию горохов.

**Второй закон Менделя.** Сопоставим результаты дигибридного и моногибридного скрещиваний. Если учитывать результаты расщепления по каждой аллели в отдельности, то легко видеть, что соотношение, характерное для моногибридного скрещивания, сохраняется. При рассмотренном выше дигибридном расщеплении у горохов отношение числа желтых семян *(А)* к зеленым *(а)* равняется 12:4 (3:1). То же касается и отношения гладких семян *(В)* к морщинистым *(b).* Таким образом, дигибридное расщепление представляет собой, по существу, два независимо идущих моногибридных, которые как бы накладываются друг на друга. Это может быть выражено алгебраически как квадрат двучлена (3+1)2 = 32 + 2хЗ+12, или, что то же самое, 9+3 + 3+1. Мы подошли, таким образом, к формулировке второго очень важного закона, установленного Менделем, который можно назвать **законом независимого распределения генов. Он гласит, что расщепление по каждой паре признаков (по каждой аллели) идет независимо от других пар признаков (относящихся к другим аллелям).**

**Цитологические основы дигибридного расщепления.** Как связать закономерности дигибридного расщепления с теми процессами, которые совершаются в половых клетках при их созревании и оплодотворении? Эти отношения поясняются на схеме (рис. 106). Диплоидный набор хромосом представлен здесь двумя гомологичными парами. В парных хромосомах расположены аллельные гены. В палочковидных хромосомах гены *А* (красные) и *а* (синие), в сферических хромосомах гены *В* (красные) и *b* (синие). В результате мейоза из каждой гомологичной пары хромосом в гаметах остается по одной (см. схему). В результате оплодотворения в двойной гетерозиготе *АаВb* в каждой паре хромосом будут разные гены одной аллели (на схеме красная и синяя). При редукционном делении у гибрида первого поколения *(F1)* в равном количестве образуется четыре сорта гамет. Это зависит от того, что при мейозе во время конъюгации хромосом, предшествующей их расхождению, взаимное расположение хромосом разных гомологичных пар носит случайный характер. Если, например, к одному полюсу отходит «синяя» палочковидная хромосома, то из другой пары с одинаковой долей вероятности может отойти или тоже «синяя», или же «красная». В результате оплодотворения и развития второго поколения гибридов *(F2)* одинаково вероятно образование 16 категорий зигот. На схеме все возможные комбинации хромосом в зиготах врисованы в квадрате.

Рис. 2. Цитологические основы дигибридного скрещивания. Хромосомы, несущие доминантные гены, красные, рецессивные – синие.

Зная, что аллельные гены локализованы в гомологичных хромосомах, мы можем несколько иначе изобразить ход дигибридного скрещивания и расщепления, чем мы это делали до сих пор, представив в формулах гомологичные хромосомы в виде черточек.

**Анализирующее скрещивание.** Все изложенное выше о закономерностях в характере наследования признаков ясно показывает, что по фенотипу организма нельзя судить с достаточной полнотой о его наследственной структуре — его генотипе. Например, горох с желтыми гладкими семенами может быть гомозиготным (генотип *ААВВ),* а может быть и дигетерозиготным *(АаВb)* или гетерозиготным по одной аллели *(ААВb* и *АаВВ).* Определить генотип можно лишь по характеру расщепления гибридного поколения. Определение генотипа не только представляет теоретический интерес, но также имеет и большое практическое значение при селекционной работе по выведению или улучшению пород и сортов.

При этом широко используется *анализирующее скрещивание,* которое представляет собой скрещивание особи, генотип которой мы хотим определить, с формой чисто рецессивной по изучаемым аллелям. Такое скрещивание имеет большие преимущества, заключающиеся в том, что позволяют в первом же поколении гибридов определить гаметы анализируемой формы. Действительно, чисто рецессивная форма всегда гомозиготна. Например, зеленые морщинистые семена гороха имеют генотип *ааbb* и дают гаметы только одного вида — *ab.* Допустим, что горох, обладающий зелеными морщинистыми семенами, мы скрестили с горохом с желтыми и гладкими семенами, генотип которых нам неизвестен, и получили потомство, в котором 25% растений обладают желтыми гладкими семенами, 25% — желтыми морщинистыми, 25% — зелеными гладкими и 25% — зелеными морщинистыми. Очевидно, можно утверждать, что она образовывала 4 сорта гамет в равных количествах, т. е., другими словами, была гетерозиготной по двум аллелям.

Допустим, что в другом аналогичном скрещивании растений с теми же признаками мы не получили в потомстве никакого расщепления и все растения оказались имеющими лишь доминантные признаки по изучаемым аллелям (т. е. желтые гладкие семена). Это будет указывать на то, что взятая нами особь была доминантной гомозиготной *(ААВВ).* Этот случай уже был разобран подробно выше (54).

1. **Явление сцепленного наследования**

Независимое распределение наследственных факторов (второй закон Менделя) основано на том, что гены, относящиеся к разным аллелям, размещены в разных парах гомологичных хромосом. Естественно возникает вопрос: а как же будет происходить распределение разных (неаллельных) генов в ряде поколений, если они лежат в одной и той же паре хромосом? Уже чисто теоретически следует допустить, что такое явление должно иметь место, ибо число генов, которое удается установить путем гибридологического анализа, во много раз превосходит число хромосом. Очевидно, что к генам, находящимся в одной хромосоме, закон независимого распределения (второй закон Менделя) неприложим и закон этот должен быть ограничен лишь теми случаями, когда гены разных аллелей находятся в разных хромосомах.

Вопрос о закономерностях наследования при нахождении генов в одной хромосоме был тщательно изучен Т. Морганом и его школой. Основным объектом исследований служила небольшая плодовая мушка дрозофила. Это насекомое исключительно удобно для генетической работы. Мушка легко разводится в лабораторных условиях, плодовита, каждые 20—25 дней дает новое поколение, обладает многочисленными и разнообразными наследственными изменениями, имеет небольшое число хромосом (в диплоидном наборе — 8).

Многочисленные опыты показали, что гены, локализованные в одной хромосоме, оказываются сцепленными, т. *р.* наследуются преимущественно вместе, не обнаруживая независимого распределения по второму закону Менделя. Рассмотрим конкретный пример. Если скрестить дрозофилу с серым телом и нормальными крыльями с мушкой, обладающей темной окраской тела и укороченными крыльями, то в первом поколении гибридов все мушки будут серыми с нормальными крыльями. При скрещивании гибридов между собой во втором поколении не произойдет независимого распределения признаков по двум аллелям («серое тело — темное тело» и «нормальные крылья — укороченные крылья») по формуле (3:1)2.

Среди особей второго поколения гораздо чаще, чем это можно было бы ожидать при независимом распределении признаков, будут встречаться мушки с серым телом и нормальными крыльями и мушки с темным телом и недоразвитыми крыльями. Лишь у очень небольшого числа мушек произойдет перекомбинация родительских признаков иполучатся мушки с серым телом и недоразвитыми крыльями и темные с нормальными крыльями. Мы видим на этом примере, что гены, обусловливающие признаки «серое тело — нормальные крылья» и «темное тело — недоразвитые крылья», наследуются преимущественно вместе, или, иначе говоря, оказываются сцепленными между собой. Это сцепление зависит от локализации генов в одной и той же хромосоме. Поэтому при мейозе эти гены не расходятся, не отделяются друг от друга, а наследуются вместе. **Явление сцепления генов, локализованных в одной хромосоме, известно под названием закона Моргана.**

Почему же все-таки среди гибридов второго поколения появляется небольшое число особей с перекомбинацией родительских признаков? Почему сцепление генов не является абсолютным? Исследования показали, что эта перекомбинация генов обусловлена тем, что в процессе мейоза при конъюгации гомологичных хромосом они в известном проценте случаев обмениваются своими участками, или, иначе говоря, между ними происходит *перекрест*. Ясно, что при этом гены, локализованные первоначально в одной хромосоме, окажутся в разных хромосомах, между ними произойдет перекомбинация. В настоящее время явление сцепления генов исследовано на многих объектах. Среди растений особенно полно изучены в этом отношении кукуруза, томаты, посевной горох.

1. **Взаимодействие генов**

**Взаимодействие генов. Новообразования при скрещивании.**

В рассмотренных выше примерах имело место относительно независимое проявление действия генов. Доминантный ген желтой окраски семян гороха вызывает развитие этого признака как в присутствии доминантного гена гладкой формы семян, так ипри наличии аллельного ему рецессивного гена морщинистой формы семян. У морских свинок ген черной или белой окраски действует независимо от генов, определяющих характер развития шерстного покрова. На основании знакомства с этими примерами может сложиться впечатление, что генотип организма слагается из суммы отдельных, независимо действующих генов. Такое представление ложно. Хотя в некоторых случаях действие генов, принадлежащих к разным аллелям, относительно независимо, но чаще между ними осуществляются разные формы взаимодействия.

Развитие того или иного признака организма обычно находится под контролем многих генов.

У разных пород кур имеются разнообразные формы гребня. Четыре типа формы гребня: гороховидный, розовидный, ореховидный и простой. При скрещивании между собой гомозиготных птиц с розовидным и простым гребнем признак розовидного гребня оказывается доминантным. Первое поколение гибридов будет иметь розовидный гребень, а в F2 произойдет расщепление в отношении 3: 1 (три розовидных, один простой).

Аналогичный результат получается при скрещивании птиц сгороховидным и простым гребнем. В *F1* будет доминировать гороховидный гребень, а в F2 происходит расщепление в отношении 3 гороховидных, 1 простой. Ну, а как будут выглядеть гибриды, если скрестить между собой птиц с гороховидным и розовидным гребнем, т. е. с двумя разными, неаллельными доминантными признаками? Опыт показывает, что при этом все потомство в F1 будет иметь совершенно новую форму гребня — ореховидную. При скрещивании этих гибридов между собой расщепление в *F2* пойдет по дигибридной схеме, а именно: 9 ореховидных, 3 розовидных,. 3 гороховидных, 1 простой. Если мы сопоставим этот результат с уже известным нам ходом дигибридного расщепления у горохов и морских свинок, то придем к заключению, что ореховидный гребень развивается в том случае, когда в зиготе присутствуют одновременно два доминантных гена. Следовательно, простой гребень — результат взаимодействия двух рецессивных генов. Обозначим аллель, доминантный ген которой вызывает развитие гороховидного гребня, латинскими буквами *Р*—*р,* а аллель роговидного гребня как *R*—*г.*

**Множественное действие генов.** На рассмотренных только что примерах было показано, что большинство наследственно обусловленных признаков организма находится под контролем не одного, а многих генов. Наряду с этим имеет место и другое явление. Во многих случаях ген оказывает свое действие не на один, а на ряд признаков организма. При этом особенно отчетливо выступает одна сторона действия гена, по которой его обычно и называют. Приведем примеры. У большинства растений с красными цветками (наследственный признак) в стеблях (особенно в междоузлиях) тоже имеется красный пигмент. У растений с белыми цветками стебли чисто зеленые. У растения водосбора ген, обусловливающий красную окраску цветка, имеет множественное действие. Он определяет фиолетовый оттенок листьев, удлинение стебля и больший вес семян. Множество аналогичных примеров можно привести и из животного мира. Ограничимся только одним. У излюбленного объекта генетических исследований — плодовой мушки дрозофилы, генотип которой изучен очень полно, ген, определяющий отсутствие пигмента в глазах, вместе с тем снижает плодовитость, влияет на окраску некоторых внутренних органов и уменьшает продолжительность жизни.

Накопившийся в настоящее время в генетике обширный материал по изучению наследственности у самых различных растений, животных, микроорганизмов говорит о том, что множественное действие гена — широко распространенное явление.

Приведенные факты и наблюдения, касающиеся взаимодействия генов и их множественного действия, позволяют нам значительно углубить общее представление о природе наследственной основы организмов — генотипе. Факт расщепления в потомстве гибридов позволяет утверждать, что генотип слагается из отдельных элементов, которые называются генами и могут отделяться друг от друга и наследоваться независимо (вспомним второй закон Менделя). Наряду с прерывистым характером генотип обладает целостностью и не может рассматриваться как простая механическая сумма отдельных генов. Эта целостность генотипа выражается, прежде всего, втом, что отдельные компоненты его (гены) находятся в тесном взаимодействии друг с другом. Развитие признаков организма определяется взаимодействием множества генов. С другой стороны, каждый ген обладает множественным действием, оказывая влияние на развитие не одного, а многих признаков организма. Генотип организма связан с определенными структурами клетки, с ее хромосомным аппаратом.

1. **Генетика пола**

Хорошо известно, что у раздельнополых организмов (в том числе и у человека) соотношение полов обычно составляет 1:1. Какие причины определяют пол развивающегося организма? Вопрос этот издавна интересовал человечество ввиду его большого теоретического и практического значения. Хромосомный комплекс самцов и самок у большинства раздельнополых организмов неодинаков. Познакомимся с этими различиями на примере набора хромосом у дрозофилы. Хромосомные комплексы самца и самки, они не вполне одинаковы. По трем парам хромосом самцы и самки не отличаются друг от друга. Но в отношении одной пары имеются существенные различия. У самки присутствуют две одинаковые (парные) палочковидные хромосомы, у самца же имеется только одна такая хромосома, пару которой составляет особая двуплечая хромосома. Те хромосомы, в отношении которых между самцами и самками нет различий, носят название *аутосом.* Хромосомы, по которым самцы и самки отличаются друг от друга, называются половыми. Таким образом, хромосомный комплекс дрозофилы слагается из шести аутосом и двух *половых хромосом.* Половая палочковидная хромосома, присутствующая у самки в двойном числе, а у самца в единичном, называется Х-хромосомой; вторая половая (двуплечая) хромосома самца {отсутствующая у самки) — Y-хромосомой.

Каким же образом рассмотренные половые различия в хромосомных комплексах самцов и самок поддерживаются в процессе размножения? Для ответа на этот вопрос необходимо выяснить поведение хромосом в мейозе и при оплодотворении. При созревании половых клеток у самки каждая яйцеклетка в результате мейоза получает гаплоидный комплект из четырех хромосом, в том числе по одной Х-хромосоме. При мейозе у самца образуются сперматозоиды двух сортов. Во всех сперматозоидах имеется по 3 аутосомы. Половые хромосомы расходятся к противоположным полюсам — веретенам. Таким образом, Х-хромосома отходит к одному полюсу, а Y-хромосома — к противоположному. Благодаря этому у самцов в равных количествах образуются сперматозоиды двух сортов. Одни несут 3 аутосомы и Х-хромосому, другие — 3 аутосомы и Y-хромосому. При оплодотворении равновероятны 2 комбинации. Яйцеклетка может быть оплодотворена спермием с *Х-* или Y-хромосомой. В первом случае из оплодотворенного яйца разовьется самка, во втором — самец. *Таким образом, пол организма определяется в момент оплодотворения и зависит от хромосомного комплекса зиготы.*

У человека хромосомный механизм определения пола тот же, что и у дрозофилы. Диплоидное число хромосом человека — 46. В это число входят 22 пары аутосом (одинаковые у мужчин и женщин) и 2 половые хромосомы. У женщин это две Х-хромосомы, у мужчин — одна *Х-* и одна Y-хромосома. Соответственно у мужчин образуются сперматозоиды двух сортов с *Х-* и Y-хромосомами.

У некоторых раздельнополых организмов (например, насекомых) Y-хромосома вообще отсутствует. В этих случаях у самца оказывается на одну хромосому меньше (вместо *Х-* и Y- у него имеется одна Х-хромосома). Тогда при образовании мужских гамет в процессе мейоза Х-хромосома не имеет партнера для конъюгации и отходит в одну из клеток. В результате половина всех сперматозоидов имеет Х-хромосому, а другая половина лишена ее. При оплодотворении яйца спермием с Х-хромосомой получается комплекс с двумя Х-хромосомами, и из такого яйца развивается самка. Если яйцеклетка будет оплодотворена спермием без Х-хромосомы, то разовьется организм с одной Х-хромосомой (полученной через яйцеклетку от самки), который будет самцом.

Во всех рассмотренных выше примерах развиваются спермии двух категорий: либо с Х- и Y-хромосомами (дрозофила, человек), либо половина спермиев несет Х-хромосому, а другая совсем лишена половой хромосомы. Яйцеклетки же в отношении половых хромосом все одинаковы. Во всех этих случаях мы имеем мужскую гетерогаметность (разногаметность). Женский же пол гомогаметен (равногаметен). Наряду с этим в природе встречается и другой тип определения пола, характеризующийся женской гетерогаметностью. Здесь имеют место отношения как раз обратные только что рассмотренным. Разные половые хромосомы или только одна Х-хромосома свойственны женскому полу. Мужской пол обладает парой одинаковых Х-хромосом. Очевидно, что в этих случаях будет иметь место женская гетерогаметность. После мейоза образуются яйцевые клетки двух сортов, тогда как в отношении хромосомного комплекса все спермин одинаковы (все несут одну Х-хромосому). Следовательно, пол зародыша будет определяться тем, какое яйцо (с *Х-* или Y-хромосомой) будет оплодотворено.

Женская гетерогаметность имеет место у некоторых насекомых, например у бабочек. Среди позвоночных животных она характерна для птиц и пресмыкающихся.

**Сцепленная с полом наследственность. В** рассмотренных выше различных примерах хода расщепления мы не учитывали, от кого гибрид получает тот или иной ген — от самца или от самки. Никаких различий в этом отношении не наблюдается. Это вполне понятно, ибо гаметы, как мужские, так и женские, несут гаплоидные комплексы хромосом, которые, объединяясь при оплодотворении, дают диплоидный комплекс зиготы. Сказанное вполне справедливо в отношении аутосом. В отношении же половых хромосом дело, как мы только что видели, обстоит иначе. Гетерогаметный пол (у человека, например, мужской пол) получает Х-хромосому только от гомогаметного пола, и она присутствует у него в единственном числе. Например, все мужчины имеют только материнскую Х-хромосому, тогда как женщины получают по одной Х-хромосоме и от отца и от матери. Очевидно, что в отношении генов, локализующихся в Х-хромосомах, наследование будет осуществляться несколько иначе, чем в отношении генов, локализованных в аутосомах. Рассмотрим пример, поясняющий особенности наследования через хромосому. Человеку свойственно тяжелое наследственное заболевание — гемофилия, одним из проявлений которой является несвертываемость крови. Болеют гемофилией только мужчины. Гемофилия возникла как рецессивное наследственное изменение в Х-хромосоме. Обычно носителями гемофилии являются внешне совершенно здоровые (по фенотипу) женщины, одна из Х-хромосом которых несет ген гемофилии. Однако фенотипически он не проявляется, так как подавляется аллельным ему доминантным геном, обусловливающим нормальную свертываемость крови. Такая женщина-носительница передает гемофилию половине своих сыновей — тем, кому попадает Х-хромо-сома, несущая рецессивный ген гемофилии. Так как у мужчины Х-хромосо-ма присутствует в единственном числе у доминантного аллельного гена, доминирующего над геном гемофилии, гемофилия проявляется фенотипически. Вероятность заболевания гемофилией женщины ничтожно мала. Это может произойти в случае брака гетерозиготной по гемофилии женщины с больным гемофилией мужчиной. Можно говорить, что гемофилия — признак, сцепленный с полом. По такой же точно схеме у человека наследуется и дальтонизм (неспособность различать красный цвет).

Не вдаваясь в разбор других случаев сцепленной с полом наследственности, укажем, что таких признаков известно довольно много у домашних животных и птиц.

**Список литературы**

1. Азимов А. Краткая история биологии. М.,1997.
2. Кемп П., Армс К. Введение в биологию. М.,2000.
3. Либберт Э. Общая биология. М.,1978 Льоцци М. История физики. М.,2001.
4. Найдыш В.М. Концепции современного естествознания. Учебное пособие. М.,1999.
5. Небел Б. Наука об окружающей среде. Как устроен мир. М.,1993.